



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

**PATRONES BIOGEOGRÁFICOS DE LA DIVERSIDAD
DE LAS AVES EN LOS BOSQUES MONTANOS
HÚMEDOS DEL NEOTRÓPICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

D O C T O R E N C I E N C I A S

P R E S E N T A

L U I S A N T O N I O S Á N C H E Z G O N Z Á L E Z

DIRECTOR DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

MÉXICO, D. F.

NOVIEMBRE, 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

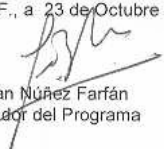
Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de Septiembre de 2007, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ** con número de cuenta 97550004, con la tesis titulada: "**Patrones biogeográficos de la diversidad de las aves en los bosques montanos húmedos del Neotrópico**", realizada bajo la dirección del DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA.

Presidente:	Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe
Vocal:	Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Vocal:	Dr. Juan José Morrone Lupi
Vocal:	Dr. Enrique Martínez Meyer
Secretario:	Dr. Octavio Rafael Rojas Soto

De acuerdo con lo anterior, la alumna se apegó a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (29 septiembre de 2006).

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 23 de Octubre de 2007.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

Todo mi reconocimiento y mis más sinceros agradecimientos al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por todo el apoyo brindado durante el desarrollo y culminación del presente proyecto de investigación.

Este trabajo fue realizado con el apoyo de una beca de posgrado otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), con el número de registro de becario 176710 durante el periodo comprendido de febrero de 2003 a enero de 2008, así como por un estímulo adicional mediante el programa Apoyo Integral para la Formación de Doctores en 2007 (Núm. de solicitud 53149), otorgado por la misma institución. Apoyo financiero adicional se obtuvo de los siguientes proyectos: SEMARNAT-CONACyT C01-0265, PAPIIT (DGAPA-UNAM) IN 208906 y CONABIO V-009.

Quiero agradecer muy especialmente a los miembros de mi comité tutorial, conformado por el Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza (Tutor principal), el Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe y el Dr. Juan José Morrone Lupi, por el interés y el apoyo mostrado durante el desarrollo de este proyecto.

A Fabiola, por todo su amor y por ser éste
uno de nuestros primeros logros compartidos;
A mi madre, Amelia González Medina,
por animarme siempre a conseguir lo que quiero;
A la UNAM,

AGRADECIMIENTOS

Como muchas personas deben saber, la realización y éxito de cualquier proyecto involucra no solo el esfuerzo de la persona directamente responsable del mismo, sino también de la intervención desinteresada de muchas otras personas. Trataré en este espacio de reconocer a todas esas personas.

Quiero agradecer muy especialmente a mis padres, la señora Amelia González Medina y el señor Antonio Sánchez Pérez, quienes a lo largo de muchos años me han ofrecido todo su amor y el más desinteresado de los apoyos, y quienes ni por un momento, ni siquiera en los más difíciles, han dejado de impulsarme para hacer de mí una persona cada vez mejor. Mis hermanos Alejandro y Erika, han sido una parte fundamental en mi desarrollo y de ellos he tratado de aprender todo lo que he podido.

Hace poco tiempo, en uno de los tantos viajes que como biólogo hay que hacer, apareció una persona que muy pronto se convirtió en alguien muy especial para mí. Ella al principio ni se imaginó todo lo podía inspirar en mí, y yo mismo no lo imaginé tampoco. Tiempo después se hizo tan importante para mí, que ahora hemos iniciado una vida juntos, en la cual existen muchos sueños compartidos y muchos proyectos en común. Agradezco profundamente a mi esposa Fabiola Soto Trejo, por todo el amor y apoyo ilimitado que me ha dado, y que me ha enseñado, entre otras muchas cosas, que cada quien debe tener en cuenta el trabajo propio. La culminación de este proyecto, junto con su reciente obtención de la Maestría en Ciencias Biológicas, constituyen dos de los primeros logros compartidos.

Mi llegada a la Universidad ocurrió posiblemente en el momento adecuado. Para mí, la estancia en la UNAM comenzó a abrirme muchas puertas, entre ellas la del Museo de Zoología, en la Facultad de Ciencias. Una vez que entré al Museo, mi primer objetivo (aún inconcluso) fue el de no ser solo “un buen bird-watcher”, sino un buen ornitólogo, pero esto de ninguna manera hubiera sido posible sin la ayuda del Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza, mi tutor principal en este proyecto y mi tutor a lo largo de toda mi vida académica. Adolfo me ha enseñado lo que sé, y además de mi maestro, es mi amigo. Debo decir que sus enseñanzas no se han limitado a lo académico, sino que además han estado encaminadas a hacer de mí una mejor persona, labor que no le ha debido ser fácil, porque reconozco que tengo un carácter difícil.

A lo largo del desarrollo de este proyecto, dos personas formaron parte junto con Adolfo del Comité Tutoral que evaluó el trabajo. Ellos fueron el Dr. Héctor Arita, quien me apoyó de manera incondicional y desinteresada y el Dr. Juan José Morrone Lupi, quien estuvo siempre dispuesto a resolver mis dudas y que también me apoyó de manera incondicional durante todo este tiempo.

Agradezco también muy especialmente a los miembros del jurado que revisaron esta tesis, especialmente porque les debió haber tomado mucho de su valioso tiempo el revisar un manuscrito

así de grande. Ellos son el Dr. Enrique Martínez Meyer, la Dra. María del Coro Arizmendi y el Dr. Octavio Rafael Rojas Soto, quienes amablemente cedieron a todas las presiones para culminar con este trabajo.

Una parte muy importante de este trabajo fue realizado en la Universidad de Kansas, en Lawrence. Mi estancia en Kansas me permitió comprender muchas cosas importantes no solo para este proyecto, sino también personales. Agradezco todas las facilidades otorgadas por Andrew T. Peterson, y por abrirme las puertas de su casa, así como su amistad y apoyo desinteresado con cosas técnicas a Yoshinori Nakazawa.

La realización y culminación de este proyecto involucró también la utilización de las instalaciones y equipo de cómputo del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias. En este sentido, personas como Adolfo Navarro y Alejandro Gordillo otorgaron apoyo invaluable para la realización de este trabajo. Por motivarme a entrar al Museo y ayudarme en todo lo que emprendí por primera vez, mi más sincero agradecimiento a Armando Luis Martínez y Miriam Torres. Distintas personas en el Museo han tenido para conmigo muestras de apoyo y de interés en este proyecto, agradezco al Dr. Óscar Flores Villela, a la Dra. Blanca Hernández y a la Dra. Livia León Paniagua. Agradezco la amistad y la confianza de Erick García, Octavio Rojas, Alejandro Gordillo y Fernando Puebla, así como la camaradería y ratos de chorcha de Roberto, Héctor, Gaby García, César, Chente, Roberto Carlos Almazán, Nanda, Maggie, Hernán, Samuel y de las nuevas generaciones, entre ellos Daniela y Marco.

Finalmente, agradezco al personal del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, particularmente a Lilia Espinosa por todas las atenciones durante las múltiples dudas con los trámites que surgieron a lo largo de mi tiempo como estudiante.

Espero no haber olvidado a nadie, pero sé que eso pasa siempre en momentos como éste. Una disculpa a los que pudieran faltar...

RESUMEN

A lo largo del continente, más específicamente, desde el este y sur de México hasta el noroeste de Argentina, en altitudes entre los 600 y 3800 metros sobre el nivel del mar (msnm), se encuentra una zona que se caracteriza por una cubierta nubosa más o menos continua que permite el desarrollo de un tipo de bosque con vegetación exuberante, húmeda y densa. De las aproximadamente 1700 especies de aves que habitan en los bosques montanos, algunas se encuentran especializadas dentro de este tipo de hábitat a tipos de vegetación particulares, lo que en consecuencia provoca que su distribución esté caracterizada por presentar poblaciones aisladas en ocasiones bien diferenciadas entre las cuales el flujo génico puede ser inexistente. Dada la complejidad de la región y a amplia distribución geográfica de los bosques montanos húmedos, hasta el momento no existe un estudio en el que se traten de establecer los patrones de evolución, riqueza y endemismo de la diversidad avifaunística de la región, así como las relaciones históricas entre las distintas áreas que la componen. El objetivo de este trabajo fue determinar los patrones biogeográficos de riqueza, estacionalidad y endemismo para la avifauna de los bosques montanos que se extienden entre México y el noroeste de Argentina, así como proponer hipótesis sobre las relaciones históricas de la avifauna de los bosques montanos húmedos del Neotrópico con base en una metodología cladística, como el Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE).

La alta tasa de especiación de la avifauna de estos bosques ha producido en consecuencia una alta cantidad de especies endémicas y cuasiendémicas. Aunque estos bosques se encuentran ampliamente distribuidos, la avifauna presenta patrones de distribución particulares que permiten la caracterización de distintas áreas de endemismo. El uso de mapas de distribución potencial para alrededor de 441 especies, así como el uso de una categoría supraespecífica como el género, sugirió un número mayor de áreas de endemismo, algunas de las cuales se encontraban inmersas dentro de las áreas previamente determinadas. El análisis de los patrones de distribución de la avifauna utilizando una combinación entre las áreas de distribución potencial y PAE demostró que ésta ha evolucionado hasta en dos grupos de avifaunas: un grupo Mesoamericano y uno Sudamericano, ambos separados por la Depresión de Nicaragua. De manera interesante, los bosques montanos de la Cordillera de Talamanca, en Costa Rica y el oeste de Panamá están más estrechamente relacionados con los bosques montanos húmedos de Sudamérica.

El impacto que los procesos históricos y ecológicos han ejercido sobre la avifauna ha producido la evolución de distintos elementos restringidos geográficamente y ecológicamente. La evaluación del grado de restricción de diferentes taxones fue realizada mediante el cálculo de un índice de restricción, basado en índices de endemismo. Esto reveló la existencia de tres componentes principales para la avifauna de estos bosques: un componente completamente restringido, un componente compartido con altitudes superiores y un componente compartido con altitudes inferiores. Aunque presentes a lo largo de la distribución de estos bosques en el Neotrópico, la importancia relativa de cada uno de estos elementos mostró variación a lo largo del gradiente latitudinal, siendo notable el incremento de especies completamente restringidas

a partir de la Depresión de Nicaragua. Esta barrera separó también a los componentes que se encuentran compartidos con hábitat de elevaciones superiores e inferiores; mientras que en Mesoamérica el componente compartido con altitudes superiores fue el más importante, el componente de altitudes inferiores cobró mayor importancia al sur de esta misma barrera, en correspondencia con la composición de la vegetación en estos bosques. Lo anterior sugiere que ambos elementos bióticos han respondido de la misma manera a los distintos episodios de dispersión-vicarianza asociados con cambios climáticos, mismos que pudieron haber modificado la estructura de la biota en estos bosques al permitirles adquirir elementos bióticos de los hábitats adyacentes. La influencia que estos factores han ejercido a lo largo del tiempo ha producido que la avifauna de estos bosques se encuentre además formando agregados de diversidad de especies endémicas y de especies totales en sitios geográficamente localizados en este hábitat. La riqueza mostró dos máximos localizados en ambos extremos en Centroamérica, mientras que en Sudamérica mostró máximos localizados al norte y centro de los Andes. El endemismo mostró similitudes notables. Estas coincidencias están ampliamente correlacionadas con sitios en los cuales se encuentran barreras geográficas y ecológicas, lo cual es consecuencia de las condiciones ecológicas prevalecientes a lo largo del gradiente, produciendo la existencia de áreas ecológicamente estables, que podrían promover además la persistencia de linajes antiguos y la generación de nuevas especies.

La alta diversidad de la avifauna de estos bosques se ve incrementada cada año con la llegada de especies que utilizan este hábitat (parcial o totalmente) durante su temporada no reproductiva. Sin embargo, las mismas condiciones ecológicas como la alta humedad, que han promovido la evolución de una de las avifaunas más diversas del mundo, parece ser responsable de la baja densidad de especies migratorias en este hábitat, al menos entre las especies migratorias neárticas que pasan la temporada no reproductiva en México y el norte de Centroamérica, principalmente.

Finalmente, es necesario el establecimiento de una red de áreas naturales destinadas a la protección de la avifauna de estos bosques, que es una de las más diversas del mundo. El número de áreas identificadas como prioritarias para la conservación cambió al utilizar los datos procedentes de puntos de registro o áreas de distribución potencial, mientras que una aproximación en la cual se combinaron ambos conjuntos de datos identificó un número de áreas prioritarias intermedio.

ABSTRACT

Neotropical humid montane forests occur from eastern and southern Mexico south to northwestern Argentina in patches of different sizes along mountain slopes in elevations ranging from 600 to 3000 m. These areas receive humidity from rain, clouds, and fog. Such conditions enhance the development of exuberant vegetation with tree-ferns, broad-leaved trees, and a great diversity of epiphytes. Nearly 1700 bird species are known in these forests, some of them highly restricted to specific habitats, such as cloud, *Polylepis* or elfin forests. Therefore, their distributions are composed by isolated populations, often well differentiated and with very limited or completely interrupted genetic flow. Study of biogeographic patterns of the Neotropical humid montane forest avifauna has been prevented by both the lack of accurate distributional maps for most of the species. In this project, an historical hypothesis about the relationships among the avifaunas of the Neotropical humid montane forests is postulated, integrating maps of potential distributions generated with GARP and PAE.

High speciation rates in the avifauna has also produced high levels of endemism, and different distributional patterns are also apparent, thus allowing their characterization in different areas of endemism. Using of potential distributional maps for 441 species, as well as a supraspecific category (the genus), suggested a higher number of areas of endemism regarding previous studies. PAE also suggested the evolution of the avifauna in two main groups, corresponding to Mesoamerica and South America, separated by the Nicaragua Depression. Interestingly, humid montane forests in Costa Rica and western Panama are more related to those in South America.

Different ecological and historical processes have enhanced the evolution of an avifauna characterized by species restricted both geographically and ecologically. Patterns of ecological restriction for the avifauna in the Neotropical humid montane forests was estimated through a restriction index. This index allowed the detailed evaluation of the composition of avian assemblages, their degree of restriction to the habitat, and of the affinities regarding adjacent habitats. In Mesoamerica, completely restricted avifauna represent a lower proportion than in South American humid montane forests; whereas species shared to other habitats showed a high proportion of avifauna with affinities to higher altitude forests (e. g. pine and pine-oak forests). South America, on the other hand, holds assemblages with a high proportion of completely restricted species; species shared to other habitats showed a high proportion of taxa with affinities to lowland forests.

The influence of these processes through time has modeled an avifauna which is aggregates of endemics and of richness in very specific places. Richness showed peaks located in Central America and in the northern and central Andes in South America; the endemism showed outstanding similarities. These coincidences are strongly correlated with geographic barriers and highly stable ecoclimatic places, which may enhance both the persistence of ancient lineages as well as the raising of new species.

The high avian diversity in humid montane forests is increased each year with the arrival of seasonal species. However, it has been suggested that these forests are not a significant place for migrants, may be due to the climatic conditions, especially high humidity, at least among species wintering in Mexico and northern Central America.

Finally, a network of areas for conservation is strongly needed, as the humid montane forests avifauna is one of the richest in the World. It should be noted that the number of areas changes among approaches; utilization of potential areas detected a lower number of conservation areas than the using of point of occurrence, although some areas were highlighted regardless the approach.

DESCRIPCIÓN DE LA OBRA

Con objeto de entender los patrones de diversidad de la avifauna de los bosques montanos húmedos del Neotrópico y sus causas, el presente trabajo contiene una sección introductoria con la descripción general del área de estudio, su diversidad florística y la posible historia de este hábitat, así como los antecedentes en el estudio de su avifauna. A continuación, el proyecto se dividió en tres secciones principales. En la primera sección, en cuatro capítulos se tratan los patrones de distribución de la avifauna en estos bosques. En el Capítulo I se analizan los patrones de riqueza y endemismo a lo largo de un gradiente latitudinal a través de un método que permite la evaluación de congruencia faunística, con lo que se detectan cambios que podrían ser atribuibles a distintas barreras geográficas/ecológicas. En el Capítulo II, a través de un ejemplo con colibríes, uno de las familias de aves más diversos y ampliamente distribuidos en el Neotrópico, se analiza la distribución altitudinal. Este análisis sugirió que la segregación ecológica es responsable de la diversidad de estas aves a lo largo de un gradiente altitudinal. El Capítulo III trata sobre la restricción ecológica de la avifauna y sus causas en estos bosques, evaluada mediante el cálculo de un índice numérico. Esto permitió la distinción de tres componentes avifaunísticos, así como la evaluación de su importancia a lo largo del área de estudio. El Capítulo IV trata la descripción del comportamiento temporal de la avifauna que presenta distribución estacional. Se observa su comportamiento a lo largo del gradiente latitudinal y se analizan sus preferencias de hábitat, con lo que se observa la importancia de estos bosques como sitio de invierno para la avifauna procedente de bosques templados al norte o al sur del continente americano. La segunda sección incluye el Capítulo V, donde se analizan las relaciones históricas entre la avifauna de los distintos bosques montanos húmedos del Neotrópico, aplicando el Análisis de Parsimonia de Endemismos y la distribución potencial para 441 especies obtenida en GARP. Esto permitió la distinción la avifauna en dos clados distintos: Mesoamérica y Sudamérica. Dentro de cada unidad se observaron agrupaciones estructuradas geográficamente; de manera interesante, la avifauna de los bosques de Costa Rica y Panamá se agrupó dentro del grupo correspondiente al clado Sudamericano. Los análisis sugirieron a la vicarianza como un proceso fundamental para la evolución de la avifauna, sin descartar a la dispersión como un proceso importante. Por último, la conservación de esta avifauna fue tratada en la tercera sección. Las prioridades de conservación para la avifauna de estos bosques, establecida mediante métodos de complementariedad, mostró cambios con respecto al método de análisis: mientras que las distribuciones potenciales sugirieron una menor cantidad de áreas importantes para la conservación, el análisis mediante puntos de registro sugirió una cantidad mucho mayor de áreas.

INTRODUCCIÓN.....	1
OBJETIVO.....	3
ANTECEDENTES	4
ÁREA DE ESTUDIO.....	6
➤ DESCRIPCIÓN.....	6
➤ DIVERSIDAD FLORÍSTICA Y SUS CAUSAS.....	7
➤ HISTORIA DE LOS BOSQUES MONTANOS HÚMEDOS DEL NEOTRÓPICO.....	8
MÉTODOS Y FUENTES DE DATOS.....	10
PATRONES BIOGEOGRÁFICOS	
➤ DISTRIBUCIÓN LATITUDINAL (CAPÍTULO 1).....	13
➤ DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL (CAPÍTULO 2).....	37
ESTUDIO DE CASO.- SEGREGACIÓN ALTITUDINAL ENTRE LOS COLIBRÍES (AVES: TROCHILIDAE) EN TRES GRADIENTES ALTITUDINALES	
➤ DISTRIBUCIÓN ECOLÓGICA (CAPÍTULO 3).....	55
➤ DISTRIBUCIÓN ESTACIONAL (CAPÍTULO 4).....	90
RELACIONES BIOGEOGRÁFICAS	
➤ PAE (CAPÍTULO 5).....	103
CONSERVACIÓN	
➤ CONSERVACIÓN (CAPÍTULO 6)	149
CONCLUSIONES.....	162
LITERATURA CITADA.....	169
APÉNDICES.....	176

INTRODUCCIÓN

A lo largo del continente americano, más específicamente, desde el este y sur de México hasta el noroeste de Argentina, en altitudes entre los 1000 y los 3800 msnm, aunque en ocasiones desde los 600 msnm, se encuentra una zona que se caracteriza por una cubierta nubosa más o menos continua que permite el desarrollo de un tipo de bosque con vegetación exuberante, húmeda y densa, que ha sido llamada, entre otros nombres, bosque montano húmedo, bosque húmedo selva nublada y bosque mesófilo de montaña (Terborgh 1971, Webster 1995, Brown y Kappelle 2001). Aunque de amplia distribución, este tipo especial de bosques requiere de condiciones muy particulares para su desarrollo, como laderas que reciban humedad constante, por lo que muestran un patrón de distribución particular en forma de islas a lo largo de casi toda su distribución (Rzedowski 1986, Luna *et al.* 1988). Esto ocasiona que presenten una conformación a manera de franjas de distintas longitudes y amplitudes. En Sudamérica constituye una franja casi ininterrumpida de aproximadamente 3000 km de longitud, desde el norte de Venezuela hasta el noroeste de Argentina (Terborgh 1971, Graves 1985). Una distribución muy similar pero de menor longitud puede observarse en la parte sur de Centroamérica, en Costa Rica y Panamá. Sin embargo, en Colombia los bosques montañosos de los Andes se distribuyen en franjas a lo largo de tres cadenas montañosas que convergen en el sur y que se encuentran divididas por los valles de los ríos Magdalena y Cauca (Hilty y Brown 1985). A diferencia de las anteriores, en México y el norte de Centroamérica pueden encontrarse dos franjas principales, una en las montañas de la vertiente del Atlántico, que incluye la Sierra Madre Oriental, la Sierra de Los Tuxtlas y las montañas del norte de Chiapas y Guatemala; y la segunda en la vertiente del Pacífico, que incluye a las montañas del extremo sur de la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur y aquellas en el sur de Chiapas y Guatemala (Rzedowski 1986, Hernández-Baños *et al.* 1995, Watson y Peterson 1999).

De las aproximadamente 1700 especies de aves que habitan en los bosques montañosos (Stotz *et al.* 1996), algunas se encuentran especializadas dentro de este tipo de hábitat a tipos de vegetación particulares, como el bosque mesófilo de montaña (357 especies), el bosque de *Polylepis* (6 especies) o el bosque de encino ("elfin forest", 27 especies, Stotz *et al.* 1996), lo que en consecuencia provoca que su distribución esté caracterizada por presentar poblaciones aisladas en ocasiones bien diferenciadas entre las cuales el flujo génico puede ser inexistente (Graves 1985). Algunas especies de aves presentan una clara especialización a los ambientes de bosques montañosos húmedos, y se encuentran a lo largo de la mayor parte de la distribución de este tipo de bosque, como *Chlorospingus ophthalmicus*, *Anabacerthia variegaticeps*, *Henicorhina leucophrys*, *Sclerurus mexicanus*, entre otros, mientras que algunas especies también especializadas presentan una distribución muy local, como *Phainoptila melanoxantha*, *Ptilogonys*

caudatus y algunos colibríes de los géneros *Metallura* y *Heliangelus* (Howell y Webb 1995, Stotz *et al.* 1996).

Entre las aves especializadas en este tipo de bosques, la diferenciación ocurre en distintos grados. Graves (1985, 1988) estudió las posibles causas y modos de especiación entre las aves en este tipo de bosques en un transecto realizado en las montañas de Perú. Sus hallazgos revelaron que la diferenciación en los plumajes de estas aves está correlacionado con la altitud y en ocasiones con la amplitud de la franja de bosque (ver también García-Moreno *et al.* 1999a), es decir, a mayor altitud, encontró una mayor tendencia hacia la diferenciación entre los caracteres de plumaje e igualmente, si la amplitud de la franja es estrecha, las aves que la habitan muestran mayor diferenciación debido a las condiciones particulares del fragmento en el que se encuentran. Esta diferenciación podría ser ocasionada por eventos catastróficos que ocurren con mayor frecuencia en laderas de montañas (derrumbes, deslaves, glaciaciones), que interrumpen la continuidad de las poblaciones, y en consecuencia su flujo génico o por fallas geográficas originadas por erosión, que provocan discontinuidades en el hábitat (Fjeldså y Krabbe 1990). Debido a lo anterior, al cabo de cierto tiempo las poblaciones adquieren diferenciación morfológica con respecto de otras poblaciones, lo cual puede culminar en especiación (Mayr 1942, Graves 1985).

El análisis cladista conocido como Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE por sus siglas en inglés; Rosen 1988; Morrone 1994, 1998) ha sido utilizado como un método que permite generar hipótesis preliminares de relaciones y en el cual las dicotomías terminales son interpretadas como las áreas que compartieron las conexiones bióticas más recientes (Morrone y Crisci 1995). Además de sus aplicaciones en biogeografía histórica, el PAE ha sido ampliamente utilizado en la elaboración de propuestas de regionalización biogeográfica (Morrone 2001, Espinosa *et al.* 2000, Rojas-Soto *et al.* 2003). Otra ventaja del PAE radica en que estas hipótesis pueden ser formuladas a partir del análisis simultáneo de patrones de distribución de grupos distintos y diversos de organismos, para los cuales, en muchas ocasiones, se carece de estudios filogenéticos que permiten la aplicación de análisis cladísticos formales. Aunque se ha discutido sobre el potencial de este análisis para proponer explicaciones históricas (Humphries 1989, Humphries y Parenti 1999, Brooks y van Veller 2003), el PAE ha demostrado una gran aplicabilidad. El objetivo de este trabajo es postular hipótesis sobre las relaciones históricas de la avifauna de los bosques montanos húmedos del Neotrópico con base en un método clasita, el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE; Rosen 1988; Morrone 1994, 1998).

OBJETIVO GENERAL

Determinar los patrones biogeográficos de riqueza, estacionalidad y endemismo para la avifauna de los bosques montanos que se extienden entre México y el noroeste de Argentina mediante la aplicación de métodos de análisis biogeográficos que permitan detectar áreas de endemismo y áreas prioritarias para la conservación de la avifauna. Además, generar hipótesis biogeográficas históricas con base en los resultados de este estudio y el uso de filogenias publicadas y en proceso de elaboración para distintos grupos de aves.

OBJETIVOS PARTICULARES

Determinar y describir los patrones de riqueza de especies, endemismo, restricción al hábitat y estacionalidad entre los fragmentos de bosque determinados.

Identificar las áreas de endemismo para las aves de los bosques montanos mediante el uso del Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) para proponer áreas importantes para la conservación.

Mediante la aplicación de metodologías de biogeografía cladista y cuantitativa, establecer las relaciones biogeográficas entre los distintos fragmentos determinados, a partir de los cladogramas y fenogramas obtenidos.

ANTECEDENTES

Los primeros esfuerzos encaminados al estudio de la avifauna de los bosques montanos húmedos se enfocaron en la caracterización de su diversidad a través de la descripción de las especies y subespecies que en ellos se encuentran. Destacan los viajes de exploración y colecta de ejemplares realizados por algunos naturalistas como Osbert Salvin y Frederick D. Godman en México y Centroamérica (Godman 1915, Escalante *et al.* 1993), Melbourne Carriker en regiones de Colombia, Perú y Bolivia principalmente (Wiedenfled 1997), y de Frank. M. Chapman en algunas zonas de Colombia, Venezuela, Ecuador y Perú (Mayr y Phelps 1967), entre otros, los cuales en conjunto produjeron la descripción de una cantidad cada vez mayor de taxones nuevos para la ciencia.

Con el paso del tiempo, el interés de los científicos dejó de enfocarse en el conocer únicamente la diversidad de la avifauna; a partir de este momento la comunidad científica comenzó a desarrollar un interés creciente por entender los procesos históricos y ecológicos que han producido la espectacular diversidad de estos ambientes. Los estudios sobre los orígenes, posibles modos de especiación y evolución realizados en aves de los tepuis de Venezuela (Mayr y Phelps 1969) y en los altos Andes (Vuilleumier 1969b, 1980), así como la determinación de los patrones biogeográficos de la avifauna de estos bosques en Mesoamérica (México hasta el oeste de Panamá) son reflejo de lo anterior (Hernández-Baños *et al.* 1995). Además de la caracterización de la diversidad específica y subespecífica, la variación geográfica también ha sido foco de atención para los científicos interesados en el estudio de la avifauna de estos bosques (Parkes 1954; Remsen 1984; Graves 1985, 1988, Sánchez-González *et al.* 2007). Ejemplo de esto son los estudios sobre la situación taxonómica de algunas poblaciones dentro de complejos taxonómicos particulares como el género *Diglossa* (Vuilleumier 1969a, Graves 1982), o taxones como *Oreomanes fraseri* (Vuilleumier 1984), *Aulacorhynchus prasinus* (Navarro *et al.* 2001, Puebla-Olivares *et al.* en prensa) y *Chlorospingus ophthalmicus* (Sánchez-González *et al.* 2007), entre otros.

La percepción de los límites de especies dentro de algunos complejos de aves ha sido aclarada en distintos grados con el avance de las técnicas moleculares y técnicas de grabación de cantos como herramientas adicionales para la Sistemática. Con la utilización de estas técnicas, el número de especies conocido para algunos grupos ha aumentado, reconociendo algunas poblaciones como especies auténticas o aún nuevas para la ciencia, tal es el caso de los géneros *Scytalopus* (Krabbe y Schulenberg 1997), *Atlapetes* (García-Moreno y Fjeldsá 1999), *Glaucidium* (Robbins y Howell 1995, Robbins y Stiles 1999) y *Chlorospingus* (García-Moreno *et al.* 2004, Sánchez-González *et al.* 2007). Además, las herramientas moleculares también han permitido establecer modos de especiación para algunos grupos de aves de bosques montanos (Roy *et al.*

1997, García-Moreno y Fjeldsá 2000), o de géneros como *Scytalopus* (Arctander y Fjeldsá 1994), *Ochthoeca* (García-Moreno *et al.* 1998).

Dentro de los estudios ecológicos, destacan los referentes a la estacionalidad y ecología de las aves de estos bosques (Miller 1963, Loiselle y Blake 1991, Hilty 1997) y aquellos sobre el arreglo que comunidades y distintas especies potencialmente competidoras muestran dentro de un hábitat (Remsen 1985, Stiles 1985). En algunos grupos de aves de estos bosques, particularmente dentro de los crácidos, se ha detectado un cambio altitudinal de nicho, que puede ser atribuido a exclusión competitiva, donde una especie ocupa un determinado intervalo altitudinal que puede encontrarse desplazado a mayor o menor altitud en otro sitio (Remsen y Cardiff 1990). La respuesta que las aves de estos bosques muestran ante los efectos de la variación climática también han sido temas de estudio para diversos investigadores interesados en demostrar si las reglas ecogeográficas (p.e. la regla de Bergmann de aumento de tamaño) detectadas en aves norteamericanas principalmente, son aplicables a sus contrapartes en el Neotrópico. Dentro del complejo *Diglossa carbonaria* existe un incremento en tamaño corporal de sur a norte, una respuesta favorable según las premisas de la regla de Bergmann (Graves 1991), mientras que dentro de los géneros *Cinnycerthia* (Brumfield y Remsen 1996) y *Chlorospingus* (Sánchez-González 2002) la respuesta es inversa, mostrando incrementos en tamaño en dirección opuesta.

El avance tecnológico en diversas disciplinas, ha permitido el desarrollo de métodos de cómputo para la realización de análisis a grandes escalas espaciales. El desarrollo de los sistemas de información geográfica (SIG), aunado a programas computacionales que son capaces de modelar la distribución geográfica de distintas especies con base en los atributos de su "nicho" ecológico, hizo posible la observación de que el nicho ecológico de especies vicariantes se conserva aún después de que ocurre la disyunción geográfica (Peterson *et al.* 1999); los sistemas de percepción remota permitieron encontrar la relación que existe entre las áreas ecológicamente estables y las áreas de distribución geográfica de especies neoendémicas y relictuales (Fjeldsá 1995), de igual modo, el desarrollo de la disciplina conocida como macroecología permitió el análisis de patrones de distribución a escalas espaciales muy grandes (Rahbek y Graves 2000).

El conocimiento hasta ahora obtenido de la avifauna de todas estas regiones ha culminado en la producción de guías de campo en las que se incluye la avifauna de estos bosques, que tienen por objeto el compilar parte de la información existente sobre la diversidad de las especies de estos ambientes, pero también tienen el objetivo de involucrar a personas no especializadas en el conocimiento de las aves de estas regiones en las tareas de conservación y que cubren prácticamente toda la distribución de los bosques montanos húmedos (Hilty y Brown 1986, Ridgely y Gwynne 1989, Fjeldsá y Krabbe 1990, Howell y Webb 1995, Clements y Shany 2001, Hilty 2003). Dado que estos ambientes se encuentran entre los más amenazados de la Tierra, principalmente debido a su extensión geográfica y necesidades particulares para su desarrollo (Rzedowski 1986, Webster 1995), es fundamental el conocer las especies que los habitan, sus distribuciones geográficas y sus necesidades particulares.

ÁREA DE ESTUDIO

Descripción

El área de estudio para este trabajo se encuentra conformada por los bosques montanos húmedos que se extienden a lo largo del Neotrópico, desde México hasta el noroeste de Argentina. Los bosques montanos húmedos (*sensu* Terborgh 1971, Wake 1987) son ambientes que se encuentran distribuidos entre los 23° N en México (El Cielo, Tamaulipas) y los 25° S (Tucumán, Argentina) en altitudes que oscilan entre los 600 msnm y los 3800 msnm (Webster 1995, Brown y Kappelle 2001). El establecimiento de los límites altitudinales para este tipo de bosques son difíciles de definir debido a la intervención simultánea de muchas variables, entre ellas la intergradación con tipos de vegetación adyacentes, las interrelaciones entre la latitud y la elevación, patrones diferenciales de precipitación pluvial y la influencia del tamaño de las montañas sobre las tasas de temperatura (Webster 1995). En general, este tipo de bosques se encuentra entre los 1000 y los 3000 msnm, sin embargo, en algunas regiones de México, los bosques montanos húmedos se encuentran desde los 600 msnm (Luna *et al.* 2001). Dentro de este tipo de bosques, se ha determinado la existencia de hasta tres distintos cinturones de vegetación asociados a la altitud, al descenso de la temperatura a medida que se progresa altitudinalmente y a la disminución consecuente en los regímenes de precipitación pluvial. Diversos términos han sido aplicados para definir y distinguir esta zonación altitudinal de los cinturones de vegetación, sin embargo las diferencias nomenclaturales conducen a mucha confusión debido al empleo de terminología semejante para la designación de lo que aparentemente, son cinturones similares. Dado que los límites de los bosques montanos húmedos con otras comunidades de plantas pueden ser muy confusos y difíciles de establecer con precisión (Harrell, 1959; Hernández-Baños *et al.*, 1995; Brown & Kappelle, 2001), en este trabajo se sigue una definición amplia en la cual se incluyen aquellos tipos de bosques que se desarrollan en presencia de una alta humedad procedente de la niebla y de nubes (Wake, 1987; Hernández-Baños *et al.*, 1995).

La temperatura y la precipitación pluvial son dos factores determinantes para la distribución de los bosques montanos húmedos. En estos bosques predomina un clima templado cálido, con temperaturas de 20 y 30 °C, aunque la temperatura media anual es de 12°C, las nevadas son extremadamente raras aunque suelen presentarse en los extremos de su distribución (Luna *et al.* 2001). La precipitación pluvial de este tipo de bosques es variable a lo largo de toda su área de distribución, con una máxima de precipitación concentrada entre los 900 y 1400 msnm (Webster 1995) y una zona secundaria cerca del límite de los árboles, entre los 2700 y 3200 msnm. La precipitación pluvial de los bosques montanos húmedos se encuentra entre 2000 y 4000 mm, aunque existen lugares que reciben 1000 a 2000 mm en los cuales la humedad y la sombra

necesaria es aportada por las nubes que los cubren durante todo el año, como en el Monte Uyuca, Honduras (Carr 1950), la Serranía Macuira en Colombia (Sugden y Robins 1979) y el Bosque Montesecco en Perú (Sagástegui Alva y Dillon 1991).

Diversidad florística y sus causas

La diversidad florística de los bosques montanos húmedos del Neotrópico es la más alta del mundo, con un estimado de 90,000 a 100,000 especies de plantas (Prance 1977). La mayor parte de esta diversidad es aportada por la gran abundancia y diversidad de los elementos epifíticos (Gentry y Dotson 1987), que son precisamente característicos de este tipo de bosques. Esta enorme diversidad florística ha sido producida por procesos de extinción y especiación dentro de las áreas en las que se distribuyen estos bosques, que están en áreas caracterizadas por complejos procesos geológicos (p. e. el surgimiento de los Andes), en las cuales pudieron ocurrir cambios climáticos durante el Pleistoceno, los cuales habrían propiciado eventos frecuentes de fragmentación del bosque montano, aumentando de esta manera la diversidad florística debido a procesos de especiación alopátrica (van der Hammen 1989). Esta riqueza florística es resultado también de la alta diversidad beta que caracteriza a estos bosques, producida por su distribución fragmentaria en respuesta a la complejidad topográfica, disturbios y gradientes climáticos altitudinales, además de las condiciones particulares necesarias para su desarrollo. De acuerdo con Gentry (1988), la acción combinada de estos efectos ha incrementado la velocidad de las tasas de especiación entre la biota florística, particularmente la andina.

La historia paleogeográfica de Sudamérica ha sido muy dinámica. El subcontinente sudamericano ha mantenido conexiones con África, la Antártida y con la parte sur de Norteamérica, en ese entonces parte de Laurasia, por lo cual la paleoflora sudamericana tiene elementos en común con las paleofloras de todas estas áreas (Graham 1995, Taylor 1995, Van der Hammen y Hooghiemstra 2001). Algunas reconstrucciones paleogeográficas muestran que hacia mediados del Cretácico, Norteamérica y Sudamérica se encontraban separadas por un brazo de océano, en el cual se generó, por subducción, un arco de islas (Proto-Grandes Antillas) que se desplazaron hacia el norte, permitiendo el intercambio biótico entre las dos grandes masas continentales. Al oeste de las Proto-Grandes Antillas, se encontraba el arco de islas Panamá-Costa Rica, que tomó dirección noroeste hasta colisionar con Sudamérica durante el Mioceno, siendo además factor para el levantamiento de los Andes en el área. Al unirse con Sudamérica, el arco Panamá-Costa Rica sustituyó como puente terrestre a las Proto-Grandes Antillas, que se desplazaron hacia el norte (Taylor 1995, López Ramos 2001). Lo anterior ha producido una mezcla en la composición florística de los bosques montanos húmedos del Neotrópico, que se encuentra dominada por dos elementos principales: los bosques que se encuentran desde México hasta Nicaragua están dominados por taxones de origen Laurásico, lo cual los hace muy distintos a los bosques montanos del sur de Centroamérica y los Andes, que están dominados por elementos de

origen gondwánico (Gentry 1995). Sin embargo, en los bosques montanos húmedos pueden distinguirse hasta cuatro elementos, denominados como sigue (Webster 1995): *ampliamente distribuido*, compuesto por géneros que se encuentran a lo largo de toda la distribución de estos bosques; *continental*, distribuido entre México y Perú o Bolivia y ocasionalmente en Jamaica; *norteño*, compuesto por los ya mencionados elementos laurásicos y que se distribuyen hasta Panamá o Colombia; *sureño*, compuesto por elementos gondwánicos cuya máxima distribución hacia el norte de encuentra en Costa Rica y por último, el elemento *antillano*, compuesto por elementos ausentes de los bosques montanos continentales. En México, Miranda y Sharp (1950) distinguieron dos tipos de elementos en la composición del bosque montano húmedo: uno de origen templado, con afinidades con los bosques del este de los E. U., compuesto por los géneros *Lycopodium*, *Magnolia*, *Epifagus*, *Sambucus* y *Tilia*, entre otros, y uno de origen tropical, compuesto por los géneros *Brunellia*, *Buddleia*, *Conostegia* y *Turpinia*. Estos mismos investigadores determinaron que los elementos herbáceos y algunos elementos leñosos (p. e. *Liquidambar styraciflua*) de estos bosques presentaban mayor afinidad con los de los bosques norteamericanos, en ocasiones determinando su pertenencia a grupos coespecíficos; sin embargo, algunos elementos tropicales en sus análisis no se encuentran en las tierras bajas tropicales, tales como *Drimys* y *Podocarpus*, mientras que algunos elementos templados se encuentran en tierras bajas tropicales, tales como *Magnolia* y *Myrica*. Lo anterior demuestra las dificultades en el estudio de las relaciones históricas de los bosques montanos húmedos. A lo largo de toda la distribución de los bosques montanos húmedos se observa la pertenencia de elementos de origen templado en las especies que se encuentran a grandes altitudes principalmente, mientras que los elementos de zonas más bajas pueden ser atribuidos a un origen tropical. Gentry (1990) demostró en estudio de gradientes altitudinales en Panamá, que los bosques tropicales húmedos se encuentran dominados por elementos de origen gondwánico, mientras que los bosques montanos húmedos se encuentran dominados por elementos laurásicos.

Historia de los bosques montanos húmedos del Neotrópico

Los bosques montanos húmedos del Neotrópico no siempre han tenido la extensión ni la notable diversidad que los caracteriza. La historia del desarrollo de estos bosques se encuentra muy ligada a la de la orogenia: el levantamiento de las montañas ha jugado un papel fundamental (Hooghiemstra y Cleef 1995, Van der Hammen y Hooghiemstra 2001). El estudio de núcleos de polen en la cordillera andina colombiana reveló que hacia el Mioceno medio y tardío, la parte norte de la cordillera presentaba principalmente taxones vegetales de afinidades tropicales y cosmopolitas, de modo que la biota de los bosques montanos se fue enriqueciendo a medida que la cordillera andina incrementaba su elevación (Graham 1995, Hooghiemstra y Cleef 1995, Taylor 1995, Wijninga 1995, Hooghiemstra y Van der Hammen 1998, Van der Hammen y Hooghiemstra 2001). Durante este periodo, la parte norte de los Andes estaba formada por colinas de hasta 1000

m y posiblemente mayor altitud a nivel local que promovieron el inicio de la diversificación de algunos taxones con centro andino (Van der Hammen y Hooghiemstra 2001). La parte sur de los Andes, la más antigua y de mayor elevación, se ha caracterizado por mantener una paleoflora con claras afinidades australo-antárticas, algunos de cuyos elementos (p.e. *Podocarpus*, *Weinmannia*) pudieron colonizar durante el Eoceno, la parte norte de los Andes a medida que ésta alcanzaba mayor altitud y la parte sur de Norteamérica hacia el Plioceno (Fig. 4); mientras que, desde el Plioceno, el acercamiento de Norteamérica y Sudamérica fomentó el intercambio de taxones vía el arco de islas de Centroamérica. Algunos taxones laurásicos pudieron entonces alcanzar la parte norte de los Andes, como *Quercus*, *Alnus*, *Juglans* y *Myrica* (Fig. 5, Graham 1995, Van der Hammen y Hooghiemstra 2001).

A partir de que la cordillera andina alcanzó la altitud que presenta en la actualidad, los bosques montanos húmedos, al igual que los demás cinturones de vegetación se situaron dentro de franjas altitudinales bien delimitadas. La extensión de los bosques montanos húmedos ha mostrado distintos periodos durante los cuales este tipo de vegetación ha experimentado cambios en la extensión de su distribución. Hacia el final del Eoceno, después de un prolongado periodo de clima cálido, la temperatura descendió de manera brusca hasta el Mioceno temprano, cuando las temperaturas se incrementaron para nuevamente descender hacia el Mioceno medio y tardío (van der Hammen y Hooghiemstra 2001), otro descenso se registró hacia el Plioceno tardío, anunciando el inicio de las glaciaciones (Frakes 1979). Durante los últimos 2.5 millones de años se presentaron varios ciclos glaciales-interglaciales que tuvieron efectos considerables sobre las especies habitantes de cada cinturón de vegetación, así como en la distribución de éstos a lo largo del intervalo altitudinal (Wijninga 1995, van der Hammen y Hooghiemstra 2001). Estos cambios son generados por fluctuaciones en la órbita terrestre y la posición de la Tierra con respecto a otros planetas (ciclos de Milankovitch), o por cambios en los patrones de circulación atmosférica debidos al levantamiento de montañas (Wijninga 1995). A partir del Pleistoceno, se presentó una larga secuencia de cambios climáticos, glaciales e interglaciales que provocaron cambios en el límite altitudinal superior del bosque de aproximadamente 1200 m o más, además de fluctuaciones en el régimen de precipitaciones pluviales, lo cual influyó probablemente en la distribución y evolución de las especies (van der Hammen y Hooghiemstra 2001). Datos basados en el polen de *Quercus*, revelan que hace aproximadamente 25,000 años, los bosques montanos húmedos tuvieron una posición de aproximadamente 1500 msnm o menos en el intervalo altitudinal (incluso 1000 msnm) como consecuencia de una disminución de temperatura de entre 4 y 8°C, lo cual parece confirmar el desplazamiento vertical hacia abajo de las zonas de vegetación (Fig. 6, Hooghiemstra y Cleef 1995, van der Hammen y Hooghiemstra 2001).

Durante estos ciclos y dependiendo de las condiciones orográficas locales, el bosque montano húmedo probablemente tuvo distintos grados de continuidad permitiendo el intercambio de especies, mientras que otros sitios el intercambio pudo haber sido nulo, influenciando de distintas formas la evolución de sus biotas. Estas oscilaciones en la temperatura global, pudieron

favorecer la distribución de los bosques montanos húmedos: durante los periodos de temperatura elevada, estos bosques se habrían desplazado a altitudes similares a la actual o superiores, debido a que los bosques de tierras bajas se habrían beneficiado de las condiciones ambientales, por su parte, durante los periodos en los cuales las temperaturas disminuían, las condiciones ambientales favorecían la distribución de los bosques montanos húmedos, permitiéndoles en algunos casos, alcanzar altitudes hasta el nivel del mar (Graham 1995). Se ha postulado que las comunidades relictuales de especies de bosques montanos húmedos que se encuentran en sitios actualmente dominados por selvas altas constituyen evidencia del desplazamiento de la vegetación (Toledo 1982).

El génesis y desarrollo de la Sierra Madre Oriental hacia fines del Eoceno en México fue un evento fundamental para la colonización de elementos de altitudes superiores y afinidades neárticas y paleárticas en la parte sur de Norteamérica (Rzedowski 1991, Challenger 1998, Ferrusquía-Villafranca et al. 2005a, Ferrusquía-Villafranca y González Guzmán 2005). El desarrollo de este sistema montañoso generó una diversidad geográfica notable, al tiempo que permitió el establecimiento de distintos tipos de hábitat de manera altitudinal. La altitud que este sistema alcanzó permitió a un gran número de taxones “acrobiontes” (habitantes de altas latitudes y temperaturas bajas) la colonización de sus partes altas, así como su desplazamiento hacia el sur por lo menos hasta los 17° 30' N, a través de un sistema continuo denominado Megasector Oriental (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2005). Este Megasector Oriental permitió la dispersión de la biota en el sector oriental de México antes que en el occidental, mismo que fue posibilitado hasta el Oligoceno temprano, con el desarrollo de la Sierra Madre Occidental (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2005). Posteriormente, el desarrollo del Eje Volcánico Trans-Mexicano hacia el Mioceno medio interrumpió la continuidad del Mega sector Oriental, lo cual generó la división entre las Regiones Neártica y Neotropical, finalizando el contacto entre las biotas tropicales y templadas (Ferrusquía-Villafranca 1998, Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2005, Ferrusquía-Villafranca y González Guzmán 2005). Al igual que en la cordillera andina, los bosques húmedos de montaña en México sufrieron desplazamientos altitudinales hacia abajo como consecuencia de los ciclos glaciales-interglaciales (Toledo 1982, Graham 1995). A partir de análisis palinológicos y estudios sobre floras locales, se ha podido constatar que los bosques montanos húmedos se encontraban a menores altitudes, en algunos casos llegando a tierras actualmente cercanas al nivel del mar (Graham 1995).

MÉTODOS Y FUENTES DE DATOS

El área de estudio delimitada para este trabajo se obtuvo a partir de dos fuentes: las ecorregiones de la World Wildlife Fund (Olson *et al.* 2001), de la cual se obtuvieron las regiones de bosques montanos en el Neotrópico y a partir de la combinación de estas ecorregiones con el mapa de uso de suelo modificado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la

favorecer la distribución de los bosques montanos húmedos: durante los periodos de temperatura elevada, estos bosques se habrían desplazado a altitudes similares a la actual o superiores, debido a que los bosques de tierras bajas se habrían beneficiado de las condiciones ambientales, por su parte, durante los periodos en los cuales las temperaturas disminuían, las condiciones ambientales favorecían la distribución de los bosques montanos húmedos, permitiéndoles en algunos casos, alcanzar altitudes hasta el nivel del mar (Graham 1995). Se ha postulado que las comunidades relictuales de especies de bosques montanos húmedos que se encuentran en sitios actualmente dominados por selvas altas constituyen evidencia del desplazamiento de la vegetación (Toledo 1982).

El génesis y desarrollo de la Sierra Madre Oriental hacia fines del Eoceno en México fue un evento fundamental para la colonización de elementos de altitudes superiores y afinidades neárticas y paleárticas en la parte sur de Norteamérica (Rzedowski 1991, Challenger 1998, Ferrusquía-Villafranca et al. 2005a, Ferrusquía-Villafranca y González Guzmán 2005). El desarrollo de este sistema montañoso generó una diversidad geográfica notable, al tiempo que permitió el establecimiento de distintos tipos de hábitat de manera altitudinal. La altitud que este sistema alcanzó permitió a un gran número de taxones “acrobiontes” (habitantes de altas latitudes y temperaturas bajas) la colonización de sus partes altas, así como su desplazamiento hacia el sur por lo menos hasta los 17° 30' N, a través de un sistema continuo denominado Megasector Oriental (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2005). Este Megasector Oriental permitió la dispersión de la biota en el sector oriental de México antes que en el occidental, mismo que fue posibilitado hasta el Oligoceno temprano, con el desarrollo de la Sierra Madre Occidental (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2005). Posteriormente, el desarrollo del Eje Volcánico Trans-Mexicano hacia el Mioceno medio interrumpió la continuidad del Mega sector Oriental, lo cual generó la división entre las Regiones Neártica y Neotropical, finalizando el contacto entre las biotas tropicales y templadas (Ferrusquía-Villafranca 1998, Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2005, Ferrusquía-Villafranca y González Guzmán 2005). Al igual que en la cordillera andina, los bosques húmedos de montaña en México sufrieron desplazamientos altitudinales hacia abajo como consecuencia de los ciclos glaciales-interglaciales (Toledo 1982, Graham 1995). A partir de análisis palinológicos y estudios sobre floras locales, se ha podido constatar que los bosques montanos húmedos se encontraban a menores altitudes, en algunos casos llegando a tierras actualmente cercanas al nivel del mar (Graham 1995).

MÉTODOS Y FUENTES DE DATOS

El área de estudio delimitada para este trabajo se obtuvo a partir de dos fuentes: las ecorregiones de la World Wildlife Fund (Olson *et al.* 2001), de la cual se obtuvieron las regiones de bosques montanos en el Neotrópico y a partir de la combinación de estas ecorregiones con el mapa de uso de suelo modificado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la

Biodiversidad (CONABIO 1999) para el caso de los bosques montanos de México. La cobertura con la región final se obtuvo con la ayuda del Sistema de Información Geográfica ArcView ver. 3.2 (ESRI 2000).

La selección de las especies consideradas para este estudio se realizó con base en la información contenida en Stotz *et al.* (1996), donde se detallan las preferencias de hábitat y estacionalidad para todas las especies de aves terrestres conocidas del Neotrópico. A partir de esta selección, se generó un listado de 1282 especies que se encuentran en los bosques montanos húmedos, sus preferencias de hábitat y su estacionalidad (Apéndice 1). La taxonomía que se siguió para este trabajo fue la propuesta por el American Ornithologists' Union (AOU 1998) para las aves de México y Centroamérica y la del South American Checklist Committee (Remsen *et al.* 2004) para las aves de los bosques sudamericanos. Este listado fue utilizado como punto de partida para la obtención de la información en línea de las colecciones científicas (Apéndice 2) principalmente en los museos de Estados Unidos, así como de la información para las aves mexicanas contenida en el Atlas de las Aves de México (Navarro *et al.*, en prep.). Información adicional sobre localidades puntuales de registro de las especies se obtuvo de literatura especializada, como monografías, guías de campo y boletines de los distintos museos (ver Literatura Citada en el Capítulo 1). Para el manejo de toda la información se construyó una base de datos en Access 2002 (Microsoft 2001).

Las localidades de registro para todas las especies centralizadas en la base de datos fueron georreferidas con la ayuda de gaceteros especializados para localidades en Sudamérica (Paynter 1982, 1992, 1993, 1995, 1997; Stephens y Traylor 1983, 1985) y en gaceteros que se encuentran disponibles en línea (<http://www.calle.com/world/> y <http://testbed.alexandria.ucsb.edu/gazclient/index.jsp>). Para el caso de las aves de México, las localidades se encuentran georreferidas dentro del Atlas de las Aves de México (Navarro *et al.* en prep.). Se realizaron consultas con ayuda de Access (Microsoft 2001) para lograr obtener los registros únicos por localidad, a partir de lo cual se construyó una tabla que fue transformada a un formato de DBASE III. La tabla transformada fue importada a un Sistema de Información Geográfica (ESRI 2000), en donde pudieron hacerse visibles cada uno de los puntos georreferidos. Dado que un gran número de localidades fueron ubicadas fuera del área de estudio, se llevaron a cabo rutinas específicas que permitieron la visualización de únicamente los puntos que se encontraron dentro del área seleccionada.

Con objeto de determinar las relaciones biogeográficas entre la avifauna de los bosques montanos húmedos, se realizó un Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) para las especies residentes, las especies migratorias y para la avifauna total. Para la aplicación del PAE es necesario dividir el área de estudio en fragmentos o cuadrantes (Morrone 2001), lo cual se realizó de la siguiente manera: sobre los mapas obtenidos con ayuda del SIG, se sobrepuso una gradilla de 1° x 1°. Cada uno de los cuadrantes fue contabilizado como una unidad, en la que las especies presentes en los puntos de colecta que se encuentran dentro de cada cuadrante fue codificada con

un "1", mientras que las especies ausentes fueron codificadas con un "0". Las especies de las cuales no se tuvo certeza sobre su presencia o ausencia dentro de los cuadrantes se codificaron como "?" en la construcción de la matriz de presencia-ausencia. Esta matriz básica de datos fue transportada al programa WinClada ver. 0. 9. 99. (Nixon 1999), donde se omitieron los caracteres no informativos y con el cual mediante una búsqueda heurística en NONA (Goloboff 1994) se obtuvieron los cladogramas correspondientes, así como sus índices de consistencia y de retención. Además, se llevó a cabo un análisis de bootstrap al árbol de consenso estricto obtenido con objeto de conocer el soporte para la topología resultante.

Además de los puntos de colecta antes descritos, se obtuvieron mapas de distribución potencial para alrededor de 441 especies de aves endémicas y ecológicamente restringidas en este tipo de bosques. Estos mapas permiten resolver el problema impuesto por la carencia de datos de localidades de colecta, en especial en aves montanas (Cracraft 1985), que potencialmente podrían conducir a conclusiones poco acertadas sobre las relaciones biogeográficas de los bosques montanos húmedos. Los mapas de distribución potencial utilizados en este trabajo fueron obtenidos mediante el Genetic Algorithm for Rule Set Prediction (GARP, Stockwell & Noble, 1992; Stockwell, 1999). Dado que la mayoría de los ejemplares colectados poseen datos asociados a puntos de ocurrencia conocidos, el área de distribución potencial puede ser predicha al correlacionar las condiciones ecológicas con los puntos de ocurrencia, con lo que se obtiene un mapa de distribución potencial (Peterson *et al.* 2002). El modelo generado presenta la ventaja de "llenar" huecos en áreas poco conocidas, con lo que se obtienen hipótesis biogeográficas más precisas (Peterson *et al.* 2002).

CAPÍTULO I

DISTRIBUCIÓN LATITUDINAL

LUIS ANTONIO SÁNCHEZ-GONZÁLEZ

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

INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica muestra una distribución muy desigual a lo largo del planeta, concentrándose en algunas regiones específicas como el centro de África, el sureste de Asia, la parte sur de Norteamérica, Centroamérica y la región de los Andes tropicales en Sudamérica (Mittermeier 1988, Wilson 1988, Stattersfield *et al.* 1998). En esta última región, que ocupa únicamente el 1.3% de la superficie emergida de la Tierra, se concentra un 17% de la diversidad biológica conocida (Fjeldså y Krabbe 1990). Sin embargo, al igual que en otras regiones, la biodiversidad andina muestra áreas geográficas y hábitat específicos en los cuales es posible encontrar una diversidad numerosa (Krabbe *et al.* 1998, Fjeldså 2001). Al igual que otros grupos, las aves responden a este patrón de distribución, en el cual la riqueza se concentra en regiones que coinciden con distintas áreas y hábitat.

En América, los bosques montanos húmedos (también llamados bosques de nubes, mesófilos de montaña, ceja de monte y yungas, entre otros; Webster 1995, Brown y Kapelle 2001), se distribuyen de manera fragmentaria debido a los requerimientos particulares para su desarrollo, como laderas inclinadas y un aporte constante de humedad proveniente de las nubes (Lauer 1986, Rzedowski 1986, Gentry 1995, Brown y Kapelle 2001, Luna *et al.* 2001). Por lo anterior, la distribución de estos bosques ocurre a lo largo de la orientación de algunas de las cadenas de montañas principales (Fig. 1). Esto se encuentra relacionado con el flujo de las corrientes marinas: la corriente del Golfo posibilita su desarrollo en la Sierra Madre Oriental en México y en la vertiente del Caribe de Centroamérica, el norte de Colombia y el norte de Venezuela; mientras que la corriente del Pacífico central lo hace desde la parte sur de México, Centroamérica y la sección nororiental de los Andes, en Colombia y Ecuador (región del Chocó). La humedad proveniente de la cuenca del Amazonas, posibilita la existencia de una franja de bosque montano húmedo casi ininterrumpida de aproximadamente 3000 km de longitud, que corre desde el suroeste de Venezuela hasta el norte de Bolivia, además de aportar este recurso a los bosques de la región de los tepuis. Aunque este tipo de bosque se extiende también al oeste de Perú y el noroeste de Argentina, en general se ha reconocido a esta franja boscosa como menos diversa, debido a la menor cantidad de humedad que recibe, producto de la corriente fría de Humboldt (Vuilleumier 1986, Gentry 1995).

La distribución fragmentaria de estos bosques, en conjunto con la compleja historia geológica de las cadenas montañosas en el continente americano ha promovido la evolución y

diversificación de una de las avifaunas más diversas del mundo, que alcanza alrededor de 1300 especies (Fjeldsá y Krabbe 1990). Dados los requerimientos particulares para el desarrollo de estos bosques; los cañones de grandes ríos o depresiones (istmos) constituyen barreras formidables para la dispersión de algunos taxones de estos bosques; en consecuencia genera patrones de distribución particulares que se encuentran correlacionados con algunas barreras ecogeográficas (Vuilleumier 1977, Fjeldsá y Krabbe 1990, Graves 1985, 1988).

En este trabajo se describen los patrones de distribución, riqueza y endemismo de las aves de los bosques montanos húmedos de América, cubriendo un gradiente casi totalmente latitudinal desde el este y sur de México hasta el noroeste de Argentina. Se describe además el recambio avifaunístico a lo largo del gradiente y se discuten las causas posibles que han promovido la evolución de una de las avifaunas más diversas del mundo.

MÉTODOS

La delimitación del área de estudio se definió a partir de dos fuentes: el modelo de ecorregiones de la World Wildlife Fund (Olson *et al.* 2001), de la cual se obtuvieron las regiones de bosques montanos en el Neotrópico y a partir de la combinación de estas ecorregiones con el mapa de uso de suelo modificado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO 1999) para el caso de los bosques montanos de México. La proyección de la cobertura con la región final se generó con la ayuda del sistema de información geográfica ArcView 3.1 (ESRI 2000, Fig. 1).

La selección de las especies consideradas para este estudio se realizó con base en la información contenida en Stotz *et al.* (1996), donde se detallan las preferencias de hábitat y estacionalidad para todas las especies de aves terrestres conocidas del Neotrópico. A partir de esta selección, se generó un listado de 1298 especies que se encuentran en los bosques montanos húmedos, sus preferencias de hábitat y su estacionalidad (Apéndice 1). La taxonomía que se siguió para este trabajo fue la propuesta por el American Ornithologists' Union (AOU 1998) para las aves de México y Centroamérica y la del South American Checklist Committee (Ramsen *et al.* 2004) para las aves de los bosques sudamericanos. Este listado fue utilizado como punto de partida para la obtención de la información en línea de las colecciones científicas (Apéndice 2), así como de la información de las aves mexicanas contenida en el Atlas de las Aves de México (Navarro *et al.*, en prep.). Información adicional sobre localidades puntuales de registro para las especies se obtuvo de literatura especializada, como monografías, guías de campo y boletines de distintos museos (e. g. Blake 1977, Fjeldsá y Krabbe 1990, Hilty y Brown 1986, entre otros). Para el manejo de toda la información se construyó una base de datos en Access 2000 (Microsoft 2000).

Un gran número de especies de aves que habitan en estos bosques también se encuentran en otros hábitats contiguos, como la selva alta o los páramos (Stotz *et al.* 1996), esto se debe quizá a la existencia de ciclos climáticos del Pleistoceno que han alterado la distribución y

composición de estos bosques (Hooghiemstra y Cleef 1995, Wijninga 1995, van der Hammen y Hooghiemstra 2001) y la compleja topografía de las cordilleras de los Andes y las montañas en México y Centroamérica, mismos que sugieren que las aves de los bosques montanos húmedos han experimentado distintos ciclos de especiación, extinción y ciclos de redistribución (Fjeldsá 1995, 2001; García-Moreno et al. 1998, 1999a, 1999b; García-Moreno y Fjeldsá 2000). Por ello, en los análisis realizados se separó de la avifauna total a aquellas especies que se encuentran únicamente en los bosques montanos húmedos (especies restringidas al hábitat, *sensu* Stotz *et al.* 1996; especies endémicas, este trabajo).

Aquí se muestran únicamente los resultados obtenidos a través de los puntos de colecta provenientes de las distintas bases de datos. Aunque el uso de este tipo de información ha sido cuestionado por representar un estimado muy conservador de la distribución total de una especie (Porzecanski y Cracraft 2005), aún no existen alternativas adecuadas para la representación precisa en mapas de la distribución de las aves que se encuentran en los bosques montanos húmedos, particularmente en los Andes, donde aún hoy existen grandes extensiones geográficas con poco o ningún trabajo de colecta (Remsen y Graves 1995) o donde se encuentran grandes extensiones con hábitat aparentemente adecuado en las cuales no se ha registrado la presencia de determinadas especies. Sin embargo, de acuerdo con Cracraft (1985), la representación más precisa de la distribución de una especie debería mostrar registros confiables de ejemplares colectados, así como de registros observacionales, particularmente cuando se trabaja con especies de regiones geológicamente complejas, y por lo tanto, de acceso relativamente difícil.

Con objeto de observar los patrones de distribución latitudinal de la avifauna y su recambio a lo largo del gradiente, el área de estudio se dividió en 48 segmentos latitudinales de 1° de amplitud (Willig y Sandlin 1991, Harrison *et al.* 1992, Rodríguez *et al.* 2003). Se omitieron del análisis los segmentos para los cuales no existe información o aquellos en los cuales los registros no alcanzan un mínimo establecido arbitrariamente de 20 especies (Fig. 1). Los segmentos fueron numerados de norte a sur en orden progresivo creciente aprovechando la orientación de estos bosques, sin embargo, debido a que la conformación del área de estudio muestra un traslape de aproximadamente 5° de amplitud en la parte sur de Centroamérica (sur de Nicaragua-norte de Colombia) y a que los bosques del estudio se encuentran separados por áreas de tierras en el noroeste de Colombia, los segmentos involucrados fueron separados en correspondencia con su pertenencia geográfica. Las áreas con bosques montanos húmedos que se encuentran en los tepuis de Venezuela fueron excluidas de los análisis, debido a que aunque cuentan con una proporción de su avifauna compuesta por taxones de origen andino, ésta es relativamente baja (Mayr y Phelps 1967).

De cada uno de estos segmentos, se obtuvo el listado de especies, con los cuales se realizaron análisis sobre la riqueza y el endemismo a lo largo del gradiente, así como el análisis de congruencia avifaunística entre todos los segmentos (Terborgh 1971). Aunque este último análisis fue creado para determinar los factores que intervienen en la distribución de las aves en un

transecto altitudinal, ha sido aplicado en estudios de distribución latitudinal (Rojas-Soto 2003, García-Trejo y Navarro 2004). El análisis consiste en determinar la congruencia faunística de todos los segmentos, mediante la obtención del porcentaje de las especies que presentan en común. De este modo, las especies presentes en un segmento determinado representan el 100% de su avifauna, misma que se compara con la del segmento adyacente para obtener el porcentaje de avifauna común a los dos. Este procedimiento se realiza hasta que se ha determinado la congruencia faunística entre todos los segmentos involucrados en el estudio. Este análisis se aplicó por separado a la totalidad de las especies en el área y para las especies que muestran restricción al hábitat (endémicas). Posteriormente, con objeto de apreciar de mejor manera las tasas generales de recambio, se obtuvieron los promedios de los valores de la matriz usada para la construcción de las gráficas.

Además de los análisis de recambio, con cada uno de los 48 segmentos latitudinales se realizó un análisis de agrupamiento, que se llevó a cabo en el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft 2001). La similitud avifaunística entre cada uno de estos segmentos fue evaluada mediante el índice de Jaccard, el cual es usado para comprobar asociaciones entre datos de presencia-ausencia (Magurran 1988, Poulsen y Krabbe 1998). Este índice posee las propiedades de una distancia métrica auténtica y es usado como una buena alternativa para medir diversidad beta (Magurran 1988).

RESULTADOS

El número total de registros obtenidos para este trabajo fue de 89264, de los cuales 23587 son registros únicos por localidad. En total, el número de localidades únicas obtenidas fue de 5320. De acuerdo con Stotz *et al.* (1996), en los bosques montanos húmedos del Neotrópico se cuenta con una representación taxonómica total de 14 órdenes (Stotz *et al.* 1996), todos los cuales se encuentran incluidos. En estos bosques, es posible encontrar 52 familias, 50 de las cuales se incluyen en este reporte. Las dos familias que no cuentan con representantes son Meleagridae y Sittidae, para las cuales no se contó con localidades de colecta luego de traslapar los puntos de registro con la cobertura final del área de estudio. Por su parte, la representación taxonómica a nivel específico alcanzó 1242 (95.6 % del listado generado con base en Stotz *et al.* 1996), distribuidas en 403 géneros (97.8 % del total). El total de especies fue de 1298 distribuidas en 412 géneros; esto refuerza lo sugerido por Vuilleumier (1986) y Stotz *et al.* (1996), acerca de la gran acumulación de riqueza en los bosques montanos húmedos, que los coloca como uno de los hábitats con mayor número de especies entre los ambientes del Neotrópico,.

El análisis de riqueza total por segmento latitudinal (Fig. 2) muestra que no existe una relación directa entre la riqueza de especies y la latitud (Fig. 2, $r = -0.0817$, $p = 0.5895$), ya que es en distintas áreas en las que se concentra la riqueza de especies; la primera de ellas se localiza a

partir del segmento 6 y hasta el segmento 9, y corresponde a los bosques montanos que se encuentran desde el este y sur de México hasta el centro de Guatemala. La parte sur de Centroamérica (segmentos 12 a 14, Costa Rica y oeste de Panamá), aparece como otra de las áreas con alta diversidad específica. En el norte de Sudamérica, la riqueza muestra un incremento notable en los bosques del norte de Venezuela (segmento 17) y en el área fronteriza entre Colombia y Venezuela (segmentos 19 y 20). Un área con una alta diversidad se localiza desde el centro de Colombia (segmento 23) hasta el norte de Ecuador (segmento 28), siendo los dos segmentos meridionales (27 y 28) los que presentan la mayor riqueza específica de todos en la región de estudio, con 509 y 468 especies respectivamente. Adyacente a esta región, entre el sur de Ecuador y el noroeste de Perú, se encuentra una serie de segmentos (30 a 33) que muestran también una elevada diversidad, con hasta 346 especies en el último segmento. Finalmente, dos segmentos aislados concentran también una elevada riqueza. Estos son el segmento 37 con 206 especies, ubicado en centro de Perú, y el segmento 41, con 274 especies, que se localiza en el sur de este mismo país (Fig. 2). Al repetir los análisis considerando solo las áreas que se encuentran en los bosques en Mesoamérica (segmentos 1 a 15), éstos mostraron una relación directa entre la riqueza y la latitud ($r^2=0.2462$, $p = 0.60$). Por su parte, considerando solo las áreas localizadas en Sudamérica (segmentos 16 a 48), so se encuentra esta relación ($r^2=0.1687$, $p = 0.022$).

Al igual que para el análisis de la riqueza total, el endemismo no mostró relación alguna con la latitud como se muestra en la figura 3 ($r = 0.1435$, $p = 0.3414$). Algunas zonas destacan por ser particularmente ricas, entre ellas la localizada en el segmento 8 (Sierra de Miahuatlán y Sierra Madre de Chiapas en México), con 85 especies endémicas. La parte sur de Costa Rica y el oeste de Panamá (segmento 14) destacan también por presentar una elevada concentración de especies endémicas, totalizando 98. La región que se localiza en el sector más norteño de los Andes, al suroeste de Venezuela y la región colindante de Colombia (segmentos 19 y 20), destacan por presentar una elevada presencia de especies endémicas; sin embargo, al igual que en el análisis de riqueza total, se observan dos regiones relativamente amplias: la primera de ellas ubicada entre el centro de Colombia y el norte de Ecuador (segmentos 23 a 28) en la cual la presencia de especies endémicas es mayor con respecto a otras regiones en el área de estudio; la segunda región se localiza desde el sur de Ecuador hasta el noroeste de Perú (segmentos 30 a 33). Los segmentos 37 y 41, ubicados al centro y sureste de Perú respectivamente, son aparentes por su riqueza en especies endémicas y a diferencia de los análisis de riqueza total, el segmento 44, localizado en el centro de Bolivia, destaca por presentar 112 especies endémicas. Al eliminar los segmentos pertenecientes a Sudamérica, el endemismo en los bosques mesoamericanos también presentó una relación directa entre el número de especies y la latitud ($r^2 = 0.1717$, $p = 0.125$), mientras que en Sudamérica no se presentó esta correlación ($r^2=0.101$, $p = 0.181$).

Los resultados de los análisis de congruencia faunística (recambio de especies) para la riqueza total se muestra en la gráfica de la figura 4. Aunque el entramado de las curvas resulta en una figura muy compleja, pueden observarse algunos patrones generales. En el primer tercio de la

gráfica destaca la alta similitud avifaunística entre los primeros once segmentos latitudinales correspondientes a los bosques que se extienden desde el este y sur de México hasta Nicaragua, así como su alto recambio a partir de la línea perteneciente al segmento 12, ubicado en Nicaragua. A partir de este punto, las líneas muestran mayor congruencia a lo largo de distintos segmentos latitudinales, mismos que en general se encuentran asociados a algunas barreras ecogeográficas para la distribución de la avifauna de regiones montañosas. El último tercio de la gráfica muestra cambios abruptos en la congruencia avifaunística a medida que se progresa en el segmento bajo análisis, esto podría ser resultado de la ausencia de datos completos para estos segmentos o de cambios auténticos en la composición de la avifauna en estos bosques.

Por su parte, la figura 5 muestra las curvas de congruencia obtenidas para la avifauna endémica. Al igual que el análisis anterior, en este es notable la separación que se observa entre los primeros once segmentos, correspondientes a la misma área geográfica (México a norte de Nicaragua) y los restantes segmentos, compuestos por la avifauna de los bosques montanos húmedos que se encuentra entre Costa Rica y el noroeste de Argentina, en ambos análisis, la avifauna de Costa Rica y el oeste de Panamá se encuentra separada por un recambio drástico, representado por el istmo de Panamá.

Mediante la obtención de los valores promedio de las tasas de recambio (congruencia) de cada uno de los segmentos latitudinales determinados y su expresión en una gráfica, pueden observarse de mejor manera los posibles patrones resultantes (Fig. 6). Para la avifauna total se detectaron alrededor de nueve sitios con un alto recambio de especies (congruencia >23%) entre los siguientes segmentos (Fig. 1): los segmentos 6, 7 y 8 (sur de México); 11 y 12 (Nicaragua-Costa Rica); 14 y 15 (Panamá); 17 y 18 (norte de Colombia-norte de Venezuela); 27 (extremo suroeste de Colombia-norte de Ecuador); 31, 32 y 33 (sur de Ecuador y noroeste de Perú), 35 (norte de Perú); 40 (sur de Perú) y 43 y 44 (centro de Bolivia).

La curva correspondiente a la avifauna endémica mostró ocho sitios coincidentes con la curva de la avifauna total. El único segmento no coincidente es el segmento 16 (parte norte de la Sierra de Santa Marta, Colombia). En tres segmentos, la avifauna endémica presenta mayor o igual tasa de congruencia que la avifauna total: en los segmentos 18 (norte de Colombia-noroeste de Venezuela) y 43 (centro de Bolivia), la avifauna endémica es ligeramente mayor a la avifauna total, mientras que en el segmento 42 ambas son iguales (Fig. 6).

El análisis de agrupamiento (Fig. 7) permitió observar nuevamente que los segmentos latitudinales en Mesoamérica corresponden a las áreas que se encuentran entre México y el centro de Nicaragua (segmentos 1 a 11). Por su parte, la agrupación Sudamérica se divide en seis subgrupos, de los cuales Costa Rica y Panamá se encuentran en la primera subagrupación (segmentos 12 a 15). A continuación, la segunda de ellas corresponde a los bosques montanos de la Sierra de Santa Marta, la mitad norte de la Sierra de Perijá y los bosques de la Cordillera de la Costa en Venezuela (segmentos 16 y 17). Un área de gran extensión se extiende entre el norte de Colombia y el centro de Ecuador (segmentos 19 a 28), mientras que las áreas del centro de

Ecuador y el noroeste de Perú (segmentos 29 a 33) forman otro subgrupo. Las yungas de Perú forman otra agrupación (segmentos 34 a 39); sin embargo en este grupo se encuentra el segmento 18, en el cual se encuentran la mitad meridional de la Sierra de Perijá y el sector nororiental de los Andes en Venezuela. Finalmente, el último grupo reúne a los segmentos 41 a 48, y que geográficamente corresponden a los bosques entre el sureste de Perú y el noroeste de Argentina. Aunque los segmentos 40 y 47 se encuentran fuera de esta última agrupación, se reúnen tentativamente con esta debido a su correspondencia geográfica y a la continuidad biótica de estas regiones (ver Fjeldsá y Maijer 1996).

DISCUSIÓN

Una de las características de la biota de la región Neotropical es su enorme diversidad avifaunística, con aproximadamente 3300 especies, distribuidas en 95 familias (Blake 1977, Stotz *et al.* 1996, Navarro y Sánchez-González 2003). Entre los distintos ambientes que se pueden encontrar dentro de esta región, los bosques montanos húmedos son uno de los más diversos, a pesar de que ocupan una extensión relativamente pequeña (aproximadamente un 5%), ya que albergan alrededor de 1298 especies (39.3% del total) pertenecientes a 52 familias (54.7%).

De acuerdo con los datos obtenidos, la riqueza total y el endemismo no se encuentran correlacionados, o débilmente en el caso del endemismo, con la latitud. En Mesoamérica, las áreas de mayor diversidad se localizan al sureste de México y centro de Guatemala y en Costa Rica y el oeste de Panamá; mientras que en Sudamérica destacan el sector nororiental de los Andes (Colombia-suroeste de Venezuela), una amplia región comprendida desde el centro de Colombia hasta el norte de Ecuador, el extremo meridional de Ecuador y el noroeste de Perú, y dos sectores al centro y sur de este mismo país. Los bosques montanos del norte de Venezuela aparecen como un área de alta riqueza total, con 278 especies. Los resultados de este estudio coinciden con los reportados por otros autores; Peterson *et al.* (1998) reportaron números de 150 a 199 especies para la zona montana de la parte norte de Centroamérica, mientras que Hernández-Baños *et al.* (1995) reportaron una concentración de riqueza total en la parte sur de Mesoamérica. La distribución del endemismo corresponde con la de la riqueza en la mayor parte de las áreas localizadas, excepto en el segmento 44, el cual es un área en el centro de Bolivia (Yungas de La Paz), y que presenta una topografía compleja que podría haber funcionado como un refugio para algunos taxones (Fjeldsá y Krabbe 1990, Fjeldsá 1995, Fjeldsá y Maijer 1999).

Una tendencia distinta emergió cuando las áreas con bosques montanos en Mesoamérica (segmentos 1 a 15) fueron analizados de manera separada de los segmentos en Sudamérica. Para ambos análisis (de riqueza total y de endemismo), en Mesoamérica se presentó una correlación positiva entre el aumento en el número de especies y la latitud. Este patrón concuerda con lo sugerido para los bosques en esta área (Hernández-Baños *et al.* 1995, Watson y Peterson 1999). En un análisis sobre factores determinantes para la diversidad de las aves en los bosques

montanos de Mesoamérica únicamente, a tres escalas distintas, Watson y Peterson (1999) encontraron que la latitud es el factor más importante que explica esta diversidad en cada una de las escalas utilizadas. De acuerdo con los autores, las causas históricas son las responsables de este patrón, debido a que los istmos de Tehuantepec y de Panamá actuaron como barreras para la expansión de las áreas de distribución, lo cual permitió un relativo aislamiento producido por un efecto peninsular que finalmente condujo a la especiación a ambos lados de estas barreras, razón por la cual la riqueza total y de especies endémicas se concentra en la parte norte de Mesoamérica y al sur de Costa Rica y el oeste de Panamá. Aunque en los segmentos determinados para Sudamérica no se detectó una correlación entre la riqueza total y el endemismo con la latitud, es notable la concentración de especies en los segmentos 27 y 28, localizados aproximadamente al centro de la región de estudio. Esto puede obedecer a distintas causas, algunas de las cuales pueden ser naturales, como la concentración de especies que ocurre en la parte central de Bolivia (Fjeldså y Maijer 1996), o causas artificiales, como los números desiguales de datos obtenidos para cada uno de los segmentos.

La enorme concentración de especies hacia la parte central de la región de estudio parece corresponder con el efecto "Rapoport", según el cual, los tamaños de las área de distribución de las especies a lo largo de un gradiente latitudinal se reducen a medida que se avanza hacia el ecuador (Blackburn y Gaston 1996). De acuerdo con las gráficas 2 y 3, las áreas de mayor riqueza se encuentran en la parte meridional de Mesoamérica y en la parte central de Sudamérica. Lo anterior puede deberse a distintos factores, entre los cuales se encuentran efectos causados por la geometría continental, dispersión accidental, tolerancia climática, barreras más fuertes a menores latitudes, ciclos climáticos de origen pleistocénico y el número de interacciones específicas, el cual se espera sea mayor a bajas latitudes como consecuencia del incremento en la cantidad de especies (Ruggiero 2001). La distribución fragmentaria de los bosques montanos húmedos ha jugado un papel muy importante en la diversificación de los organismos que los habitan (Graves, 1985, 1988). La variación geográfica que la avifauna de estos bosques muestra es, en algunos muy importante, como en *Chlorospingus ophthalmicus*, con 25 subespecies determinadas para toda su área de distribución (Isler e Isler 1987), mientras que en otras especies, prácticamente no existe variación geográfica detectable a lo largo de un gradiente considerable, como en *Doliornis sclateri*, habitante de los Andes tropicales (Fjeldså y Krabbe 1990). En algunas especies que se encuentran en hábitat fragmentados, la variación geográfica puede presentarse en forma de clinas (García-Moreno *et al.* 1999a, Navarro *et al.* 2001), en patrones denominados "leapfrog", en los cuales algunas poblaciones cuya distribución se encuentra interrumpida por una tercera presentan mayor similitud de caracteres entre sí (Remsen 1984), o patrones "checkerboard" (Heindl y Schuchmann 1998). Esta variación ha sido correlacionada con la distribución altitudinal y latitudinal de estas especies, en las cuales el incremento en la altitud y la reducción en la amplitud de su hábitat es determinante para la posesión de mayor variación geográfica, lo cual, conduce a la especiación, al interrumpirse el flujo génico con poblaciones vecinas, debido a la fragmentación del

hábitat (Graves 1985, 1988). Las áreas montañosas son especialmente susceptibles a catástrofes que podrían culminar en la fragmentación de los hábitat en sus laderas; lo que podría general aislamiento y especiación y explicar a su vez los elevados números de especies en estos ambientes (García-Moreno *et al.* 1999a).

Los análisis de congruencia faunística realizados tanto para la riqueza total como para las especies endémicas también mostraron resultados similares. A partir de la observación de la congruencia promedio para ambas categorías (Fig. 6), algunos patrones en la distribución latitudinal de las aves en estos bosques son aparentes. Estos recambios faunísticos (puntos de inflexión de ambas curvas donde los porcentajes de congruencia son menores y alcanzan su valor mínimo), están relacionados con algunas barreras ecogeográficas, mismas que han funcionado como barreras para la distribución de las aves de ambientes de montaña (Fig. 8), ya que podrían estar favoreciendo procesos tales como la dispersión, extinción y especiación, entre otros. Por ejemplo, los puntos (en las gráficas 2-6) 6, 7 y 8 se relacionan con los segmentos entre los cuales se ubica el Istmo de Tehuantepec, en México (núm. 1 en la figura 7), que ha sido reconocido como una barrera muy importante para la evolución de especies distintas aunque filogenéticamente relacionadas (Escalante *et al.* 1993, Peterson *et al.* 1999), como (norte/sur de la barrera): *Cyrtonyx montezumae*/ *C. ocellatus*, *Strix varia*/ *S. fulvescens*, *Atthis heloisa*/ *A. ellioti*, *Melanotis caerulescens*/ *M. hypoleucus*, *Ergaticus ruber*/ *E. versicolor*, *Turdus migratorius*/ *T. rufitorques* e *Icterus graduacauda* / *I. chrysater*, entre otras (Hernández-Baños *et al.* 1995, Peterson *et al.* 1999). La Depresión de Nicaragua (núm. 2) otra área de tierras bajas, permite reconocer un segundo patrón, en el cual pueden ubicarse a las siguientes especies: *Geotrygon albifacies*/ *G. chiriquensis*, *Amazilia cyanocephala*/ *A. cyanifrons*(?), *Contopus pertinax*/ *C. lugubris*, *Troglodytes rufociliatus*/ *T. ochraceus*, *Ptilogonys cinereus*/ *P. caudatus*, *Parula superciliosa*/ *P. gutturalis* y *Chlorophonia occipitalis*/ *C. callophrys* y *Junco phaeonotus*/ *J. vulcani*, entre otras especies (AOU 1998).

En todos los análisis realizados, Costa Rica y el oeste de Panamá aparecen como una de las áreas con mayor riqueza en especies totales y en especies endémicas (Hernández-Baños *et al.* 1995, Watson y Peterson 1999). Los análisis de congruencia faunística mostraron que el Istmo de Panamá (núm. 3), constituye también un área de alto recambio, es decir, con valores bajos de congruencia, entre la parte meridional de Mesoamérica y Sudamérica, en la cual, especies como *Chamaepetes unicolor*/ *C. goudotii*, *Odontophorus leucolaemus*/ *O. dialeucos*, *Geotrygon costaricensis*/ *G. goldmani*, *Touit costaricensis*/ *T. dilectissimus*, *Calliphlox bryantae*/ *C. mitchellii*, *Pharomachrus mocinno*/ *P. auriceps*, *Semnornis frantzii*/ *S. ramphastinus*, *Myadestes melanops*/ *M. coloratus*, entre otras, muestran reemplazos alrededor de esta zona.

En Sudamérica, se localizaron cinco áreas con gran reemplazo avifaunístico. En el norte, la Depresión de César ha separado efectivamente el contacto de las avifaunas de montaña de la Sierra de Santa Marta de las Sierras de Perijá y las sierras andinas al norte de Colombia, mientras que en Venezuela, la Depresión de Barquisimeto ha hecho lo mismo entre la Cordillera de La

Costa al norte de Venezuela y la Cordillera de Mérida. Especies como *Anisognathus melanogenys*/*A. lacrymosus*, *Scytalopus sanctaemartae*/*S. atratus* y *Atlapetes melanocephalus*/*A. rufinucha* se encuentran separadas en Colombia, mientras que en Venezuela se encuentran: *Pyrrhura hoematotis*/*P. rοδοcephala* y *Diglossa gloriosa*/*D. humeralis*.

Desde que se comenzaron a estudiar las distribuciones de las aves andinas, se determinó que la barrera geográfica más importante para las aves de los bosques húmedos la constituye el cañón del Río Marañón, al norte de Perú, mismo que forma parte de un área de tierras bajas conocida como “North Peru Low” (Vuilleumier 1977, Parker *et al.* 1985, Fjeldsá y Krabbe 1990). En esta zona diversas especies se encuentran limitadas a ambos lados de la barrera, tales como *Nothocercus bonapartei*/*N. nigrocapillus*, *Hapalopsittaca amazonina*/*H. melanotis*, *Coeligena lutetiae*/*C. violifer*, *Metallura odomae*/*M. theresiae*, *Cranioleuca antisimensis*/*C. baroni*, *Thripadectes flammulatus*/*T. scrutator*, *Grallaria hypoleuca*/*G. przewalskii*, *Anairetes agilis*/*A. agraphia*, *Leptopogon rufipectus*/*L. taczanowskii*, *Ochthoeca diadema*/*O. pulchella*, *Cyanolyca turcosa*/*C. viridicyanus*, *Diglossa lafresnayi*/*D. mystacalis* y *Hemispingus verticalis*/*H. xanthophthalmus*, se encuentran limitadas a ambos lados de la barrera. Otra barrera muy conspicua para distintas especies como *Metallura theresiae*/*M. euopogon*, *Grallaria przewalskii*/*G. capitalis*, *Aulacorhynchus huallagae*/*A. coeruleicinctus*, es la Depresión del río Huallaga (Núm. 7, conocida como “Huallaga Gap”).

De acuerdo con los análisis de congruencia faunística, al sureste de Perú se encuentra la región con el más alto recambio de especies (Núm. 8). En esta región existen grandes valles áridos formados por los ríos Apurímac y Urubamba, así como un “abanico” de montañas formado por las cordilleras de Vilcabamba y Vilcanota, que ha funcionado como protección para distintos taxones, posibilitando la especiación y/o la permanencia de géneros de origen antiguo en esta zona (Fjeldsá 1995). En esta región, el recambio de especies se observa en *Metallura euopogon*/*M. aeneocauda*, *Leptasthenura pileata*/*L. xenothorax*, *Cranioleuca baroni*/*C. marcapatae*, *Grallaria capitalis*/*G. erythroleuca*, *Mecocerculus hellmayri*/*M. minor* y *Creurgops dentata*/*C. verticalis*. La última zona (Núm. 8) de alto recambio de especies se encuentra ubicada al centro de Bolivia, en los valles secos de Sucre y Cochabamba, en una región transicional al norte de la cordillera Tunari (Maijer y Fjeldsá 1997). Especies como *Amazona mercenaria*/*A. tucumana*, *Eriocnemis alinae*/*E. glaucopocoides*, *Scytalopus simonsi*/*S. zimmeri* y *Poospiza garleppi*/*P. erythrophrys*, encuentran sus límites de distribución en esta zona.

La coincidencia entre las barreras ecogeográficas (Fig. 7) y la baja congruencia de la avifauna alrededor de éstas sugiere el papel que estos accidentes geográficos pudieron haber tenido en el desarrollo de la biota de los bosques montanos húmedos (Vuilleumier 1977, Fjeldsá y Maijer 1996). En particular, para la avifauna andina, estas barreras han sido utilizadas para la explicación de un modelo de especiación principalmente alopátrido; sin embargo, otros modelos parecen explicar de manera más adecuada la especiación en algunos grupos: la especiación parapátrida es un modelo que explica la diversificación en aproximadamente 11 taxones de aves

andinas (García-Moreno y Fjeldsá 2000), además de que ha sido reportado en otros grupos, tales como insectos y anuros (Graham *et al.* 2005). Por ejemplo, combinaciones entre este modelo de especiación y dispersión posterior parecen ser la causa de la diversificación del género *Scytalopus* (Arctander y Fjeldsá 1994); mientras que para el género *Metallura* la diversificación ha sido producida mediante secuencias de especiación parapátrida seguidas de reemplazamiento altitudinal (García-Moreno *et al.* 1999a). En Mesoamérica, aún son pocos los estudios realizados, sin embargo, un modelo de especiación de este tipo ha sido sugerido para el género *Chlorospingus* (García-Moreno *et al.* 2004), mientras que para la avifauna de Mesoamérica en general se ha postulado un modelo de especiación peripátrida (Watson y Peterson 1999).

Las áreas entre las cuales se extienden las zonas de baja congruencia faunística para la riqueza total también fueron detectadas para la avifauna endémica. A lo largo de toda la región de estudio se distribuyen géneros con una o muy pocas especies que son endémicos para alguna de las regiones, lo cual sugiere que éstas han estado aisladas por distintos periodos. En las áreas al norte del Istmo de Tehuantepec, se encuentra *Rhynchopsitta* (con dos especies), mientras que al norte de Centroamérica (entre el Istmo de Tehuantepec y la Depresión de Nicaragua se encuentran *Oreophasis derbianus* y *Penelopina nigra*. En la parte meridional de Mesoamérica, Costa Rica y el oeste de Panamá ha sido un sitio en el cual ha habido procesos de especiación intensa, donde se han desarrollado géneros endémicos monoespecíficos, tales como *Panterpe insignis*, *Phainoptila melanoxantha*, *Zeledonia coronata*, *Thyorchilus browni*, *Acanthidops bairdi*, *Pezopetes capitalis*, así como géneros con dos especies, como *Elvira* y *Pselliophorus*. Este patrón en el incremento del número de géneros endémicos ocurre hacia la parte meridional de Mesoamérica, al igual que ocurre con la riqueza.

En Sudamérica, los bosques del norte de Venezuela alojan sólo un género monoespecífico: *Hylonympha macrocerca*, que se encuentra en los bosques montanos de la Península de Paria, en Sucre, mientras que en el área que se extiende entre la Depresión de Barquisimeto y el macizo colombiano se encuentran *Ognorhynchus icterotis*, *Hypopyrrhus pyrohypogaster*, *Urothraupis stolzmanni* y *Oreothraupis arremonops*. No existen géneros restringidos en los bosques entre el macizo colombiano y el noroeste de Perú; mientras que *Loddigessia mirabilis* y *Xenoglaux loweryi* ocupan la región que se extiende entre el sur de la Depresión del Marañón (Núm. 6) y la Depresión del río Huallaga (Núm. 7). Entre el centro de Perú, a partir de esta última depresión, y hasta la región de los valles áridos de los ríos Apurímac y Urubamba, habitan *Zaratornis stresemanni* y *Nephelornis oneillei*. Finalmente, las dos regiones más australes, carecen de géneros endémicos. En Sudamérica, los géneros endémicos se encuentran localizados en la parte norte de la cordillera andina, con cuatro, mientras que las regiones adyacentes contienen sólo uno o dos.

Aunque estos puntos de baja congruencia avifaunística coinciden con barreras geográficas conspicuas, algunas especies se encuentran a ambos lados de las barreras, sugiriendo que las especies son anteriores a la aparición de esas barreras o posiblemente a que han alcanzado esas

zonas debido a eventos de dispersión poco frecuentes (Fjeldsá 1995). Entre esas especies se encuentran algunas pertenecientes a géneros monoespecíficos como *Pterophanes cyanopterus*, *Leptopsittaca branickii* y *Hapaloptila castanea*, entre los cuales no parece haber ningún nivel de diferenciación (Fjeldsá y Krabbe 1990, Fjeldsá 1995).

Por otro lado, se ha sugerido que algunas áreas de menor altitud con respecto a la de los bosques húmedos en Ecuador podrían funcionar como “corredores” para las aves de estos bosques de la vertiente este de los Andes, particularmente hacia la vertiente oeste (Poulsen 1993, Krabbe *et al.* 1998, Poulsen y Krabbe 1998). Regiones con estas características han sido localizadas en al norte de la provincia de Carchi, en las montañas Mojanda en Imbabura, en la cuenca del Río Paute en Cañar y en al alto Río Zamora en Loja (Krabbe *et al.* 1998). Por ejemplo, en la cuenca del Río Paute, especies típicas de la vertiente este tales como *Andigena hypoglauca*, *Anisognathus lachrymosus* y *Boissoneaua matthewsii*, han establecido poblaciones viables en los bosques aledaños de la vertiente oeste en esta región de los Andes únicamente (Fjeldsá y Krabbe 1990, Poulsen y Krabbe 1998).

El análisis de agrupamiento (Fig. 7) en general coincidió con los análisis de congruencia, sin embargo, mientras los análisis de congruencia permiten detectar los segmentos entre los cuales ocurre el mayor recambio de especies, los agrupamientos revelan las áreas que presentan la mayor similitud. Los agrupamientos permitieron detectar que la avifauna de los bosques montanos húmedos puede regionalizarse en dos unidades: avifauna de Mesoamérica y Sudamérica, en donde cada una de estas regiones presentan un arreglo geográfico en subregiones delimitadas por distintos accidentes ecogeográficos (Fig. 8). De manera interesante, este análisis mostró que la avifauna de la parte sur de Centroamérica (Costa Rica y Panamá) presenta una mayor similitud (aproximadamente 80%) con la avifauna de las regiones de los Andes en Sudamérica. Lo anterior puede deberse, además de las razones geográficas, a causas ecológicas (Poulsen y Krabbe 1998), tales como el tipo de vegetación que colinda con los bosques montanos en las dos distintas regiones detectadas. Por ejemplo, mientras que en Mesoamérica los bosques montanos húmedos colindan con bosques de encinares húmedos y de coníferas en su límite altitudinal superior (Escalante *et al.* 1991, Hernández-Baños *et al.* 1995), en Sudamérica el límite altitudinal se compone por bosques de *Polylepis* y/o puna que puede presentar distintos grados de humedad, que son ambientes que sostienen mayor diversidad (Vuilleumier 1986, Vuilleumier y Ewert 1978) con respecto a los bosques de coníferas mesoamericanas.

A lo largo de la cordillera de los Andes, se han detectado mediante datos satelitales la existencia de algunas zonas caracterizadas por una alta estabilidad ecológica. Dentro de estas zonas existe una alta correlación entre el número de especies de origen reciente y las especies de distribución relictual y/o géneros monoespecíficos, lo cual ha sido revelado mediante datos provenientes de la filogenia molecular de distintos taxones. Esto ha sido utilizado para sugerir que estas zonas han sido parte fundamental para la especiación y el mantenimiento de la avifauna (Fjeldsá 1995). La distribución de algunos de los géneros monoespecíficos mencionados antes

coincide con la de estas regiones de alta estabilidad ecológica, lo que sugiere que estas condiciones han permanecido estables durante periodos prolongados, permitiendo al mismo tiempo, la especiación de distintos grupos asociados a las condiciones ecológicas prevaletentes en estos sitios. Aunque en Mesoamérica no se cuenta con estudios de este tipo, algunas áreas, particularmente la Sierra Madre de Chiapas en México, las montañas en el suroeste de Guatemala y Costa Rica y el oeste de Panamá son zonas en las que posiblemente ha ocurrido un fenómeno similar de especiación y permanencia de linajes antiguos.

Distintas razones pueden ser tomadas en cuenta para explicar la distribución de la avifauna en los bosques montanos húmedos, entre las cuales se encuentran causas históricas, además de toda una serie de causas ecológicas y climáticas (Haffer 1969, Poulsen y Krabbe 1998, Watson y Peterson 1999), así como y causas geográficas, entre las cuales destacan las barreras impuestas por accidentes geográficos. Entre las causas históricas, se ha sugerido que los periodos glaciales, producidos por los ciclos de Milankovitch (Vuilleumier 1969, 1980; Fjeldså 1995) han producido desplazamientos altitudinales en este tipo de bosques (Hooghiemstra y Cleef 1995, Wijninga 1995, van der Hammen y Hooghiemstra 2001), mismos que han posibilitado la redistribución de las aves asociadas a estos bosques (García-Moreno y Fjeldså 2000).

LITERATURA CITADA

El asterisco indica trabajos que contienen información sobre taxonomía y distribución utilizados en el desarrollo de este análisis.

- *American Ornithologists' Union (A. O. U.). 1998. Check-list of North American birds, 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Amorin, D. S. 2001. Dos Amazonias. Pp. 245-255. En: Llorente, J. y J. J. Morrone (eds.). Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 1996. Spatial patterns in the species richness of birds in the New World. *Ecography* 19: 369-376.
- *Blake, E. R. 1977. Manual of Neotropical birds. Volume 1. Spheniscidae (Penguins) to Laridae (Gulls and Allies). The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Brown, A. D. y M. Kappelle. 2001. Introducción a los bosques nublados del Neotrópico: una síntesis regional. Pp. 25-40. En: Kappelle, M. y A. D. Brown (Eds.). Bosques nublados del Neotrópico. INBio, Costa Rica.
- *Brumfield, R. T. y J. V. Remsen Jr. 1996. Geographic variation and species limits in *Cinnycerthia* wrens of the Andes. *Wilson Bull.* 108: 205-227.
- *Clements, J. F. y N. Shany. 2001. A field guide to the birds of Peru. Lynx Edicions, Barcelona.

- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1999. "Uso de suelo y vegetación modificado por CONABIO". Escala 1: 1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. Pp. 49-84. En: Neotropical Ornithology (P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely y F. G. Buckley, Eds.). Ornithol Monogr. 36.
- Cracraft, J. y R. O. Prum. 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* 42: 603-620.
- Escalante-Pliego, B. P., A. G. Navarro y A. T. Peterson. 1993. A geographic, ecological, and historical análisis of land bird diversity in Mexico. Pp. 281-307. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot and J. Fa (eds.). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. New York, Oxford Univ. Press.
- ESRI (Environmental System Research Institute). 2000. ArcView GIS Ver. 3.2a. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California.
- *Fjeldså, J. 1995. Geographical patterns of neoendemic and older relict species of Andean forest birds: the significance of ecologically stable areas. Pp. 89-102 en Churchill, S., H. Balsu, E. Forero y J. L. Luteyn (Eds.). *Biodiversity and Conservation*. The New York Botanical Garden, New York.
- Fjeldså, J. 2001. Cartografiar la avifauna andina: una base científica para establecer prioridades de conservación. Pp. 125-152. En: Kappelle, M. y A. D. Brown (eds.). *Bosques nublados del Neotrópico*. INBio, Costa Rica.
- *Fjeldså, J. y N. Krabbe. 1990. *Birds of the high Andes*. Apollo Books. Svendborg, Danmark.
- *Fjeldså, J. y S. Maijer. 1996. Recent ornithological surveys in the Valles region, southern Bolivia and possible role of Valles for the evolution of the Andean avifauna. Centre for Research on Cultural and Biological Diversity of Andean Rainforests (DIVA). DIVA technical Rep. no. 1.
- *García-Moreno, J., P. Arctander y J. Fjeldså. 1998. Pre-Pleistocene differentiation among Chat-tyrants. *Condor* 100: 629-640.
- *García-Moreno, J., P. Arctander, y J. Fjeldså. 1999a. Strong diversification at the treeline among *Metallura* hummingbirds. *Auk* 116: 702-711.
- *García-Moreno, J., P. Arctander, y J. Fjeldså. 1999b. A case of rapid diversification in the Neotropics: phylogenetic relationships of *Cranioleuca* spinetails (Aves. Furnariidae). *Molec. Phyl. Evol.* 12: 273-281.
- García-Moreno, J. y J. Fjeldså. 2000. Chronology and mode of speciation in the Andean avifauna. Pp. 25-46 en Rheinwald, G. (Ed.). *Isolated Vertebrate Communities in the Tropics*. Bonn. Zool. Monogr. 46.
- *García-Moreno, J., J. Ohlson, J. Fjeldså. 2001. MtDNA sequences support monophyly of *Hemispingus* tanagers. *Mol. Phylog. Evol.* 21: 424-435.

- *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. *Mol. Phylog. Evol.* 33: 186-196.
- 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 Zool. Mex. (n.s.)* 20: 167-185.
- Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. Pp. 103-126. En: Churchill, S. P. et al. (Eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests*. The New York Botanical Garden.
- Graham, C. H., S. R. Ron, J. C. Santos, C. J. Schneider y C. Moritz. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58: 1781-1793.
- *Graves, G. R. 1982. Speciation in the Carbonated Flower-Piercer (*Diglossa carbonaria*) complex of the Andes. *Condor* 84: 1- 14.
- Graves, G. R. 1985. Elevational correlates of speciation and intraspecific geographic variation in plumage in andean forest birds. *Auk* 102: 556-579.
- Graves, G. R. 1988. Linearity of geographic range and its possible effect on the population structure of andean birds. *Auk* 105: 47-52.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Haffer, J. 1985. Avian zoogeography of the Neotropical lowlands. Pp. 113-146 in *Neotropical Ornithology* (P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely y F. G. Buckley, Eds.). *Ornithol Monogr.* 36.
- Harrison, S., S. Ross y J. H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. Anim. Ecol.* 67: 151-158.
- *Heindl, M. y K. L. Schuchmann. 1998. Biogeography, geographical variation, and taxonomy of the Andean hummingbird genus *Metallura* GOULD 1847. *J. Ornithol.* 139: 425-473.
- Hernández-Baños, B. E., A. T. Peterson, A. G. Navarro y B. P. Escalante-Pliego. 1995. Bird faunas of the humid montane forests of Mesoamerica: biogeographic patterns and priorities for conservation. *Bird Conserv. Int.* 5: 251-277.
- *Hilty, S. L. 1997. Seasonal distribution of birds at a cloud-forest locality, the Anchicayá valley, in western Colombia. Pp. 321-343 in *Studies in Neotropical Ornithology honoring Ted Parker*. (Remsen, J. V. Jr, Ed.) *Ornithol Monogr.* 48.
- *Hilty, S. L. 2003. *Birds of Venezuela*. 2nd Ed. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- *Hilty, S. L. y W. L. Brown. 1986. *A guide to the Birds of Colombia*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hooghiemstra, H. y A. M. Cleef. 1995. Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the North Andean montane forest and páramo. Pp. 35-49. En: Churchill, S. P. et al. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden.

- *Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, Oxford.
- *Isler, M. L. y P. R. Isler. 1987. The Tanagers. Natural History, distribution and identification. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- *Krabbe, N., F. Skov, J. Fjeldså e I. K. Petersen. 1998. Avian diversity in the Ecuadorian Andes. Centre for Research on Cultural and Biological Diversity of Andean Rainforests (DIVA). 143pp. DIVA technical Report no. 4.
- Lauer, W. 1986. Die Vegetationszonierung der Neotropis und ihr Wandel seit der Eiszeit. Ber. Deutsch. Bot. Ges 99: 211-235.
- Luna V., I., A. Velázquez y E. Velázquez. 2001. México. Pp. 183-229. En: Kappelle, M. y A. D. Brown (Eds.). Bosques nublados del Neotrópico. INBio, Costa Rica.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm, London.
- *Maijer, S. y J. Fjeldså. 1997. Description of a new *Cranioleuca* spintail from Bolivia and a "leapfrog pattern" of geographic variation in the genus. Ibis 139: 607-616.
- Mayr, E. y W. H. Phelps, Jr. 1967. The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 136: 269-328.
- Microsoft 2000. Access (9.0.2812). Microsoft 1992-1999.
- Mittermeier, R. A. 1988. Primate diversity and the tropical forest. Case studies from Brazil and Madagascar and the importance of the megadiversity countries. Pp. 145-154 in Wilson, E. O. (ed.). Biodiversity. National Academic Press, Washington, D. C.
- *Navarro, A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano y H. Benítez. 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* toucanets. Wilson Bull. 113: 363-372.
- Navarro, A. G. y L. A. Sánchez-González. 2003. La diversidad de las Aves. Págs. 24-85. En: Gómez de Silva, H. y A. Oliveras de Ita (eds.). Conservación de Aves: experiencias en México. CIPAMEX-CONABIO-NFWF, México.
- 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. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A new map of life on Earth. BioScience 51: 933-938.
- *Parker III, T. A., T. S. Schulenberg, G. R. Graves y M. J. Braun. 1985. The avifauna of the Huancabamba region, northern Peru. Pp. 169-197. En: Neotropical Ornithology (P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely y F. G. Buckley, Eds.). Ornithol Monogr. 36.
- *Paynter, R. A. Jr. 1972. Biology and evolution of the avian genus *Atlapetes* (Emberizinae). Bull. Mus. Comp. Zool. 148: 323-369.
- Peterson, A. T., G. Escalona-Segura y J. A. Griffith. 1998. Distribution and conservation of birds of northern Central America. Wilson Bull. 110: 534-543.

- Peterson, A. T., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- Porzecanski, A. L. y J. Cracraft. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *J. Biogeogr.* 32: 261-275.
- Poulsen, B. O. 1993. A contact zone between Mountain and Carunculated Caracaras in Ecuador. *Wilson Bull.* 105: 688-691.
- *Poulsen, B. O. y N. Krabbe. 1998. Avifaunal diversity of five high-altitude cloud forests on the Andean western slope of Ecuador: testing a rapid assessment method. *Journal of Biogeography* 25: 83-93.
- Remsen, J. V., Jr. 1984. High incidence of "leap-frog" pattern of geographic variation in Andean birds: implications for the speciation process. *Science* 244: 171-173.
- *Remsen, J. V., Jr. y W. S. Graves IV. 1995. Distribution patterns and zoogeography of *Atlapetes* Brush-finches (Emberizinae) of the Andes. *Auk* 112: 210-224.
- *Remsen, J. V., Jr., A. Jaramillo, M. A. Nores, M. B. Robbins, T. S. Schulenberg, F. G. Stiles, J. M. C. da Silva, D. F. Stotz, and K. J. Zimmer. (Version: 27 May 2004). A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>
- *Remsen, J. V. Jr. 1980. Additions to the avifauna of Bolivia. *Condor* 82: 69-75.
- *Ridgely, R. S. y J. Gwynne. 1989. A guide to the Birds of Panama, 2nd Ed. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- *Robbins, M. B. y S. N. G. Howell. 1995. A new species of Pygmy-owl (Strigidae: Glaucidium) from the eastern Andes. *Wilson Bull.* 107: 1-6.
- *Robbins, M. B. y F. G. Stiles. 1999. A new species of Pygmy-owl (Strigidae: Glaucidium) from the pacific slope of the northern Andes. *Auk* 116: 305-315.
- Rodríguez, P., J. Soberón y H. T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 89: 241-259.
- Rojas-Soto. O. 2003. Patrones de distribución de la avifauna de la Península de Baja California, México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Ruggiero, A. 2001. Interacciones entre la biogeografía ecológica y la macroecología: aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica. Pp. 81-94. En: Llorente, J. y J. J. Morrone (eds.). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Rzedowski, J. 1986. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México.
- *Schuchmann, K. L., A. A. Weller e I. Heynen. 2001. Systematics and biogeography of the Andean genus *Eriocnemis* (Aves: Trochilidae). *J. Ornithol.* 142: 433-481.

- *Schulenberg, T. S. 1985. An intergeneric hybrid conebill (*Conirostrum x Oreomanes*) from Peru. Pp. 390-395. En: Neotropical Ornithology (P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely y F. G. Buckley, Eds.). Ornithol Monogr. 36.
- Schwerdtfeger, W. 1976. World survey of Climatology. Vol. 12. The Climate of Central and South America. Amsterdam. Elsevier Scient. Pub. Co.
- StatSoft, Inc. (2001). STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Stattersfield, A. J., M. J. Crosby, A. J. Long y D. C. Wege. 1998. Endemic bird areas of the World. Priorities for Biodiversity Conservation. BirdLife Conservation Series No. 7.
- *Stiles, F. G. y A. F. Skutch. 1989. A guide to the Birds of Costa Rica. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- *Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovits. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. Chicago University Press, Chicago.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of Cordillera Vilcabamba, Peru. Ecology 52: 23-40.
- Van der Hammen, T. y H. Hooghiemstra. 2001. Historia y paleoecología de los bosques montanos andinos neotropicales. Pp. 63-85. En: Kappelle, M. y A. D. Brown. Bosques nublados del Neotrópico. Editorial INBio, Costa Rica.
- *Vuilleumier, F. 1969. Pleistocene speciation in birds living in the high Andes. Nature 223: 1179-1180.
- *Vuilleumier, F. 1977. Barrières écogéographiques permettant la spéciation des oiseaux des hautes Andes. Pp. 29-51. En: Descimon, H. (ed.). Biogéographie et évolution en Amérique tropicale. Publ. Labor. Zool. 9. Paris, Ecole Normale Supérieure.
- *Vuilleumier, F. 1986. Origins of the tropical avifaunas of the high Andes. Pp. 586-622. En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.). High altitude tropical biogeography. New York-Oxford.
- *Vuilleumier, F. 1980. Speciation in birds of the high Andes. Proc. 17th Int. Ornithol. Congr. (Berlin), pp. 1256-1261.
- *Vuilleumier, F. 1984. Patchy distribution and systematics of *Oromanes fraseri* (Aves, ?Coerebidae) of Andean Polylepis woodlands. American Museum Novitates 2381: 1-17.
- *Vuilleumier, F. y D. Ewert. 1978. The distribution of birds in Venezuelan páramos. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 162: 47-90.
- Watson, D. M. y A. T. Peterson. 1999. Determinants of diversity in a naturally fragmented landscape: humid montane forest avifaunas of Mesoamerica. Ecography 22: 582-589.
- Webster, G. L. 1995. The panorama of Neotropical Cloud forests. Pp. 53-77. En: Churchill, S. P. et al. (Eds.). Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests. The New York Botanical Garden.

- Wijninga, V. M. 1995. A first approximation of montane forest development during the Late Tertiary in Colombia. Pp. 23-34. En: Churchill, S. P. et al. Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. The New York Botanical Garden.
- Willig, M. R. y E. A. Sandlin. 1991. Gradients of aspects density and species turnover in New World bats; a comparison of quadrats and band methodologies. Pp. 81-96 in Mares M. A. y D. J. Schmidly (eds.). Latin American mammalogy. History, biodiversity and conservation. University of Oklahoma Press, Norman.
- Wilson, E. O. 1988. The current state of biological diversity. Pp. 3-18. En Wilson, E. O. (ed.). Biodiversity. National Academic Press, Washington, D. C.

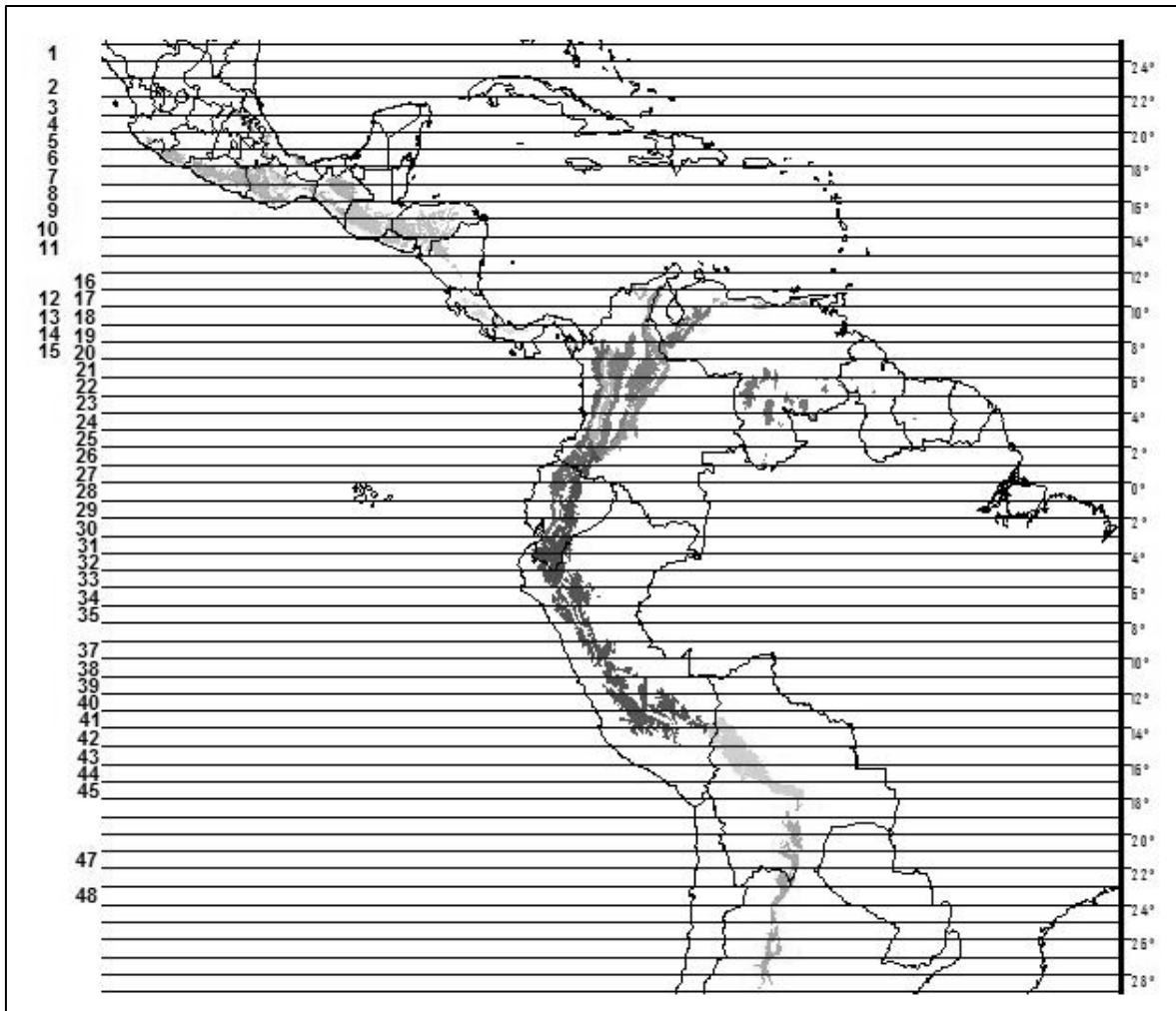


Fig. 1. División en segmentos latitudinales de un grado determinados para la región de estudio. La numeración en las dos columnas de la izquierda corresponde al número de cada segmento en las gráficas de los análisis posteriores. Del 1 al 15 representan los segmentos de México y América Central, mientras que del 16 al 48 corresponden a los segmentos en Sudamérica.

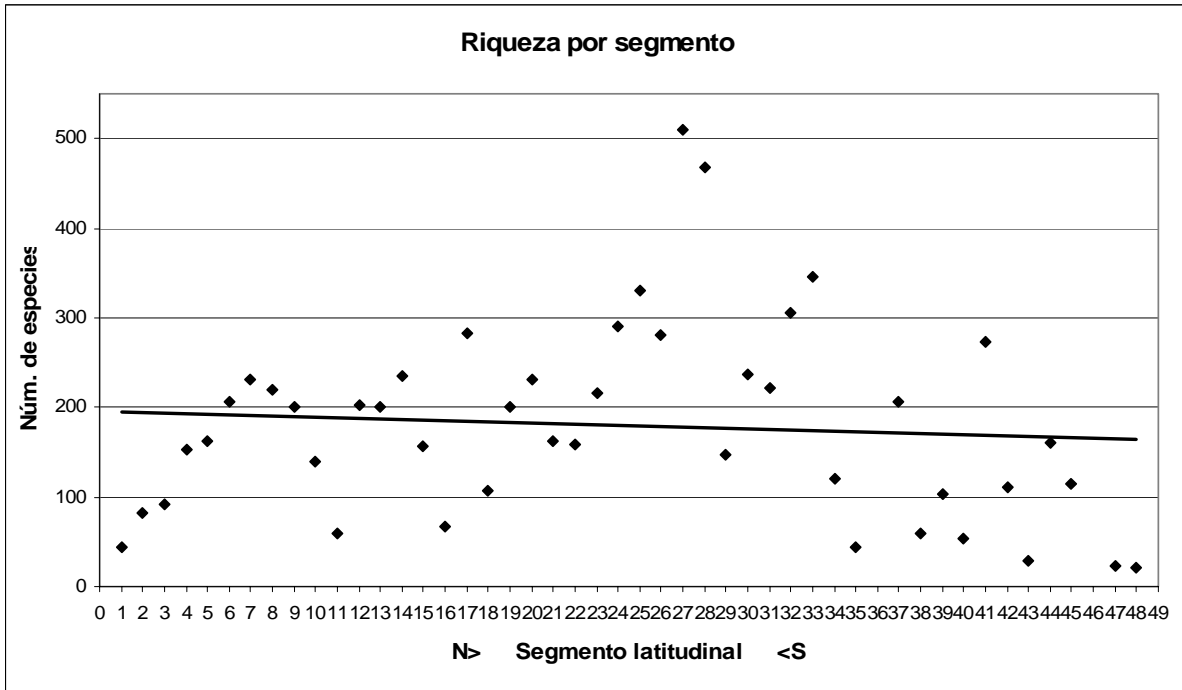


Figura 2. Riqueza total de especies por segmento altitudinal.

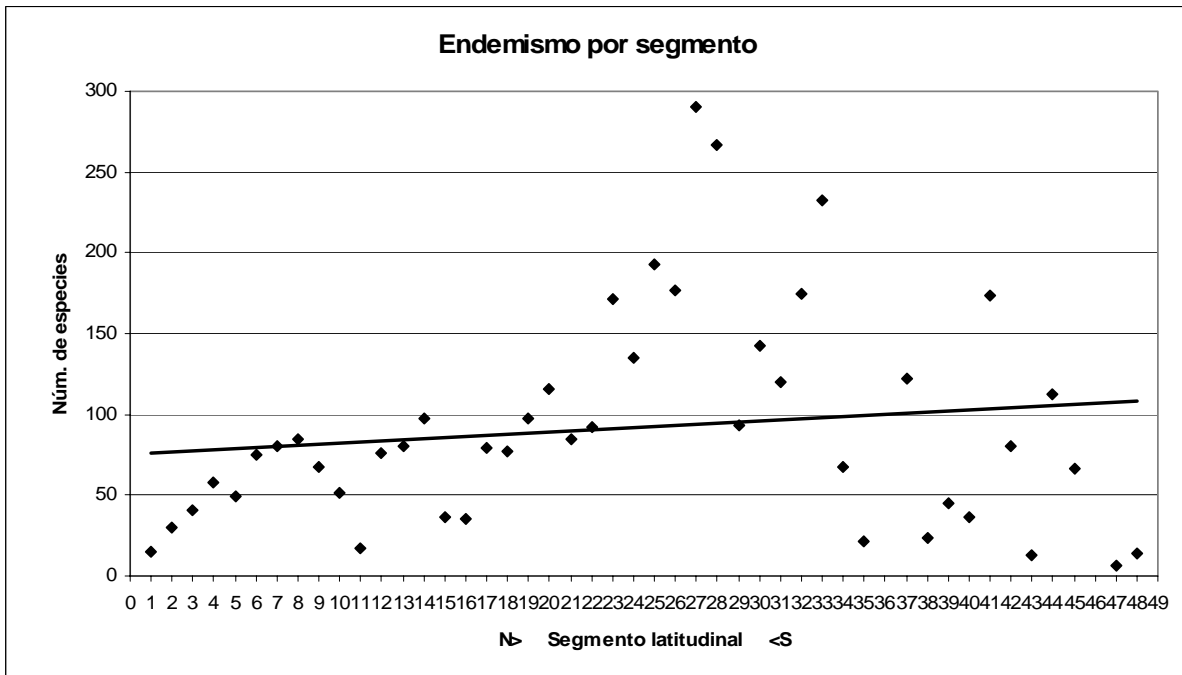


Figura 3. Riqueza de especies endémicas por segmento altitudinal.

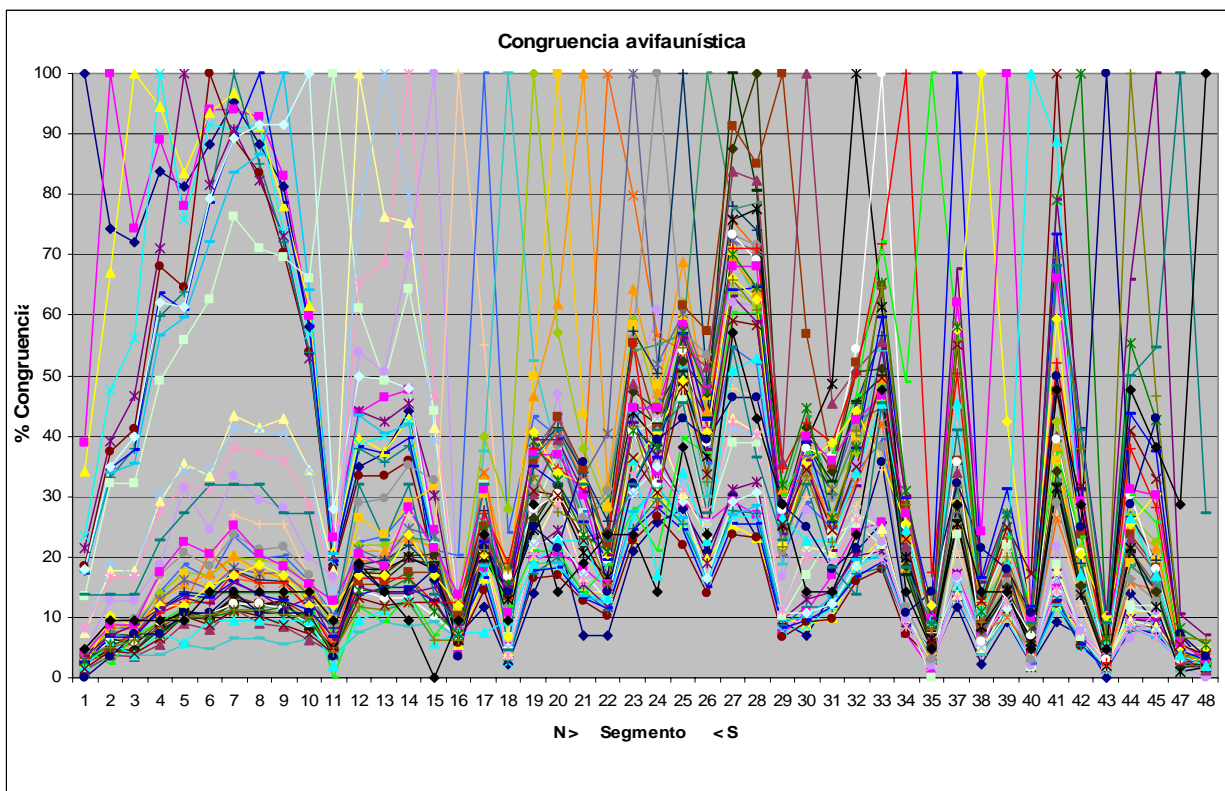


Figura 4. Valores de recambio de especies para la avifauna total.

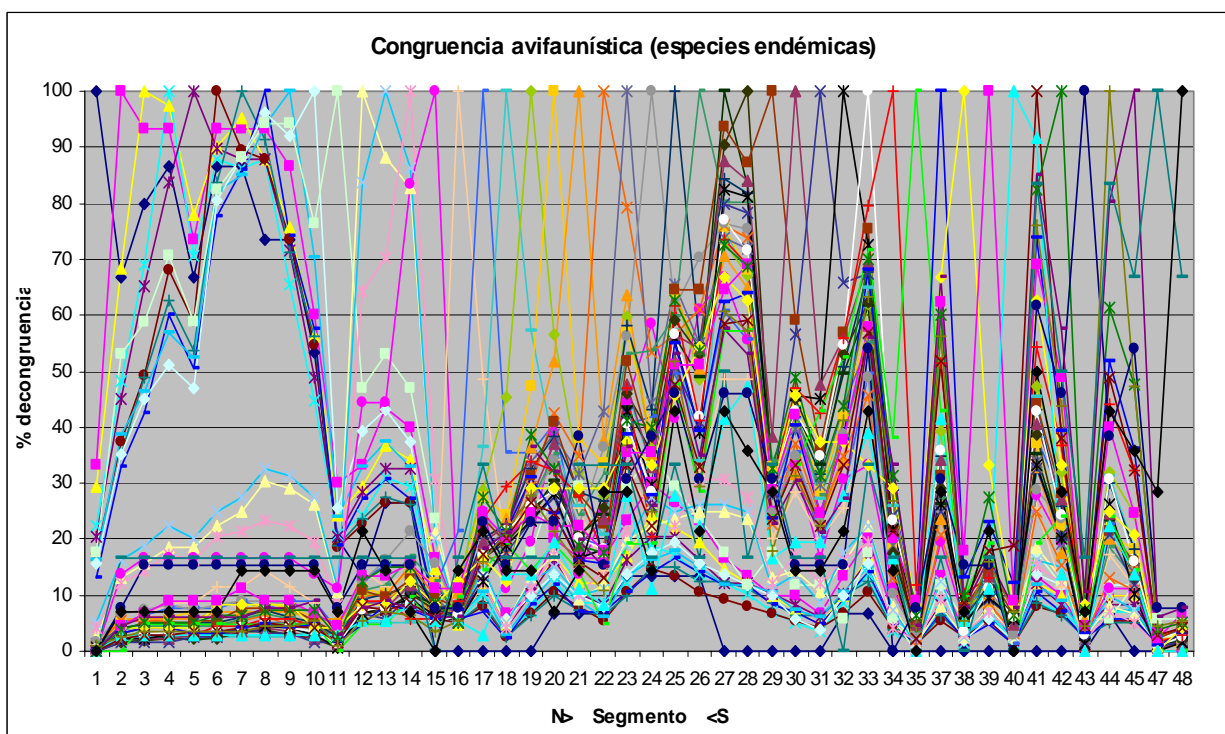


Figura 5. Valores de recambio de especies para la avifauna endémica.

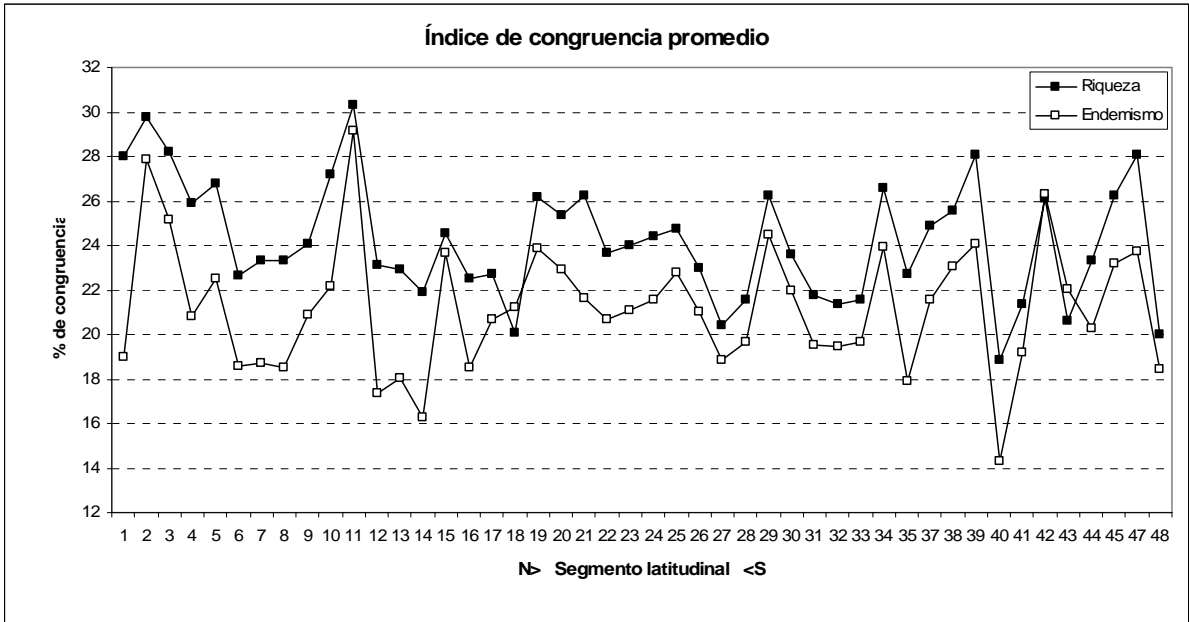


Figura 6. Índice de congruencia promedio para la avifauna total y la avifauna endémica.

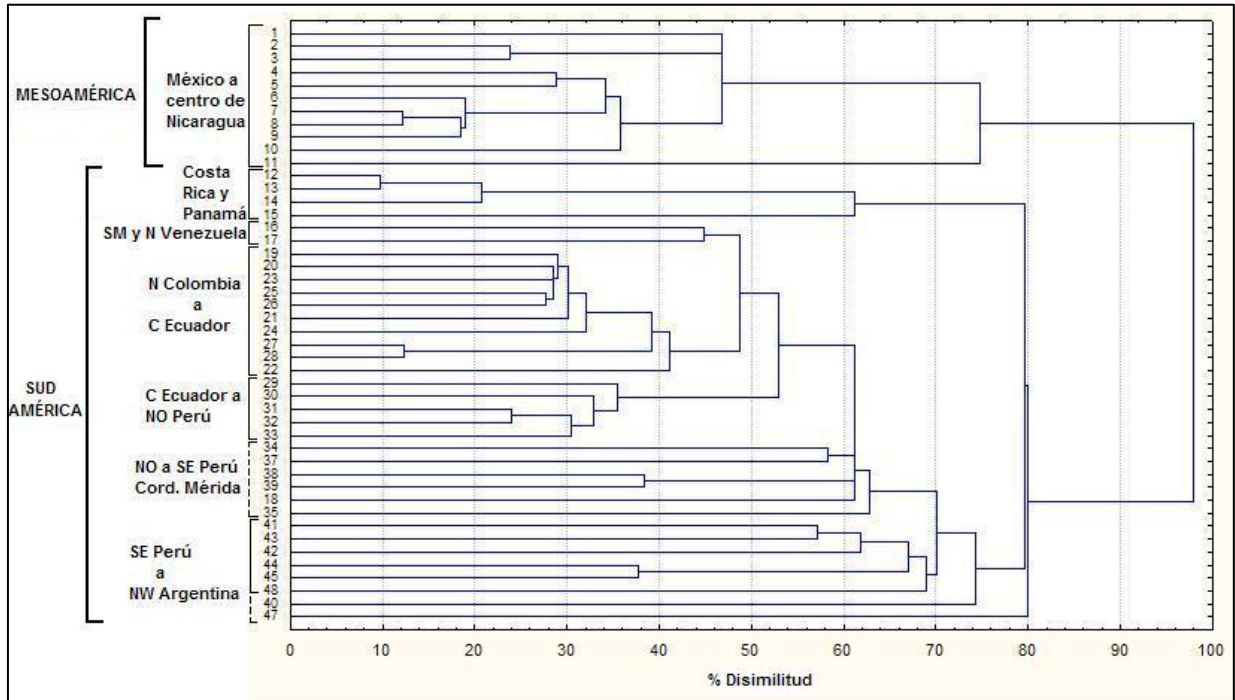


Figura 7. Fenograma del análisis de agrupamiento (índice de Jaccard) para los segmentos latitudinales de bosques montanos húmedos.



Figura 8. Límites aproximados de las áreas de recambio de especies para la avifauna de los bosques montanos húmedos del Neotrópico, identificadas mediante los análisis de congruencia faunística. Los números indican: 1. Istmo de Tehuantepec, 2. Depresión de Nicaragua, 3. Istmo de Panamá, 4. Depresiones de César (Col.) y de Barquisimeto (Ven.), 5. Macizo colombiano y región del Chocó, 6. Depresión del Marañón ("North Peru Low"), 7. Depresión del Huallaga ("Huallaga Gap"), 8. Valles de Apurímac y Urubamba, y 9. Valles secos de Sucre y Cochabamba.

CAPÍTULO II

SEGREGACIÓN ECOLÓGICA ENTRE LOS COLIBRÍES (AVES: TROCHILIDAE) EN TRES GRADIENTES ALTITUDINALES

LUIS ANTONIO SÁNCHEZ-GONZÁLEZ¹, HÉCTOR ARITA² Y JORGE E. SCHONDÜBE³

¹ 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

² Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, D.F. 04510, México

³ Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia. Morelia, Michoacán, México

INTRODUCCIÓN

Los estudios realizados en gradientes altitudinales han evaluado entre otras cosas la competencia y el papel de los ecotonos como factores que permiten la segregación altitudinal y ecológica entre especies congénéricas (Diamond 1969, Terborgh 1971). También se ha estudiado el papel de la altitud como factor determinante para la variación geográfica y para la especiación (Graves 1985). Dicha segregación ocurre en especies congénéricas de varias familias de aves pertenecientes a distintos órdenes (p. e. en la Cordillera Vilcabamba en Perú, Terborgh 1971), incluida la familia Trochilidae.

La familia Trochilidae (Aves: Apodiformes) está compuesta por alrededor de 320-330 especies (Sibley y Ahlquist 1990, Del Hoyo 1999), que se encuentran exclusivamente en el continente americano, donde se distribuyen desde el sureste de Alaska (AOU 1998) hasta Tierra del Fuego (Del Hoyo 1999). Habitan desde el nivel del mar hasta los páramos andinos, en altitudes superiores a los 4000 msnm. El número de especies alcanza su mayor diversidad en latitudes cercanas al ecuador (Johnsgard 1983, Ornelas 1996, Rahbek y Graves 2000).

La especialización alimenticia de los colibríes ha promovido una enorme diversificación en la longitud y la forma del pico entre las distintas especies, el cual se ha sugerido se encuentra correlacionado con la longitud y la amplitud de la corola de las flores de las cuales obtienen su alimento (Johnsgard 1983, Feisinger 1983, Stiles 1985, Cotton 1998, Temeles *et al.* 2002). Se ha propuesto que esta diversificación en la forma del pico evita la competencia interespecífica, haciendo posible la coexistencia de dos o más especies de colibríes en una misma área. Además de su historia natural, se han estudiado diversos aspectos de la familia Trochilidae como sus relaciones filogenéticas y evolutivas (Bleiweiss 1990, Ornelas 1996, García-Moreno *et al.* 1999), fisiología (Feisinger y Colwell 1978, Stiles 1985), anatomía (Zusi y Bentz 1982) y ecología (Moore 1939, Lyon 1976, Des Granges y Grant 1980).

Debido al gran número de especies y a su especialización alimenticia, la familia Trochilidae es un modelo excelente para estudiar la segregación interespecífica entre las especies que comparten hábitat. El objetivo de este trabajo es el de comprobar si existe segregación altitudinal y

ecológica, así como una mayor especialización al hábitat, reflejada en la amplitud de su distribución altitudinal entre distintas especies de colibríes. Para responder a ese objetivo, se planteó la siguiente hipótesis: en un gradiente altitudinal, ocurrirán reemplazos de especies cuando el tamaño de las aves (representado por el peso promedio), además de las dimensiones de sus picos sean similares, mientras que en un mismo piso altitudinal ocurrirán especies de distintos tamaños y con diferentes longitudes y/o formas del pico. En las áreas con menor número de especies, la amplitud altitudinal para miembros de especies ampliamente distribuidas será mayor a la amplitud para la misma especie pero en zonas con mayor diversidad específica, debido al mayor número de especies ocasionado por el aumento de hábitat en áreas complejas (i. e. los Andes) cercanas al Ecuador.

MÉTODOS

Se recopilaron los datos de estudios realizados en gradientes altitudinales en tres sitios distribuidos en distintas áreas de montañas del Neotrópico (México: Navarro 1992, Costa Rica: Blake y Loiselle 2000 y Perú: Terborgh y Weske 1975). Para comprobar la hipótesis de la segregación de especies con tamaños similares en distintas elevaciones, el peso promedio para cada especie fue utilizado como un estimador de su tamaño (Zink y Remsen 1986) mediante el siguiente procedimiento: se obtuvieron los pesos por especie para cada sexo (Del Hoyo et al. 1999), estos se promediaron primero dentro de cada sexo y después entre los dos sexos, siendo este último el estimador utilizado. Dado que los datos se extrajeron de una monografía para la familia Trochilidae (Del Hoyo et al. 1999), distintas variables que podrían ser fuentes potenciales de error, como la edad y/o la fecha de colecta de ejemplares y sus datos asociados no fueron consideradas. Sin embargo, se intentó que los datos obtenidos correspondieran solamente a individuos adultos.

Los datos altitudinales para el presente trabajo se obtuvieron promediando los valores máximos y mínimos registrados para cada especie dentro de cada zona de estudio, tomando en consideración que este valor altitudinal promedio no representa el lugar de mayor abundancia para cada especie. El valor promedio fue utilizado en la elaboración de gráficas, además se añadieron los valores máximo y mínimo con objeto de visualizar la segregación altitudinal entre las especies del estudio.

Los datos de peso promedio y altitud promedio fueron utilizados para la construcción de gráficas y para el análisis de agrupamientos. Ambos parámetros fueron graficados para observar si existen reemplazos altitudinales entre las especies de tamaño similar. Para comprobar la diferencia de tamaños entre especies que comparten el mismo piso altitudinal, se construyeron gráficas utilizando el peso promedio de cada especie y se añadieron los límites altitudinales correspondientes a los hábitat determinados para cada zona. Con el objeto de categorizar a las distintas especies de colibríes con base en su tamaño, los datos del peso promedio para cada especie fueron sometidos a un análisis de agrupamientos no ponderado (UPGMA) con el programa

NTSyS (Rohlf 1992), a partir del cual se obtuvieron fenogramas en los cuales se muestran las distintas agrupaciones obtenidas. Se calculó el índice de correlación cofenética para conocer el ajuste de los datos de la matriz básica de datos en cada uno de los fenogramas obtenidos (Sneath y Sokal 1973).

Para evaluar si las especies ampliamente distribuidas presentan mayor amplitud altitudinal en áreas con menor diversidad específica que en áreas con mayor diversidad, se calculó la diferencia entre el valor del registro altitudinal máximo y el valor del registro altitudinal mínimo, utilizando el resultado de esta diferencia en la elaboración de gráficas.

RESULTADOS

En los tres casos de este estudio, los fenogramas obtenidos mostraron dos grupos principales. En uno de ellas se agruparon las especies de mayor tamaño, mientras que las especies medianas y pequeñas se concentraron en el otro grupo resultante.

En el caso de los colibríes que se encuentran en la Sierra Madre del Sur en México (Fig. 1, Navarro 1992), las especies se agruparon en tres ramas principales: una de ellas contiene a la especie más grande registrada en la zona, el colibrí morado *Campylopterus hemileucurus* (10.6g), mientras que las dos siguientes contienen a las especies de tamaño grande, mediano y pequeño (Fig. 1). Las especies de pequeño tamaño (2.3g a 3.4g) se encuentran en un subgrupo que contiene desde *Atthis heloisa* hasta *Selasphorus platycercus* (4.2g a 4.85g, respectivamente); las especies medianas se encuentran en el otro subgrupo, que contiene desde *Amazilia beryllina* hasta *Eupherusa poliocerca*; por otro lado las especies de tamaño grande se encuentran en el subgrupo que contiene a las especies *Phaethornis longirostris* hasta *Eugenes fulgens* (6g a 7.25g).

Para el caso de los colibríes de la Cordillera Central en Costa Rica (Fig. 2, Blake y Loiselle 2000), nuevamente se obtuvieron dos grupos principales. El primero de ellos concentró a las especies de mayor tamaño: *Eutoxeres aquila*, *Campylopterus hemileucurus* y *Heliodoxa jacula*, cuyos pesos oscilan entre los 9.4g y los 11.8g. La segunda agrupación se encuentra subdividida en varios grupos menores: uno de ellos concentra a las especies de menor peso: desde *Pygmornis longuemareus* hasta *Selasphorus scintilla*, cuyos pesos oscilan entre los 2.1g y los 5.5g. La agrupación restante comprende las especies *Glaucis aenea* hasta *Chalybura urochrysis*; especies que por su peso pueden considerarse de mediano tamaño (4.75g a 7.1g).

Al igual que con los colibríes de Costa Rica, el fenograma obtenido para los colibríes de Perú (Fig. 3, Terborgh y Weske 1975), mostró dos agrupamientos principales, aunque con mayor complejidad que en el caso de los colibríes del estudio en México. El primero de los grupos está formado por las especies de mayor tamaño, como *Pterophanes cyanopterus* (10.7g), *Eutoxeres condensini* (10.1g) y *Campylopterus largipennis* (8.75g). El siguiente grupo comprende dos agrupaciones con los colibríes que por su peso, pueden ser considerados pequeños y medianos. Las especies pequeñas se encuentran agrupadas en el grupo que contiene desde *Doryfera*

johannae hasta *Phaethornis stuarti*, cuyos pesos oscilan entre los 2.42g y los 4.05g. Los colibríes medianos se encuentran en el grupo que incluye desde *Doryfera ludovicae* hasta *Metallura euopogon*, especies cuyos pesos se encuentran entre 5.3g y 8.9g, y las especies grandes se encuentran en el último grupo, que incluye desde *Heliodoxa aurescens* (6.3g.) hasta *Coeligena violifer* (8.025g.).

La utilización del peso promedio para la construcción de las gráficas mostró que cuando distintas especies de colibríes comparten un mismo hábitat (Figs. 4, 5 y 6), existen diferencias en tamaño que posiblemente permiten la segregación ecológica, lo cual se hizo evidente cuando se añadieron los límites altitudinales existentes en cada área de estudio.

A partir de la gráfica obtenida para evaluar la amplitud altitudinal de las especies de amplia distribución (Fig. 7), puede observarse que tres de las cinco especies presentan una disminución en este parámetro a medida que aumenta la diversidad específica de colibríes en las zonas de estudio. Entre las especies comunes a dos sitios de estudio, puede observarse que en tres de ellas, la amplitud del intervalo altitudinal es mayor en México que su contraparte en Costa Rica. Para *Chlorostilbon canivetti*, en México se ha registrado una amplitud altitudinal 14% mayor que para la misma especie en Costa Rica; un 37.5% para *Campylopterus hemileucurus* y un 71% para *Pygornis longuemareus*. Una especie, *Heliomaster longirostris* presenta mayor amplitud en Costa Rica, mientras que *Colibri thalassinus* no presenta cambios en la amplitud altitudinal entre ambos sitios de México y Costa Rica.

DISCUSIÓN

A partir de los resultados obtenidos en las gráficas y los fenogramas, puede observarse la existencia de segregación altitudinal interespecífica dentro de la familia Trochilidae. En estudios previos en los cuales se ha evaluado la partición de los recursos entre las distintas especies que se encuentran en una misma zona (Feisinger y Colwell 1976, Des Granges y Grant 1980), se ha observado que los colibríes que ocupan el mismo intervalo altitudinal explotan distintos tipos de flores con diferentes formas de corola de tres maneras distintas: los que “roban” el néctar, aquellos que defienden territorios fijos con abundantes recursos alimenticios y un gremio que realiza desplazamientos entre fuentes alimenticias dispersas (“trapliners”) y/o migraciones estacionales como estrategia para conseguir alimentos (Feisinger y Colwell 1978).

De acuerdo a las gráficas obtenidas, las especies aumentan su tamaño (peso promedio) de forma lineal dentro del mismo hábitat. El mismo fenómeno puede observarse, por ejemplo, en las especies habitantes de las tierras bajas de los tres transectos del estudio. Tanto en México (Fig. 4), como en Costa Rica (Fig. 5) y Perú (Fig. 6), las especies habitantes de tierras bajas muestran esta tendencia, al igual que aquellas especies que se encuentran en los hábitats de elevaciones superiores. Aún dentro de los ecotonos ocurre el mismo fenómeno: las especies de estos ambientes también muestran incremento en su peso promedio, lo cual posiblemente es el

resultado de las condiciones mixtas prevalecientes en estas áreas. Sin embargo, aunque las especies habitantes de ecotonos muestran también incremento en tamaño entre sí, el peso promedio de estas especies puede complementarse o ser el mismo (p. e. *Aglaiocercus kingi* y *Heliangelus amethysticollis*, en Perú) que el de las especies que sólo se encuentran en un hábitat. El patrón parece ajustarse al de incremento en tamaño de las especies que se encuentran no solo en un hábitat determinado, sino también a las especies que se encuentran entre los distintos hábitat y el ecotono que se forma con la vegetación del nivel altitudinal inmediato. El aumento lineal en el peso promedio de las distintas especies de colibríes en cada una de las zonas de estudio podría deberse a las distintas necesidades energéticas de cada especie; las especies de mayor tamaño tendrán requerimientos energéticos superiores al de las especies de tamaño menor dentro del mismo hábitat. Lo anterior parece estar correlacionado con la “carga del disco alar” (envergadura alar o “wing disc loading” por sus siglas en inglés, Feisinger y Chaplin 1975), que, de acuerdo a algunos estudios, a medida que aumenta la envergadura de cada especie se incrementan los requerimientos energéticos (Feisinger *et al.* 1979). El patrón se repite en cada una de las distintas elevaciones con sus respectivos hábitats, implicando que la composición de las comunidades de colibríes se mantiene a lo largo del gradiente altitudinal, además de indicar que las especies con peso promedio similar muestran reemplazamiento altitudinal. Las gráficas mostraron que existe segregación altitudinal entre especies con aproximadamente el mismo tamaño, como en *Amazilia rutila* (4.7g, 680 a 1200 msnm) y *Eupherusa poliocerca* (4.8g, 1200-2200 msnm) en la Sierra Madre del Sur, en Guerrero. También, en la misma gráfica es posible observar que dentro del mismo hábitat se encuentran especies de distintos tamaños, como *Chlorostilbon canivetti* (3.2 g.), *Amazilia rutila* (4.75 g.) y *Heliomaster longirostris* (6.8 g.), los cuales se localizan entre los 680 y los 1200 msnm, y que de acuerdo con el fenograma se localizan en tres ramas distintas correspondientes a las especies grandes, medianas y pequeñas. Entre los 2500 a 3100 msnm, *Colibri thalassinus* (5.75 g.), *Lamprolaima rhami* (6.35 g.) y *Eugenes fulgens* (7.25 g.), ocupan el mismo hábitat y las tres especies se encuentran en la rama del fenograma que contiene a las especies grandes. Una especie migratoria, *Selasphorus platycercus* (3.35 g.) comparte el mismo hábitat, aunque únicamente durante una parte del año.

En el caso de los colibríes de Costa Rica, tres especies del mismo tamaño se presentan en distintos intervalos altitudinales (Apéndice 1), presentando segregación altitudinal estricta: *Chlorostilbon canivetti* (3.25g, 50-500 msnm), *Elvira cupreiceps* (3.25g, 500-1000 msnm) y *Eupherusa nigriventris* (3.5g, 1000-1500 msnm). Una cuarta especie ocupa el intervalo altitudinal de las dos primeras especies, *Pygornis longuemareus*, que se encuentra entre los 50 y los 1000 msnm, además, las cuatro especies se encuentran en la rama del fenograma que contiene a los colibríes de tamaño pequeño. Otras dos especies, *Panterpe insignis* (5.5 g.) y *Doryfera ludovicae* (5.7g) se reemplazan a distintas altitudes, la primera especie se encuentra entre los 1500 y los 2000 msnm, mientras que la segunda habita entre los 500 y los 1500 msnm.

Dos especies que son migratorias en Guerrero (Fig. 4), México, *Selasphorus rufus* y *Selasphorus platycercus*, presentan un arreglo muy interesante con las especies residentes. Ambas especies pesan 3.4g y 3.35g respectivamente, y se encuentran entre los 2200 y los 3000 msnm donde son competidores potenciales, al menos durante una época del año con *Hylocharis leucotis*, una especie del mismo peso (3.4g) y que se encuentra entre los 1600 y los 2600 msnm. En un estudio realizado en Colima (Des Granges y Grant 1980), las especies migratorias eran sometidas por las especies residentes, entre otras *Hylocharis leucotis*, que también se muestra como una especie muy agresiva en la Sierra Madre Occidental (Moore 1939). Sin embargo, la presencia de las especies migratorias parece coincidir con la época de mayor floración de algunas especies, evitando de esta manera la agresión por parte de las especies residentes (Des Granges y Grant 1980).

Algunas de las especies denominadas “trapliners”, muestran amplitudes de hábitat mayores a las de otras especies, como es el caso de los ermitaños del género *Phaethornis*, habitantes de las partes bajas de los bosques. Estas especies, que se encuentran dentro de la subfamilia Phaethornitinae, se caracterizan por poseer picos con curvaturas pronunciadas y distintas longitudes que les permite explotar las flores curvadas de *Heliconia* principalmente, además de que su alimentación consiste en un gran porcentaje de artrópodos durante la escasez de dichas flores (Stiles 1975, Feisinger 1978). En el transecto realizado en Costa Rica, que cuenta con tres especies de ermitaños, es notable la segregación altitudinal entre dos de ellas, *Phaethornis superciliosus* (6g) habita entre los 50 y 100 msnm en el bosque húmedo tropical y *Phaethornis guy* (5.3g), que se encuentra entre los 500 y los 2000 msnm en la zona de transición entre el bosque premontano y el bosque montano húmedo. La tercera especie, el ermitaño pequeño *Phaethornis longuemareus* (3.2g) habita entre los 50 y los 1000 msnm, coexistiendo con las dos especies anteriores en la zona de transición entre el bosque húmedo y el bosque premontano. En Perú, dos especies muestran segregación altitudinal, *Phaethornis hispidus* (5g, 340-600 msnm) y *Phaethornis koepckeae* (4.8g, 690-1130 msnm); mientras que las restantes tres especies, *Phaethornis stuarti* (2.4g), *Phaethornis guy* (5.3g) y *Phaethornis malaris* (6.6g) ocupan el intervalo altitudinal de las dos anteriores. El peso, la longitud y forma del pico son determinantes para la coexistencia de distintas especies de *Phaethornitinae* (Feisinger *et al.* 1976).

Tres de las especies comunes a los sitios evaluados mostraron reducciones en la amplitud altitudinal en la que se encuentran entre los sitios de México y Costa Rica (Fig. 7). Entre los ermitaños, *Phaethornis superciliosus* aumenta su amplitud altitudinal en un 70%, lo cual podría indicar que esta especie en México, en ausencia de otras especies de ermitaños, puede explotar una mayor variedad de recursos alimenticios a lo largo de un intervalo altitudinal más amplio que la misma especie en Costa Rica. Al igual que el caso anterior, otro ermitaño, *Phaethornis guy*, presenta una reducción en la amplitud altitudinal del 35% entre Costa Rica y Perú, donde se encuentran otras cuatro especies del género *Phaethornis*, lo cual podría indicar que, aún con distintos tamaños y morfología del pico, los ermitaños presentan cierto grado de solapamiento de

nicho, o que los recursos alimenticios se encuentran en intervalos altitudinales más restringidos como consecuencia del posible aumento de especies de las cuales obtienen su alimento en áreas más cercanas al ecuador. Al contrario de lo que ocurre con *Phaethornis* en México, para *Heliomaster longirostris* existe un aumento en la amplitud altitudinal de aproximadamente el 44% en Costa Rica. Esta especie en México se encuentra en la selva baja caducifolia, mientras que en Costa Rica ocupa la selva alta y la zona de transición entre ésta y la selva mediana, por lo que el aumento en la amplitud para esta especie puede estar explicado por la mayor extensión de bosques tropicales en Costa Rica. Lo anterior también explica el aumento en la amplitud altitudinal para *Doryfera ludovicae*, entre los sitios de Costa Rica y Perú. En éste último, el bosque montano húmedo presenta la mayor amplitud altitudinal (Terborgh 1971), siendo el hábitat que, junto con la selva mediana es ocupado por esta especie. Un caso interesante, es el de *Colibri thalassinus*, que en los sitios de estudio en México y Costa Rica presenta la misma amplitud altitudinal (500 m.), mientras que en Perú presenta un aumento del 41.7%. En México y Costa Rica, esta especie presenta movimientos con los cuales rastrea las temporadas de mayor floración para las especies de las cuales se alimenta (Lyon 1976, Feisinger *et al.* 1979), evitando la competencia por parte de las especies que establecen territorios fijos. Sin embargo, en el Cerro de la Muerte en Costa Rica, esta especie establece territorios que defiende agresivamente contra otras especies (Feisinger *et al.* 1979). El incremento en la amplitud altitudinal de *Colibrí thalassinus* en Perú, sugiere que esta especie presenta movimientos altitudinales de mayor amplitud debido al mayor número de especies de colibríes en el área, sin embargo, aún faltan estudios que confirmen la suposición anterior.

El aumento o disminución en la amplitud altitudinal para las distintas especies de colibríes en las tres zonas de estudio, parece responder a dos efectos principales. El primero de ellos responde a la extensión del hábitat entre los distintos sitios de estudio, lo cual parece explicar los casos para *Heliomaster longirostris* y *Doryfera ludovicae*; mientras que las interacciones ecológicas (probablemente competencia) parece ser el efecto responsable para el caso de la segregación altitudinal entre los ermitaños (*Phaethornis sp.*) y las migraciones de *Colibrí thalassinus*.

LITERATURA CITADA

- American Ornithologists' Union (A. O. U.). 1998. Check-list of North American birds, 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Blake, J. G. y B. A. Loiselle. 2000. Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *Auk* 117: 663-686.
- Bleiweiss, R. 1990. Ecological causes of clade diversity in hummingbirds. Pp. 354-380. En: Ross, R. M. y W. D. Allmon (eds.). *Causes of evolution, a paleontological perspective*. The University of Chicago Press, Chicago.

- Cotton, P. A. 1998. The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. *Ibis* 140: 512-521.
- Del Hoyo, J., A. Elliot y J. Sargatal. 1999. Handbook of the birds of the World. Vol. 5. Barn-owls to hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona.
- Des Granges, J. L. y P. R. Grant 1980. Migrant hummingbirds' accommodation in tropical communities. Pp. 395-409. En: A. Keast y E. S. Morton (eds.). Migrant birds in the Neotropics : Ecology, behavior, distribution, and conservation. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Diamond, J., M. 1969. Preliminary results of an ornithological exploration of the North Coastal Range, New Guinea. *American Museum Novitates* 2362: 1-57.
- Feisinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257-291.
- Feisinger, P. 1983. Coevolution and pollination. Pp. 282-310. En: Futuyma, D. J. y M. Slatkin (eds.). Coevolution. Sinauer Associates, Sunderland.
- Feisinger, P. y S. B. Chaplin. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *American Naturalist* 109: 217-224.
- Feisinger, P., R. K. Colwell, J. Terborgh y S. Budd Chaplin. 1979. Elevation and the morphology, flight energetics and foraging ecology of tropical humminbirds. *American Naturalist* 113: 481- 497.
- Feisinger, P. y R. W: Colwell. 1978. Community organization among neo-tropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.
- García-Moreno, J., P. Arctander, y J. Fjeldså. 1999. Strong diversification at the treeline among *Metallura* hummingbirds. *Auk* 116: 702-711.
- Graves, G. R. 1985. Elevational correlates of speciation and intraspecific geographical variation in plumage of Andean forest birds. *Auk* 105: 47-52.
- Johnsgard, P. A. 1983. Hummingbirds of North America. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Lyon, D. L. 1976. A montane hummingbird territorial system in Oaxaca, Mexico. *Wilson Bulletin* 88: 280-299.
- Moore, R. T. 1939. Habits of the white-eared hummingbird in northern Mexico. *Auk* 56: 442-445.
- Navarro, A.G. 1992. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico. *Condor* 94:29-39.
- Ornelas, J. F. 1996. Origen y evolución de los colibríes. *Revista Ciencias*: 42: 38-47.
- Rahbek, C. y G. R. Graves. 2000. Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London* 267: 2259-2265.
- Rohlf, J. 1992. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System (NTSYS). Exeter Software, New York.

- Sibley, C. G. y J. E. Ahlquist. 1990. Phylogeny and classification of birds: A study in molecular evolution. Yale University Press, New Haven & London.
- Sneath, P. H. y R. R. Sokal. 1973. Numerical Taxonomy. W. H. Freeman & Co. San Francisco, California.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. Ecology 56: 285-301.
- Stiles, F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. Ornithological Monographs 36: 757-787.
- Stiles, F. G. y A. Skutch. 1989. A guide to the Birds of Costa Rica. Cornell Univ. Press. New York.
- Temeles, E. J., Y. B., Linhart, M. Masonjones y H. D. Masonjones. 2002. The role of flower width in hummingbird bill length-flower-length relationships. Biotropica 34: 68-80.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of Cordillera Vilcabamba, Peru. Ecology 52: 23-40.
- Zink, R. M. y Remsen, J. V., Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds, 1-69. In F. Johnston (ed.) Current Ornithology, Vol. 4. Plenum Press, New York.
- Zusi, R. L. y G. D. Bentz. 1982. Variation of muscle in hummingbirds and swifts and its systematic implications. Proceedings of the Biological Society of Washington 95: 412-420.

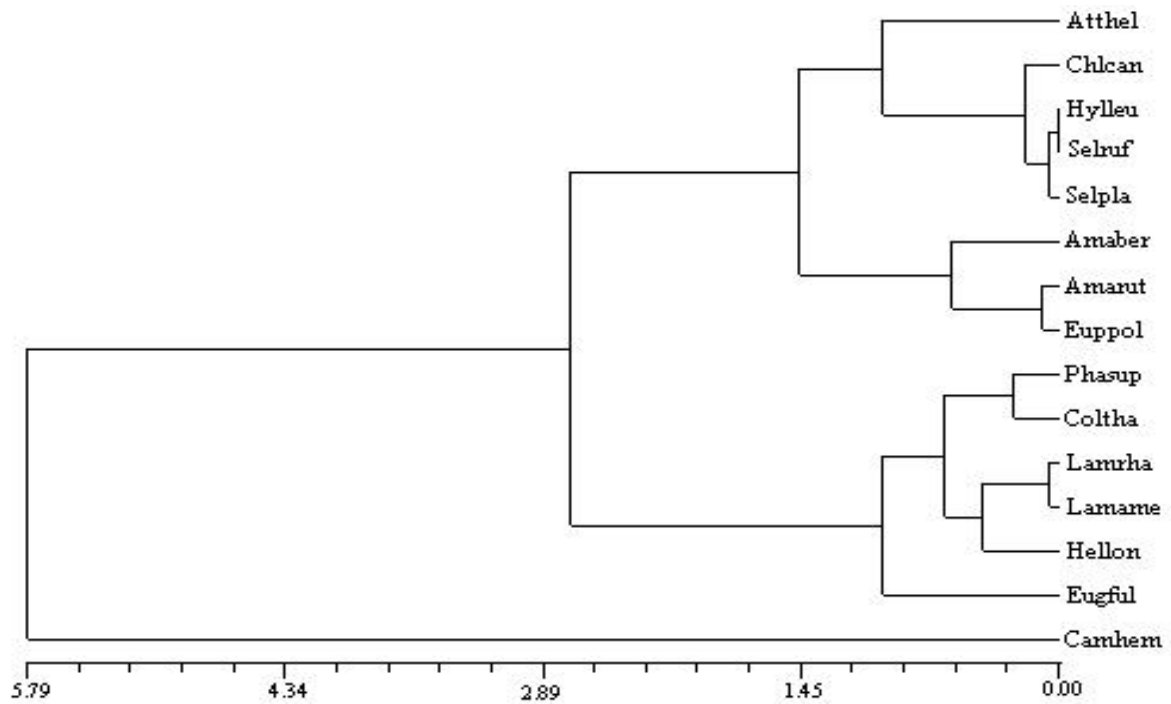


Fig. 1. Fenograma obtenido para los colibríes de la Sierra Madre del Sur. Se muestran únicamente las primeras tres letras del género y nombre de cada especie (Apéndice 1). Índice de Correlación cofenética $r = 0.88028$

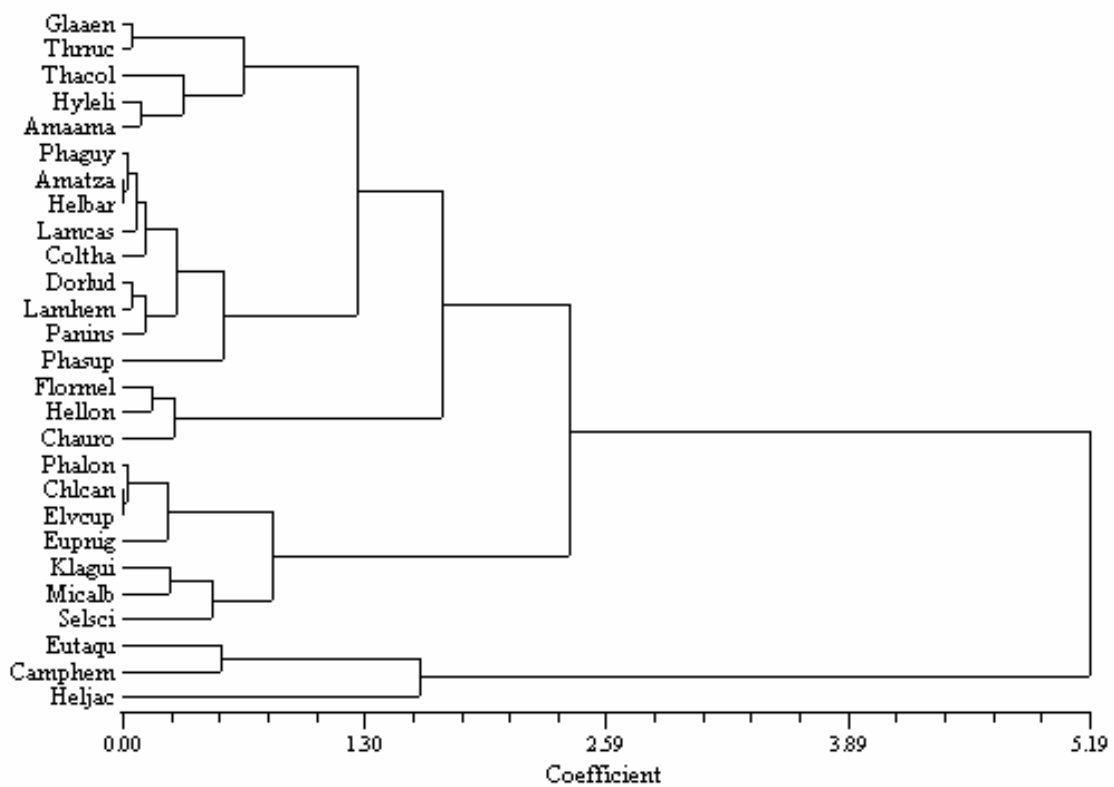


Fig. 2. Fenograma obtenido para los colibríes de la Sierra Madre del Sur. Se muestran únicamente las primeras tres letras del género y nombre de cada especie (Apéndice 1). Índice de Correlación cofenética $r = 0.86238$

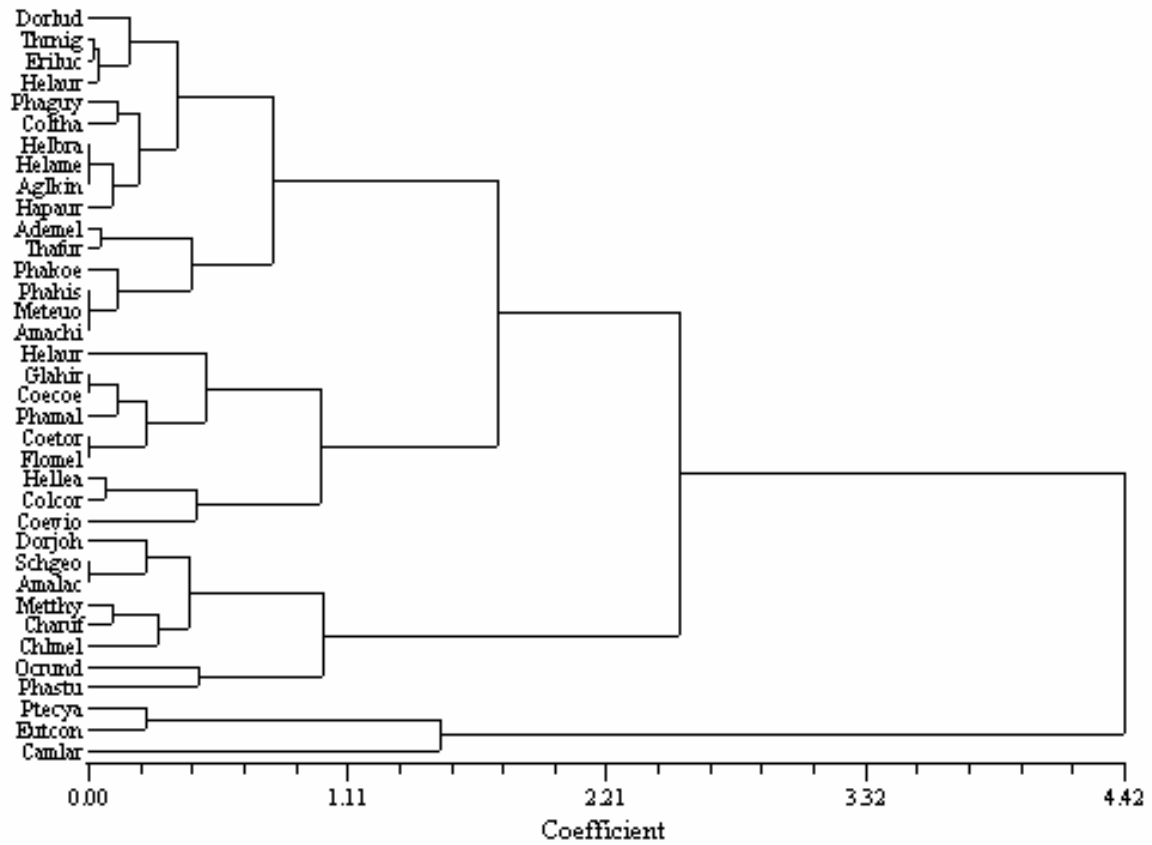


Fig. 3. Fenograma obtenido para los colibríes de la Cordillera Vilcabamba, Perú. Se muestran únicamente las primeras tres letras del género y nombre de cada especie (Apéndice 1). Índice de Correlación cofenética $r = 0.80401$

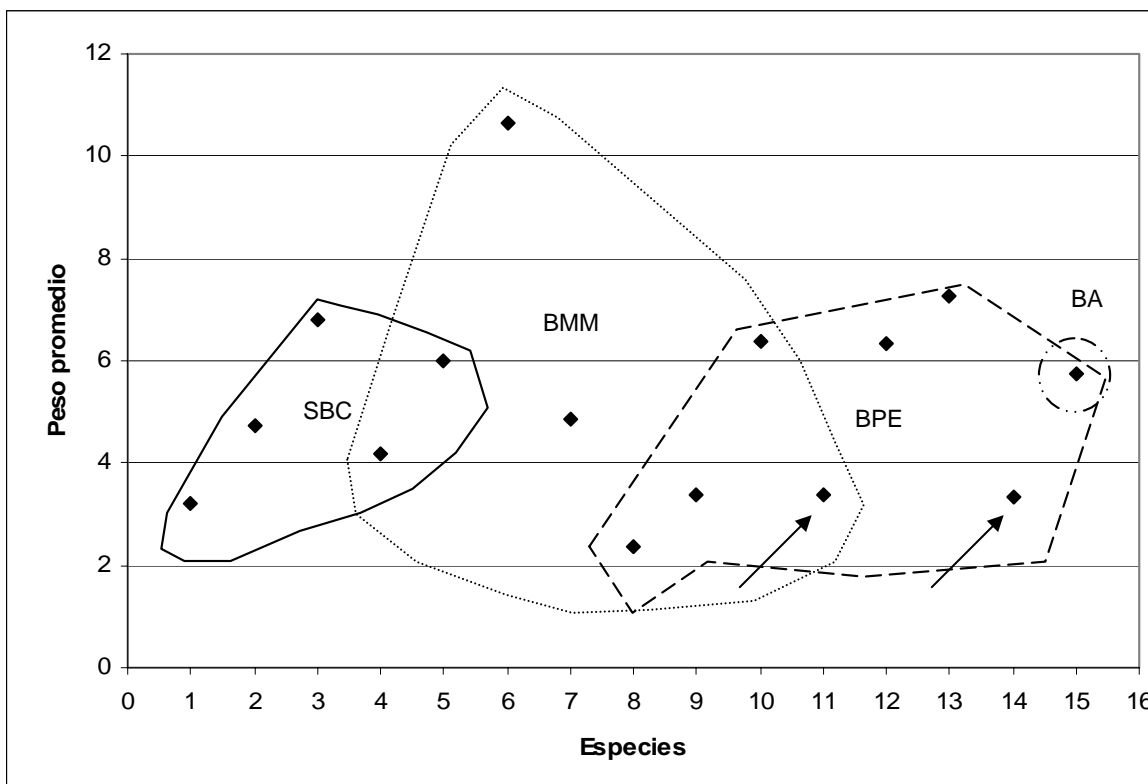


Figura 4. Peso promedio de cada especie para el transecto altitudinal de Guerrero (Navarro 1992). Las flechas muestran a las especies migratorias. Se incluyen las especies de la selva baja caducifolia (SBC), bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque de pino-encino (BPE) y bosque de abetos (BA). Se muestran sólo las tres letras del nombre de cada especie (ver Apéndice): 1. *Chlcan*, 2. *Amarut*, 3. *Hellon*, 4. *Amaber*, 5. *Phalon*, 6. *Camhem*, 7. *Euppol*, 8. *Atthel*, 9. *Hylleu*, 10. *Lamame*, 11. *Selruf*, 12. *Lamrha*, 13. *Eugful*, 14. *Selpla*, 15. *Coltha*.

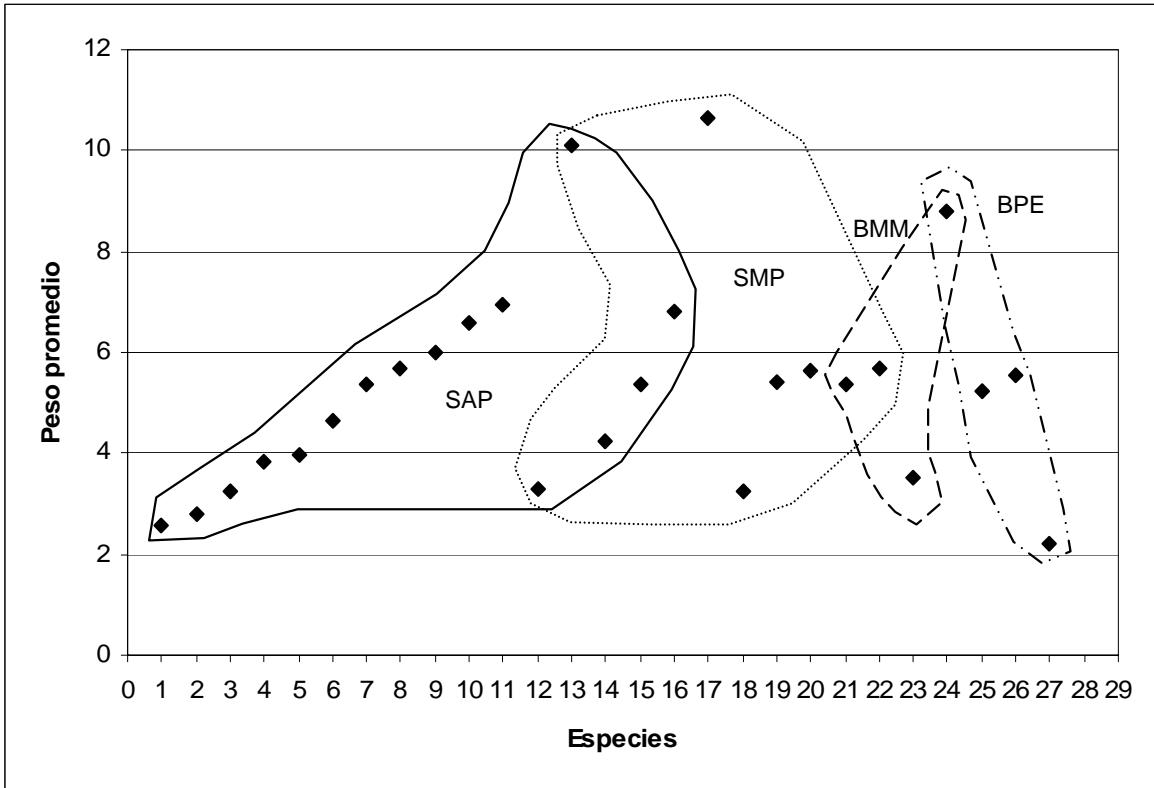


Figura 5. Peso promedio de cada especie para el transecto altitudinal de Costa Rica (Blake y Loiselle 2001). Se incluyen las especies de selva alta perennifolia (SAP), selva mediana perennifolia (SMP), bosque mesófilo de montaña (BMM) y bosque de coníferas (BPE). Se muestran sólo las tres letras del nombre de cada especie (ver Apéndice): 1. *Micalb*, 2. *Klagui*, 3. *Chlcani*, 4. *Hyleli*, 5. *Amaama*, 6. *Glaaen*, 7. *Amatza*, 8. *Thruc*, 9. *Phalon*, 10. *Chauro*, 11. *Flomel*, 12. *Pyglon*, 13. *Eutaqu*, 14. *Thacol*, 15. *Helbar*, 16. *Hellon*, 17. *Camhem*, 18. *Elvcup*, 19. *Lamcas*, 20. *Lamhem*, 21. *Phaguy*, 22. *Dordud*, 23. *Eupnig*, 24. *Heljac*, 25. *Coltha*, 26. *Panins*, 27. *Selsci*.

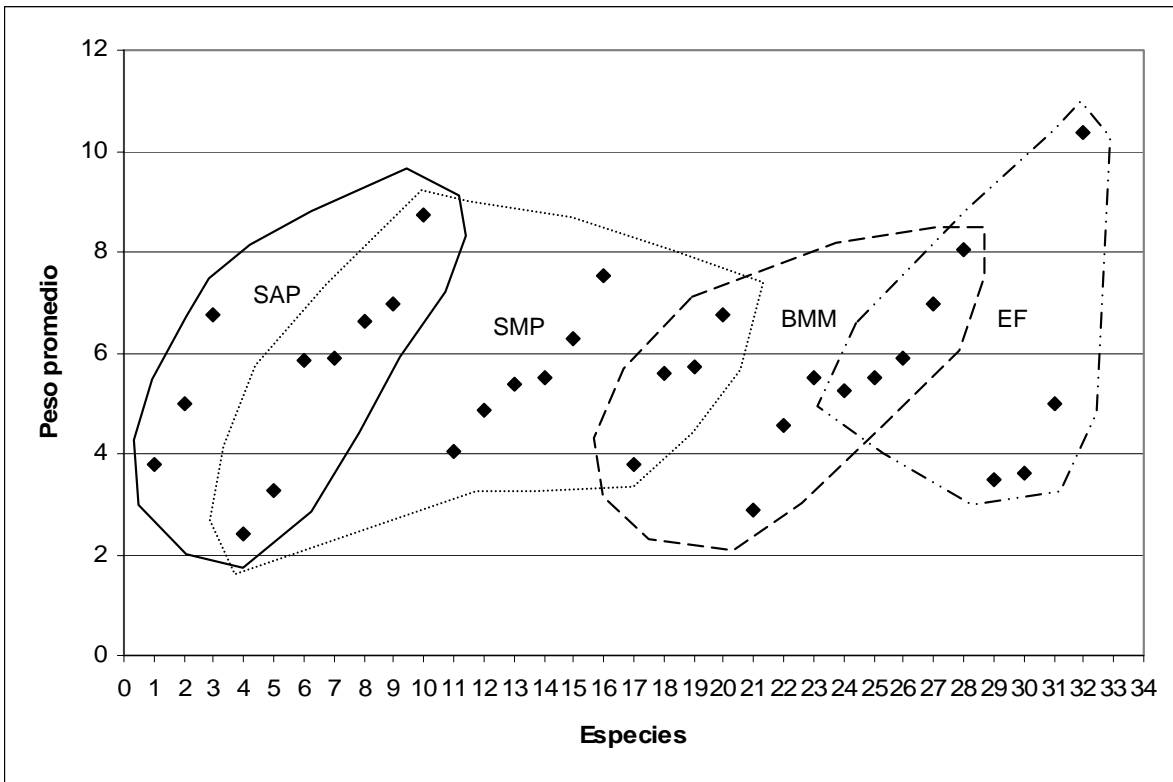


Figura 5. Peso promedio de cada especie para el transecto altitudinal de Perú (Terborgh y Weske 1975). Se incluyen las especies de la selva alta perennifolia (SAP), selva mediana perennifolia (SMP), bosque mesófilo de montaña (BMM) y bosques enanos (elfin forest, EF). Se muestran sólo las tres letras del nombre de cada especie (ver Apéndice): 1. *Amalac*, 2. *Phahis*, 3. *Glahir*, 4. *Phastu*, 5. *Chlmel*, 6. *Helau*, 7. *Thrnig*, 8. *Phamal*, 9. *Flormel*, 10. *Camlar*, 11. *Dorjoh*, 12. *Phakoe*, 13. *Phaguy*, 14. *Helbra*, 15. *Helaur*, 16. *Hellea*, 17. *Schgeo*, 18. *Hapaur*, 19. *Dorlud*, 20. *Coecoe*, 21. *Ocrund*, 22. *Ademel*, 23. *Aglkin*, 24. *Coltha*, 25. *Helame*, 26. *Erioluc*, 27. *Coetor*, 28. *Coelvio*, 29. *Mettyr*, 30. *Charuf*, 31. *Meteuo*, 32. *Ptecyra*.

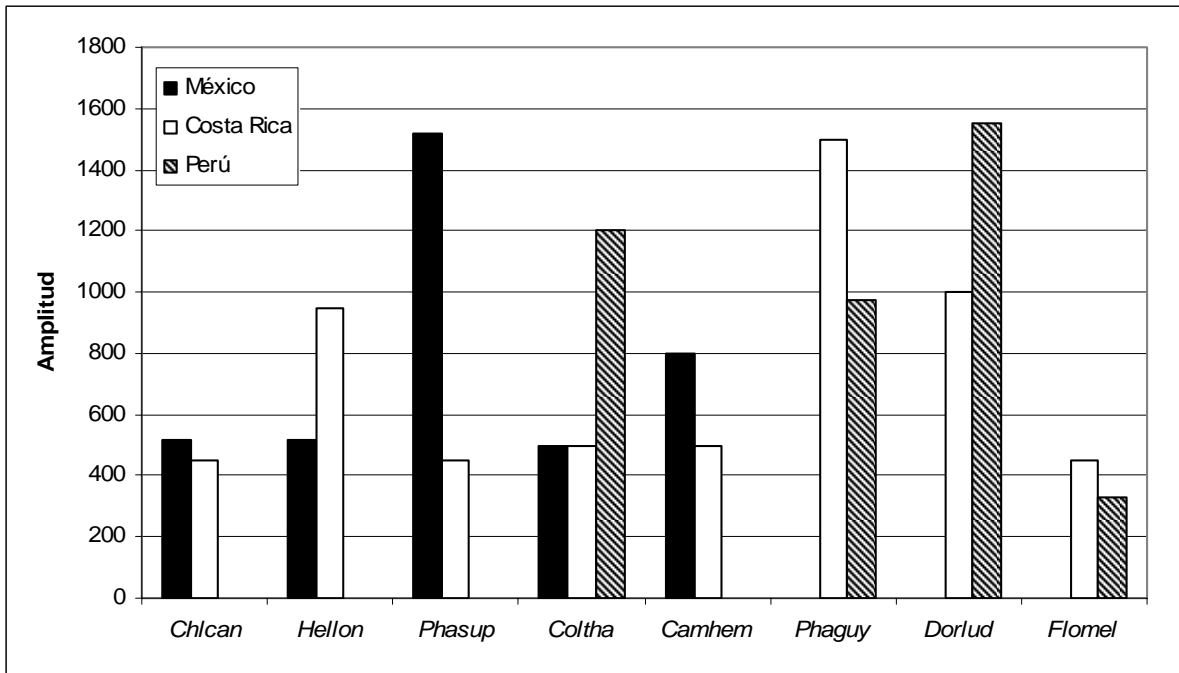


Fig. 7. Amplitud altitudinal para las especies de colibríes compartidas entre los diferentes sitios. Se muestran únicamente las primeras tres letras del nombre de cada especie (Apéndice 1).

Apéndice 1.

Especies de México	Código	Peso prom.	Alt. Min.	Alt. Max.	Promedio altitudinal
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	Chlcan	3.2	680	1200	940
<i>Amazilia rutila</i>	Amarut	4.75	680	1200	940
<i>Heliomaster longirostris</i>	Hellon	6.8	680	1200	940
<i>Amazilia beryllina</i>	Amaber	4.2	680	1800	1240
<i>Phaethornis longirostris</i>	Phalon	6	680	2200	1440
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	Camhem	10.65	1200	2000	1600
<i>Eupherusa poliocerca</i>	Euppol	4.85	1200	2200	1700
<i>Atthis heloisa</i>	Atthel	2.35	1400	2600	2000
<i>Hylocharis leucotis</i>	Hylleu	3.4	1600	2600	2100
<i>Lampornis amethystinus</i>	Lamame	6.4	1800	3100	2450
<i>Selasphorus rufus</i>	Selruf	3.4	2200	3000	2600
<i>Lamprolaima rhami</i>	Lamrha	6.35	2500	3000	2750
<i>Eugenes fulgens</i>	Eugful	7.25	2500	3000	2750
<i>Selasphorus platycercus</i>	Selruf	3.35	2500	3000	2750
<i>Colibri thalassinus</i>	Coltha	5.75	2600	3100	2850
Especies de Costa Rica	Código	Peso prom.	Alt. Min.	Alt. Max.	Promedio
<i>Microchera albocoronata</i>	Micalb	2.55	50	500	275
<i>Klais guimeti</i>	Klagui	2.8	50	500	275
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	Chlcan	3.25	50	500	275
<i>Hylocharis eliciae</i>	Hyleli	3.85	50	500	275
<i>Amazilia amabilis</i>	Amaama	3.95	50	500	275
<i>Glaucis aenea</i>	Glaaen	4.625	50	500	275
<i>Amazilia tzacatl</i>	Amatza	5.35	50	500	275
<i>Threnetes ruckeri</i>	Thrruc	5.675	50	500	275
<i>Phaethornis superciliosus</i>	Phasup	6	50	500	275
<i>Chalybura urochrysia</i>	Chauro	6.6	50	500	275
<i>Florisuga mellivora</i>	Flomel	6.95	50	500	275
<i>Pygmornis longuemareus</i>	Pyglon	3.275	50	1000	525
<i>Eutoxeres aquila</i>	Eutaqu	10.125	50	1000	525
<i>Thalurania colombica</i>	Thacol	4.225	50	1000	525
<i>Heliothrix barroti</i>	Helbar	5.35	50	1000	525
<i>Heliomaster longirostris</i>	Hellon	6.8	50	1000	525
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	Camhem	10.65	500	1000	750
<i>Elvira cupreiceps</i>	Elvcup	3.25	500	1000	750
<i>Lampornis castaneiventris</i>	Lamcas	5.425	500	1000	750
<i>Lampornis hemileucus</i>	Lamhem	5.65	500	1000	750
<i>Phaethornis guy</i>	Phaguy	5.375	500	2000	1250
<i>Doryfera ludovicae</i>	Dorlud	5.7	500	1500	1000
<i>Eupherusa nigriventris</i>	Eupnig	3.5	1000	1500	1250
<i>Heliodoxa jacula</i>	Heljac	8.8	1000	2000	1500
<i>Colibri thalassinus</i>	Coltha	5.25	1500	2000	1750
<i>Panterpe insignis</i>	Panins	5.55	1500	2000	1750
<i>Selasphorus scintilla</i>	Selsci	2.2	1500	2000	1750
Especies de Perú	Código	Peso prom.	Alt. Min.	Alt. Max.	Promedio
<i>Amazilia lactea</i>	Amalac	3.8	340	600	470

<i>Phaethornis hispidus</i>	<i>Phahis</i>	5	340	600	470
<i>Glaucis hirsuta</i>	<i>Glahir</i>	6.75	350	370	360
<i>Phaethornis stuarti</i>	<i>Phastu</i>	2.425	340	930	635
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	<i>Chlmel</i>	3.25	600	800	700
<i>Heliothrix aurita</i>	<i>Helaur</i>	5.85	685	900	792.5
<i>Threnetes niger</i>	<i>Thrnig</i>	5.875	470	685	577.5
<i>Phaethornis malaris</i>	<i>Phamal</i>	6.625	340	930	635
<i>Florisuga mellivora</i>	<i>Flomel</i>	6.95	600	930	765
<i>Campylopterus largipennis</i>	<i>Camlar</i>	8.75	350	685	517.5
<i>Doryfera johannae</i>	<i>Dorjoh</i>	4.05	900	1130	1015
<i>Phaethornis koepckeae</i>	<i>Phakoe</i>	4.875	690	1130	910
<i>Phaethornis guy</i>	<i>Phaguy</i>	5.375	685	1660	1172.5
<i>Heliodoxa branickii</i>	<i>Helbra</i>	5.5	910	1290	1100
<i>Heliodoxa aurescens</i>	<i>Helaure</i>	6.3	690	1130	910
<i>Heliodoxa leadbeteri</i>	<i>Hellea</i>	7.525	930	1780	1355
<i>Schistes geoffroyi</i>	<i>Schgeo</i>	3.8	1390	1660	1525
<i>Haplophaedia aureliae</i>	<i>Hapaur</i>	5.6	1310	2220	1765
<i>Doryfera ludovicae</i>	<i>Dorlud</i>	5.7	1280	2830	2055
<i>Coeligena coeligena</i>	<i>Coecoe</i>	6.75	1290	2220	1755
<i>Ocreatus underwoodii</i>	<i>Ocrund</i>	2.9	1480	2090	1785
<i>Adelomyia melanogenys</i>	<i>Ademel</i>	4.55	1520	2350	1935
<i>Aglaiocercus kingi</i>	<i>Aglkin</i>	5.5	1830	2240	2035
<i>Colibri thalassinus</i>	<i>Coltha</i>	5.25	2100	3300	2700
<i>Heliangelus amethysticollis</i>	<i>Helame</i>	5.5	2100	3520	2810
<i>Eriocnemis luciani</i>	<i>Eiriluc</i>	5.9	2830	3600	3215
<i>Coeligena torquata</i>	<i>Coetor</i>	6.95	1780	3100	2440
<i>Coeligena violifer</i>	<i>Coevio</i>	8.025	2250	3600	2925
<i>Metallura tyrianthina</i>	<i>Mettyr</i>	3.5	2640	3600	3120
<i>Chalcostigma ruficeps</i>	<i>Charuf</i>	3.6	2640	2830	2735
<i>Metallura euopogon</i>	<i>Meteuo</i>	5	3370	3600	3485
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	<i>Ptecyta</i>	10.375	3370	3600	3485

1 **RUNNING HEAD.- ECOLOGICAL RESTRICTION IN MONTANE AVIFAUNAS**

2

3 **HISTORY MEETS ECOLOGY: A GEOGRAPHIC ANALYSIS OF ECOLOGICAL**
4 **RESTRICTION IN THE NEOTROPICAL HUMID MONTANE FORESTS AVIFAUNAS**

5

6 **LUIS ANTONIO SÁNCHEZ-GONZÁLEZ^{1,2} AND ADOLFO G. NAVARRO-SIGÜENZA¹**

7 *¹Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias,*
8 *UNAM. Apdo. Postal 70-399, México D.F., 04510, México*

9

10 **²Corresponding author.** L. A. Sánchez-González, Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”,
11 Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM. Apdo. Postal 70-399, México
12 D.F., 04510, México. Email: lasg@ciencias.unam.mx

13

14 **Sánchez-González, L. A. y Navarro-Sigüenza. Enviado. Diversity and Distributions**

15

16 **Abstract.**- The patterns of ecological restriction for the avifauna in the Neotropical humid
17 montane forests was estimated through a restriction index. This index allowed the detailed
18 evaluation of the composition of avian assemblages, their degree of restriction to the
19 habitat, and of the affinities regarding adjacent habitats. In Mesoamerica, completely
20 restricted avifauna represent a lower proportion than in South American humid montane
21 forests; whereas species shared to other habitats showed a high proportion of avifauna with
22 affinities to higher altitude forests (e. g. pine and pine-oak forests). South America, on the
23 other hand, holds assemblages with a high proportion of completely restricted species;
24 species shared to other habitats showed a high proportion of taxa with affinities to lowland
25 forests. Possible causes underlying these patterns are discussed. Finally, the restriction
26 index allowed an accurate distinction between species richness and restricted species
27 richness which should be a fundamental step towards the establishment of conservation
28 priorities.

29

30 **Key words:** avifaunas, conservation priorities, ecological restriction, humid montane
31 forests, Neotropics

32

33 **Resumen.-** La restricción ecológica de la avifauna de los bosques montanos húmedos del
34 Neotrópico fue analizada mediante el cálculo de un índice de restricción. El índice permitió
35 examinar de manera detallada los ensambles de especies, la restricción al hábitat y sus
36 afinidades con respecto a los hábitats adyacentes. En Mesoamérica, la avifauna
37 completamente restringida representa una mayor proporción que aquella en los bosques
38 sudamericanos, mientras que la mayoría de las especies de la avifauna total presentan
39 afinidad con los hábitats que se encuentran a altitudes superiores (e.g. bosques de pino y
40 pino-encino). En Sudamérica se presenta una alta proporción de avifauna completamente
41 restringida, mientras que la mayoría de las especies presenta afinidades con los bosques de
42 tierras bajas. Se discuten las posibles causas que producen estos patrones. Finalmente, el
43 índice permitió la distinción precisa entre riqueza total y riqueza de especies restringidas, lo
44 que debería ser fundamental en las prioridades de conservación.

45

46 Palabras clave.—avifaunas, bosques montanos húmedos, Neotrópico, prioridades de
47 conservación, restricción ecológica

48

49 **Introduction**

50

51 The avifauna of the Neotropical region is the most diverse of the world, consisting of
52 approximately 3,600 species (Wege & Long, 1995; Stotz *et al.*, 1996). This impressive
53 richness, however, is unevenly distributed, with a few habitats contributing a large
54 proportion of the diversity: (e. g., the species rich lowland rain forest in Amazonia with
55 about 2070 species; ranging to the poorer high altitude Andean Puna and deserts, about 53
56 and 342 species, respectively; Stotz *et al.*, 1996).

57 Neotropical humid montane forests (HMF) occur from eastern and southern Mexico
58 south to northwestern Argentina in patches of different sizes along mountain slopes in
59 elevations ranging from 600 to 3000 m. These areas receive humidity from rain, clouds,
60 and fog (Rzedowski, 1988; Brown & Kappelle, 2001). Such conditions enhance the
61 development of exuberant vegetation with tree-ferns, broad-leaved trees, and a great
62 diversity of epiphytes (Webster, 1995; Brown & Kappelle, 2001).

63 Nearly 1700 bird species are known in the HMF (Stotz *et al.*, 1996), some of them
64 highly restricted to specific habitats, such as cloud, *Polylepis* or elfin forests. Therefore,
65 their distributions are composed by isolated populations, often well differentiated and with
66 very limited or completely interrupted genetic flow (Peterson *et al.*, 1992; García-Moreno
67 & Fjeldså, 2000; García-Moreno *et al.*, 2004, 2006).

68 HMF are in contact with other habitats throughout its distribution. In Mesoamerica,
69 they are located between the higher altitude pine-oak and pine forest, and the lowland
70 tropical and semideciduous forests (Rzedowski 1988). In South America, it is surrounded
71 by both tropical lowland and alpine vegetation, such as *Polylepis* forests (Stotz *et al.* 1996).
72 Due to these differences, avifaunas are composed of a mixture of lowland and highland

73 species, some of them more common at higher or lower elevations, as well as habitat-
74 restricted and endemic taxa. This taxonomic mixture makes these forests very species rich,
75 and one of the most diverse habitats in the Neotropics (Fjeldså & Krabbe, 1990; Escalante-
76 Pliego *et al.*, 1993; Brown & Kappelle, 1995; Hernández-Baños *et al.*, 1995). However, it
77 is also considered among the most endangered ecosystems in the world due to its restricted
78 distribution and intensive modification by human activities (Churchill *et al.*, 1995; Wege &
79 Long, 1995; Stattersfield *et al.*, 1998).

80 Several explanations have been proposed for the high species richness and
81 endemism in the HMF avifaunas, the most important of which is that the avifauna is a
82 mixture of taxa from higher and lower habitats that further differentiates *in situ* (Escalante-
83 Pliego *et al.*, 1995). Recent genetic studies have revealed a twofold function of isolated
84 ecoclimatic stable patches of HMF, both as a species “pump” and as a refuge for ancient
85 lineages (Fjeldså, 1995). Interestingly, endemism has been considered only from a
86 geographic viewpoint and not accounting for the degree of restriction to the habitat. Such
87 methodology gives some species a double value: as a geographic endemic and as an
88 ecological endemic (hereafter habitat restricted).

89 Herein, we analyze the ecological patterns of distribution of the avifaunas of the
90 HMF, by 1) assessing the degree of habitat restriction among species through the
91 calculation of a numerical index, 2) analyzing HMF relationships with adjacent habitat, and
92 3) exploring the relative contribution of both higher and lower habitats in shaping the avian
93 assemblages.

94

95 **Methods**

96 *Data collection*

97 For this study, we defined HMF as forest types that exist in the presence of fog and clouds
98 on mountain slopes (Wake, 1987; Hernández-Baños *et al.*, 1995; Sánchez-González *et al.*,
99 in press). Lists of resident bird species were compiled based in the eco-geographical
100 databases of Stotz *et al.* (1996), thus obtaining a basic check-list. For each species we also
101 compiled the full set of habitats occupied along its distributional range (as in Stotz *et al.*,
102 1996). Migratory and aquatic species were eliminated from the analyses, as these may show
103 patterns associated to seasonality (de Klerk *et al.*, 2002).

104 In order to obtain a basic framework of the distributional range of each species, we
105 compiled primary occurrence data (individual records) for each of the species in the main
106 list. Data were drawn from scientific collections available in the web (e. g.,
107 <http://ornisnet.org>), from published literature (e. g., Fjeldså & Krabbe 1990), and from
108 direct inspection by us (see Acknowledgements). These records were georeferenced
109 according to published (e. g., Paynter, 1982, 1992, 1993, 1995, 1997; Stephens & Traylor,
110 1983, 1985) and online gazetteers (<http://www.fallingrain.com>), and then visualized in a
111 geographic information system (ArcView 3.1; ESRI, 2000).

112

113 *Study area*

114 The study area was delimited by selecting only the Neotropical humid montane forests
115 ecoregions included within the global ecoregions map of World Wildlife Fund, as well as
116 the land use map of Mexico's Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la
117 Biodiversidad (CONABIO, 1999). Both maps were combined in ArcView 3.1 (ESRI,
118 2000), thus obtaining a single digitized map (Fig. 1).

119

120 *Habitat Restriction Indexes (HRI)*

121 In order to assess the degree of species' restriction to the habitat we calculated a restriction
122 index (Kerr 1997), which is based on published endemism indexes proposed for
123 identification and delimitation of areas of endemism (Crisp *et al.*, 2001; Linder, 2001). The
124 index is based in the calculation of a coefficient expressing the degree of endemism of a
125 taxon to an area by down-weighting each species by the number of quadrants in which it
126 occurs (Crisp *et al.*, 2001; Linder, 2001). By analogy, we obtained an index of habitat
127 restriction by substituting the number of quadrants for the number of habitats in which a
128 given species is present (according to Stotz *et al.*, 1996), thus obtaining a weighted index.
129 Weighted index scores range from 0 to 1; a score of 1 indicates a totally endemic species (i.
130 e., fully restricted to the habitat), values tending to 0 indicate a widespread species. For
131 each habitat, we evaluated the number of species that belong to each value of restriction as
132 classes, thus obtaining a frequency "matrix" per site.

133 The per site weighted index is highly sensitive to the species richness, due to the
134 ambiguous correlation between richness and range restriction (Kerr, 1997; Crisp *et al.*,
135 2001). For standardizing, we divided the index by the total number of species in each
136 habitat, thus obtaining a corrected index, expressed as a percentage of the avifauna that
137 belongs to each "endemism" class value. This procedure is analogous to the corrected
138 endemism index of Linder (2001) and Crisp *et al.* (2001). Although we recognize that
139 widely distributed species might have different restriction indexes according to the
140 geographic location, we consider that a single index by taxon represents an accurate
141 evaluation of its ecological restriction throughout its range. Similar examples are found in
142 studies based on floras in the Old World (Crisp *et al.*, 2001; Linder 2001).

143

144 *Latitudinal and ecoregional patterns*

145 The study area was divided into 48 latitudinal transects of one degree each (Fig. 1, Willig &
146 Sandlin, 1991) to evaluate latitudinal changes in species' restriction values. Transects were
147 progressively numbered from north to south, however, as the geographical conformation of
148 the Continent shows an overlap of about 5° in southern Central America and northern South
149 America, the involved transects were separated. Some transects (those not numbered in Fig.
150 1) lacked point localities, and were not considered in our analyses.

151 For each transect we obtained a bird species list and their habitats. Data obtained
152 allowed us to establish the percentage of species whose ecological distribution is shared
153 between the HMF and other habitats. Similarly we evaluated species richness and
154 restriction values for each of the HMF ecoregions in Olson *et al.* (2001), which allowed us
155 to suggest conservation priorities.

156

157 **RESULTS**

158

159 According to Stotz *et al.* (1996), HMF range among the richest habitats in the Neotropics,
160 housing a huge avian diversity: 1298 resident species in 412 genera. We obtained a total of
161 38952 point data for 1248 species (96.1% of the final list), belonging to 395 genera (95.8%
162 of the final list). For the remaining 50 species we had no point data available, so were
163 excluded from analyses.

164 *Restriction indexes*

165 Figure 2 depicts the latitudinal pattern of restriction in the HMF avifaunas. Major trends
166 show increments in the proportion of restricted species (HRI=1) with decreasing latitude
167 ($R^2=0.4709$), a pattern previously reported for Mesoamerica (Hernández-Baños *et al.*, 1995;
168 Watson & Peterson, 1999). Values are more or less constant (below 10%) from Mexico to

169 Nicaragua, increasing rapidly at Costa Rica (reaching a value of 25%), which is the average
170 trend to northern Argentina. Species with restriction indices of 1 increase in southern
171 Colombia (above 30%) and show some peaks (above 40%) in regions of Ecuador and
172 northern and central Peru (Fig. 2). Those abrupt changes are often associated to major
173 geographic features affecting the general distribution of biotas (Vuilleumier 1969, Parker *et*
174 *al.* 1985), like the Nicaragua Depression (transects 10 and 11), the Isthmus of Panama
175 (transect 13), and the Huancabamba Depression (transect 33).

176 Latitudinal patterns of the species shared by two or more habitats ($HRI < 1$; Fig. 2),
177 showed interesting trends. The proportion of species present in two habitats ($HRI=0.5$) is
178 surprisingly constant ($HRI=0.5$, $R^2 = 0.3682$), being between 22 and 47% of the total
179 avifauna depending on the region, and decreasing slightly to the south. These values are
180 relatively higher in Colombia and Venezuela, and lowest in central Peru. Species with
181 restriction indices of 0.5 are the most important avifaunal component along Mesoamerican
182 HMF, and in some sections of South America. Proportion of species shared among three
183 habitats ($HRI=0.33$), is highest at both the northern and southern extremes of the gradient,
184 decreasing progressively towards the center (Ecuador).

185 Figure 3, illustrates the frequencies of RI values by ecoregion in Mesoamerica.
186 Distribution of frequencies exhibit a similar pattern along the region, with greatest values
187 for $HRI=0.5$ species, and low values (less than 10%) for $HRI=1$, intermediate (between 35
188 and 25%) for $HRI=0.3$, and variable (below 20%) for $HRI < 0.25$ species. These results
189 confirm that in Mesoamerica the highest proportion of avifauna is shared among two
190 habitats, with the highest values of $HRI=1$ species located in the Central American
191 (CAMmf), Chiapas (CHmf), and the Chimalapas montane forests (Chimasmf).

192 Although similar in overall shape for most ecoregions, the pattern for South
193 America (Fig. 4) illustrates that the contribution of HRI=1 species is much higher
194 throughout the region (between 17% and 35%) than for Mesoamerica ($U=0.0$; $P<0.05$,
195 Mann-Whitney U-test), similar for HRI=0.5 (between 32% and 47%), and lowest for the
196 HRIs < 0.5. There are only two areas in the central Andes (southern Colombia to northern
197 Peru, and southern Peru) where the proportion of HRI=1 is highest, which concurs with
198 previous studies (Fjeldså, 2001; Rahbek & Graves, 2001). Higher numbers of species
199 HRI=1 are located mainly in northwestern South America, namely in the Eastern Cordillera
200 Real (ECrmf), the Cauca Valley (CVmf), and the Northwestern Andes montane forests
201 (NAmf).

202 The results suggest that a higher proportion of endemism and ecological restriction
203 have been developed in South America as compared to Mesoamerica (Fig. 5). Species
204 inhabiting three or more habitats ($HRI>0.33$) constitute a more important element for the
205 avifaunas in Mesoamerica, whereas the avifauna inhabiting two habitats ($HRI=0.5$) exhibit
206 a surprisingly similar value in both regions, which may be due to both ecological and/or
207 historical reasons (see below). Finally, HRI=1 species exhibit a dramatic decrease in
208 Mesoamerica, where the average percentage of restriction falls to 6%, whereas HRI=1
209 species in South America reach a value of 27%, reaffirming the aforementioned pattern.

210

211 *Ecological relationships to higher and lower habitats*

212 Figs. 6 to 9 depict the percentage of species shared by the HMF to adjacent habitats. Fig. 6,
213 shows that in Mesoamerica the highest proportion of the avifauna is also present at higher
214 altitudes (138 species, 83% is shared with pine-oak forests), whereas 97 species (58%) are
215 also present in the lowland forests, included in those numbers are species found along the

216 altitudinal gradient. Latitudinal pattern, however, shows that sudden changes occur in the
217 southern part of Central America, south of the Nicaragua Depression (transect 9), where the
218 lower altitude avifauna becomes the most important element (Fig. 7).

219 The relative contribution of avifauna at higher and lower altitudes regarding HMF in
220 South America is quite different. The highest proportion is shared with lower altitudes (192
221 species, 25%), followed by a higher altitude element (148 species, (20%) and
222 humid/semihumid montane scrub (77 species, 10%, Fig. 8). In general, true HMF avifauna
223 maintains a value over 90% throughout, except around transects 34 to 37, where it
224 decreases to 20%, an area coinciding with an important geographical barrier, the Huallaga
225 Gap (Fjeldså, 1995, 2001). Another area of decrease is located around transects 40 and 41,
226 with a decrease of 15%. Again, this area coincides with the deep and arid Apurímac and
227 Urubamba valleys, both located in southeastern Peru (Fjeldså, 1995) (Fig. 9).

228 Although a high number of species of the HMF are shared with secondary forests in
229 Mesoamerica (71 species, 45 %) and South America (211 species, 26%), the relative
230 importance of this element cannot be properly established, as these forests are mainly man-
231 induced and are located either at higher or lower altitudes.

232

233 **DISCUSSION**

234 Humid montane forest avifauna has been the major subject of studies dealing primarily
235 with overall patterns of distribution (e.g., Hernández-Baños *et al.*, 1995), as well as with the
236 causes underlying those patterns (Watson & Peterson, 1999). The development of
237 molecular phylogenetic methods, allowed a different point of view about the evolution of
238 these avifaunas, mainly for Andean birds (e.g., Fjeldså, 1995; García-Moreno & Fjeldså,
239 2000), and only recently the evolution of Mesoamerican montane forests birds has begun to

240 be explored (Peterson *et al.*, 1992; García-Moreno *et al.*, 2004, 2006; Navarro *et al.*,
241 submitted). However, the study of distributional patterns based on numerical values as well
242 as the probable history of formation of the avian assemblages regarding contiguous habitats
243 has been scarcely treated in the literature (but see Vuilleumier, 1986).

244 Considerable variation in the restriction indexes could be observed along the entire
245 latitudinal gradient (Figs. 3 and 4) and also in the percentages of shared avifauna to other
246 habitats (Figs. 6 and 8). These variations could be related to the differences in the
247 ecological conditions along the gradient (Fjeldså, 2001) which enhance the coexistence of
248 highly variable climatic areas and areas with an apparent high ecoclimatic stability. Such
249 regions may have promoted the evolution of a high species diversity and the permanency of
250 ancient lineages (Fjeldså, 1995) thus producing a higher concentration of species in certain
251 places (e. g. transects 25-33 and 40-44).

252 The concentration of totally restricted species (HRI=1) in specific places may be
253 also associated to specific ecological conditions (e. g., Servant *et al.*, 1993). However, as
254 these aggregations are not distributed at random, they may also have a strong historical
255 signal (Linder *et al.*, 2001). Fjeldså (1995, 2001) suggested that those places are located
256 where the Andes show a strong curvature or are intersected by a deep river canyon, which
257 promotes the isolation of remote areas maintaining very peculiar ecological conditions, as
258 in southern Peru (e. g. Cuzco area), and also probably in the southern Sierra Madre
259 Oriental, in Oaxaca, Mexico (Binford, 1989; Navarro *et al.*, 2004).

260 As expected, the ecological distribution of a high number of species from the HMF
261 extends to adjacent habitats (Terborgh, 1971; Hernández-Baños *et al.*, 1995). Based on that,
262 the ecological distribution of the HMF's avifauna could be partitioned in three main
263 components: the ecologically restricted avifauna, the high altitude species and, the lower

264 altitude species. Clearly, these components are tightly associated to the floristic
265 composition along the gradient, which shows sharp differences among Mesoamerica and
266 South America (see below, Gentry, 1995; Graham, 1995). Although present in
267 Mesoamerica and South America, the three components showed relative differences along
268 the gradient.

269

270 *History meets ecology*

271 The differences detected among the determined components between Mesoamerica
272 and South America may be due, in good part, to historical factors (Sánchez-González *et al.*,
273 2004). According to palynological studies, HMF is composed by a great number of taxa
274 from adjacent habitats. This is also reflected in the present composition of the arboreal
275 diversity in the Andean HMF: whereas in the lower limits (1000-1500 m) the dominant
276 element is constituted by arboreal genera of Neotropical-Tropical affinities (65%, Gentry,
277 1995; 2001; Van der Hammen & Hooghiemstra, 2001), with increasing altitude genera of
278 Andean affinities (endemic) become dominant and finally, in the higher elevations (>2300
279 m) genera of Holarctic-Nearctic affinities are present (Gentry, 1995; 2001).

280 The study of pollen sediments accumulated in the bottom of different Andean lakes
281 has elucidated the probable history of formation of the HMF (Wijninga, 1995, Bush *et al.*,
282 2004). In the Miocene, genera like *Junglans*, *Alnus*, *Myrica* and *Quercus*, all of Holarctic
283 affinities (Gentry, 1995; Graham, 1995) could have persisted as refugees in the mountains
284 of Mexico and northern Central America after either expansion to southern areas, and/or
285 extinction in the northern part of their ranges due to glacial episodes. From these source
286 regions, some species reached the northern Andes towards the Pleistocene (Martin &
287 Harrell, 1957; Graham, 1995; Van der Hammen & Hooghiemstra, 2001). Also in the

288 Miocene, but in South America, the percentage of tropical lowland elements was higher in
289 the southern Andes than in the north (which were still increasing in elevation); however,
290 this scenario changed towards the end of the Pliocene, when the Andes finally reached their
291 present elevation and a well developed flora fundamentally of Andean origin was already in
292 place (Wijninga, 1995).

293 The history of formation of the HMF flora and the ecological distribution of
294 different avian taxa suggest a common history. In such a case, both may have responded to
295 the same episodes of dispersal-vicariance promoted by climatic changes, which not only
296 modified the HMF structure by acquiring taxa from higher and/or lower habitats, but also
297 modified their size and altitudinal limits (Wijninga, 1995; Bush *et al.*, 2004; García-
298 Moreno *et al.*, 2004).

299 In Mesoamerica, the HMF flora is assembled by a high proportion of Laurasian taxa
300 from higher altitudes (e. g. *Quercus*, *Liquidambar*, *Myrica*, Gentry, 2001), which suggest
301 that different avian taxa restricted to the HMF could have their sister species in the forests
302 at higher altitudes. Recent molecular studies in birds have shed light on this issue: among
303 the *Lampornis* hummingbirds, the sister species to a clade of montane forest-inhabiting
304 species is *Lampornis clemenciae*, a pine and pine-oak species (García-Moreno *et al.*, 2006).
305 Similar examples are found among the *Aphelocoma* jays (higher altitude *Aphelocoma*
306 *californica*-*A. ultramarine* vs. HMF *A. unicolor*, Rice *et al.*, 2003), vireos (higher altitude
307 *Vireo gilvus* vs. HMF *V. leucophrys*, Cicero & Johnson, 1998), and *Empidonax* flycatchers
308 (higher altitude *E. difficilis* species group vs. HMF *E. flavescens*, Cicero & Johnson, 2002).
309 But HMF flora in Mesoamerica is also constituted by South American taxa (Gentry, 1995;
310 2001). It has been suggested that the land-bridge connection established with the raise of
311 the Isthmus in Panama enhanced the colonization of biotic elements in Mesoamerica, as in

312 the genus *Chlorospingus* (García-Moreno *et al.*, 2004), and *Tangara* (Burns & Naoki,
313 2004).

314 Interestingly, HMF species in the referred phylogenetic studies appear to have
315 differentiated earlier than their sister species, which suggest the fundamental role that
316 isolation has played for HMF regarding contiguous habitats. However, although different
317 climatic periods have allowed the HMF to be more continuous (Wijninga, 1995), isolation
318 in different forests patches has been maintained at different times, thus enhancing the
319 differentiation of several avian taxa (García-Moreno *et al.*, 2004, 2006).

320 In contrast, it has been suggested that in South America the diversification of the
321 avifauna proceeded along with the elevation and formation of new habitats since the
322 Miocene (Wijninga, 1995; García-Moreno & Fjeldså, 2000; Van der Hammen &
323 Hooghiemstra, 2001). This suggests that a still non-determined proportion of the Andean
324 avifauna may have evolved as a consequence of altitudinal segregation (Terborgh, 1971;
325 Terborgh & Weske, 1975; Patton & Smith, 1992; Moritz *et al.*, 2000), as in *Thamnophilus*
326 antwrens (Brumfield & Edwards, 2007), or the many species in *Tangara* (Fjeldså &
327 Rahbek 2006), both of which showed a high speciation rate in montane areas (Roy, 1997;
328 Roy *et al.*, 1997; García-Moreno & Fjeldså, 2000; Fjeldså & Rahbek, 2006).

329

330 *Restriction indexes, conservation and geography*

331 Latitudinally, patterns of ecological distribution could be associated to main
332 geographic features. It has been suggested that the Depression of Nicaragua is the main
333 geographic event associated with the change of the relative importance of the high altitude
334 species component in the north to a lower altitude species component to the south in
335 Mesoamerica. This area has also been highlighted as a barrier for the evolution of different

336 avifaunas (Sánchez-González *et al.*, in press) and plants (Gentry, 1995) in the HMF. In
337 South America, there are some notable changes, particularly in the Chocó region, and
338 central and southern Peru, which are intersected by deep river valleys (e. g. Huallaga Gap).
339 Along the Andean HMF, the lower altitude species component is very important, likely due
340 to their adjacency to the lowland forests of the Amazonian Basin.

341 Restriction indexes allowed a more efficient way to analyze the composition of the
342 avifauna of the HMF, both by latitude and among ecoregions. The index allowed us to
343 distinguish between the ecologically restricted and the widespread avifaunas, which in turn
344 helped us to assess the real importance of some areas for conservation purposes.

345 Differences between the avifaunas in Mesoamerica and South America are strongly
346 correlated to historical processes (e. g. Sánchez-González *et al.*, in press), but also to
347 ecological processes, such that both are responsible for the present avian assemblages.
348 Conservation priorities show different scenarios according to consideration of either species
349 richness or RI species richness. Results in this paper suggest that factors other than species
350 richness should be taken into account when establishing conservation strategies. Although
351 with a lesser HRI=1 species richness, a closer look to the avifauna in the Mesoamerican
352 forests reveal that a high percentage of species belong to genera that are relatively widely
353 distributed in the region. Thus, conservation priorities should be directed towards HMF in
354 northern Central America, whereas in South America, HMF in the Eastern Cordillera and
355 the Cauca Valley, both in Colombia showed the highest number of ecologically restricted
356 species. Results in our study should be taken together with the regional patterns of
357 diversification (p. e. Kattan *et al.*, 2004), in order to ensure the preservation of biological
358 diversity, as well as the complex evolutionary processes that have modeled such a
359 particular avifauna.

360

361 **Acknowledgements**

362 Comments to previous versions of this paper were obtained from Nathan Rice, Héctor
363 Arita, and Juan José Morrone. We also thank the curators of the scientific collections of the
364 following institutions for access to their data: American Museum Natural of History,
365 Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Bell Museum (University of Minnesota),
366 Natural History Museum (British Museum), Carnegie Museum of Natural History,
367 California Academy of Sciences, Canadian Museum of Nature, Denver Museum of Natural
368 History, Delaware Museum of Natural History, Florida Museum of Natural History, Fort
369 Hays State College, Field Museum, Iowa State University, University of Kansas, Los
370 Angeles County Museum, Leiden Natuurhistorische Museum, Louisiana State University
371 Museum of Zoology, Museum of Comparative Zoology (Harvard University), Moore
372 Laboratory of Zoology, University of Michigan, Museum of Natural History of Paris,
373 Museum of Natural Sciences of Madrid, Museum of Vertebrate Zoology (Berkeley
374 University), University of Nebraska, Royal Ontario Museum, San Diego Natural History
375 Museum, Southwestern College, Texas A&M University, University of Arizona, University
376 of British Columbia, University of California Los Angeles, Universidad Michoacana de
377 San Nicolás of Hidalgo, University of Oklahoma, Western Foundation of Vertebrate
378 Zoology, United States National Museum, and Peabody Museum (Yale University).
379 Financial support for the database of the Atlas and other activities of this project was
380 obtained from CONABIO (A002, E018, and V009), DGAPA-UNAM (IN 214200 and
381 208906), National Science Foundation, and SEMARNAT-CONACYT Sectorial Fund
382 (C01-0265). The Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, DGAPAUNAM and DGEP-
383 UNAM provided a Doctoral scholarship to LASG for the development of this project.

384

385 **References**

386 Binford, L.C. (1989) A Distributional Survey of the Birds of the Mexican State of Oaxaca

387 *Ornithological Monographs* **43**, 1- 418.

388 Brown, A.D. & Kappelle, M. (2001) Introducción a los bosques nublados del Neotrópico:

389 una síntesis regional. *Bosques nublados del Neotrópico* (ed. by M. Kappelle &

390 A.D.Brown,), pp. 25-40. INBio, Santo Domingo de Heredia.

391 Brumfield, R.T., Edwards, S.V. (2007) Evolution into and out of the Andes: A Bayesian

392 analysis of historical diversification in *Thamnophilus antshrikes*. *Evolution* **61**, 346-

393 367.

394 Burns, K.J. & Naoki, K. (2004) Molecular phylogenetics and biogeography of Neotropical

395 tanagers in the genus *Tangara*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **32**, 838-854.

396 Bush, M.B., Silman, M.R. & Urrego, D.H. (2004) 48,000 years of climate and forest

397 change in a biodiversity hot spot. *Science* **303**, 827-829.

398 Churchill, S.P., Balslev, H., Forero, E. & Luteyn J.M., eds. (1995) *Biodiversity and*

399 *Conservation of Neotropical Montane forests*. The New York Botanical Garden,

400 Bronx, New York.

401 Cicero, C. & Johnson, N.K. (1998) Molecular phylogeny and ecological diversification in a

402 clade of New World songbirds (genus *Vireo*). *Molecular Ecology* **7**, 1359-1370.

403 Cicero, C. & Johnson, N.K. (2002) Phylogeny and character evolution in the *Empidonax*

404 group of Tyrant flycatchers (Aves: Tyrannidae): A test of W. E. Lanyon's hypothesis

405 using mtDNA sequences. *Moecular Phylogenetics and Evolution* **22**, 289-302.

406 Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (1999)

407 "Uso de suelo y vegetación modificado por CONABIO". Escala 1: 1 000 000.

408 Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de
409 México, México.

410 Crisp, M.D., Laffan, S., Linder, H.P. & Monro, A. (2001) Endemism in the Australian
411 flora. *Journal of Biogeography* **28**, 183-198.

412 ESRI (Environmental System Research Institute). (2000) ArcView GIS Ver. 3.2a.
413 Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California, USA.

414 Fjeldså, J. (1995) Geographical patterns of neoendemic and relict species of Andean forest
415 birds: the significance of ecological stability areas. *Biodiversity and conservation of*
416 *Neotropical montane forests* (ed. by S. P. Churchill, H. Baslev, E. Forero & J.L.
417 Luteyn), pp. 79-87. The New York Botanical Garden.

418 Fjeldså, J. (2001) Cartografiar la avifauna andina: una base científica para establecer
419 prioridades de conservación. *Bosques nublados del Neotrópico* (ed. by M. Kappelle
420 & A.D. Brown), pp. 125-152. INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

421 Fjeldså, J. & Krabbe, N. (1990) *Birds of the high Andes*. Apollo books, Svendborg.

422 Fjeldså, J. & Rahbek, C. (2006) Diversification of tanagers, a species rich bird group, from
423 lowland to Montane regions of South America. *Integrative and Comparative Biology*
424 **46**, 72-81.

425 Fjeldså, J., Lambin, E. & Mertens, B. (1999) Correlation between endemism and local
426 ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and
427 remotely sensed land surface data. *Ecography* **22**, 63-78.

428 García-Moreno, J. & Fjeldså, J. (2000) Chronology and mode of speciation in the Andean
429 avifauna. *Isolated vertebrate communities in the Tropics* (ed. by G. Rheinwald), pp.
430 25-46. Bonner Zoologischel Monographien 46. Zoologisches Forschungsinstitut und
431 Museum Alexander Koenig, Bonn,

- 432 García-Moreno, J., Cortés, N., García-Deras, G. & Hernández-Baños, B.E. (2006) Local
433 origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: A Mesoamerican taxon.
434 *Molecular Phylogenetics and Evolution* **38**, 488-498.
- 435 García-Moreno, J., Navarro-Sigüenza, A.G., Peterson, A.T. & Sánchez-González, L.A.
436 (2004) Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush-
437 tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular*
438 *Phylogenetics and Evolution* **33**, 186- 196.
- 439 Graham, A. (1995) Development of affinities between Mexican/Central American and
440 Northern South American lowland and lower montane vegetation during the
441 Tertiary. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests* (ed. by S.P.
442 Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.M. Luteyn), pp. 11-22. The New York
443 Botanical Garden, Bronx, New York.
- 444 Graves, G.R. (1985) Elevational correlates of speciation and intraspecific geographic
445 variation in plumage in Andean forest birds. *Auk* **102**, 556-579.
- 446 Graves, G.R. (1988) Linearity of geographic range and its possible effect on the population
447 structure of Andean birds. *Auk* **105**, 47-52.
- 448 Gentry, A.H. (1995) Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane
449 forests. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests* (ed. by S.P.
450 Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.M. Luteyn), pp. 103-126. The New York
451 Botanical Garden, Bronx, New York.
- 452 Gentry, A.H. (2001) Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las
453 montañas neotropicales. *Bosques nublados del Neotrópico* (ed. by M. Kappelle &
454 A.D. Brown), pp. 85-124. INBio, Santo Domingo de Heredia.

455 Harrell, B.E. (1959) The ecological biogeography of the birds of the cloud forest of
456 northern Middle America Ph D. dissertation, St. Paul (MS). University of
457 Minnesota.

458 Hernández-Baños, B., Peterson, A.T., Navarro, A.G. & Escalante-Pliego, P. (1995) Bird
459 faunas of the humid montane forests of Mesoamerica: biogeographic patterns and
460 priorities for conservation. *Bird Conservation International* **5**, 251-277.

461 Kerr, J.T. (1997) Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation.
462 *Conservation Biology* **11**, 1094-1100.

463 Klerk, H.M., Crowe, T.M., Fjeldså, J. & Burgess, N.D. (2002) Biogeographical patterns of
464 endemic terrestrial Afrotropical birds. *Diversity and Distributions* **8**, 147–162.

465 Linder, H.P. (2001) Plant diversity and endemism in Sub-Saharan tropical Africa. *Journal*
466 *of Biogeography* **28**, 169-182.

467 Martin, P.S. & Harrell, B.E. (1957) The pleistocene history of temperate biotas in Mexico
468 and eastern United States. *Ecology* **38**, 468-480.

469 Moritz, C., Patton, J.L., Schneider, C.J. & Smith, T.B. (2000) Diversification of rain-forest
470 faunas: An integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and*
471 *Systematics* **31**, 533-563.

472 Morrone, J. (2004) *Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida*.
473 Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.

474 Navarro, A.G., García-Trejo, E.A., Peterson, A.T. & Rodríguez-Contreras, V. (2004) Aves.
475 *Biodiversidad de Oaxaca* (ed. by A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez & M. Briones-
476 Salas), pp. 391-421. Instituto de Biología UNAM-Fondo Oaxaqueño para la
477 Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.

478 Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N.,
479 Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Louks,
480 C.J., Allnut, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W.,
481 Hedao, P. & Kassem, H.R. (2001) Terrestrial ecoregions of the World: a new map
482 of life in Earth. *Bioscience* **1**, 933-938.

483 Parker, T.A. III, Schulenberg, T.S., Graves, G.R. & Braun, M.J. (1985) The avifauna of the
484 Huancabamba region, northern Peru. *Ornithological Monographs* **36**, 169-197.

485 Patton, J.L. & Smith, M.F. (1992) MtDNA phylogeny of Andean mice: A test of
486 diversification across ecological gradients. *Evolution* **46**, 174-183.

487 Paynter, R.A. Jr. (1981) *Ornithological Gazetteer of Colombia*. Museum of Comparative
488 Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.

489 Paynter, R.A. Jr. (1982) *Ornithological Gazetteer of Venezuela*. Museum of Comparative
490 Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.

491 Paynter, R.A. Jr. (1992) *Ornithological Gazetteer of Bolivia*. 2nd Ed. Museum of
492 Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.

493 Paynter, R.A. Jr. (1993) *Ornithological Gazetteer of Ecuador*. 2nd Ed. Museum of
494 Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.

495 Paynter, R.A. Jr. (1995) *Ornithological Gazetteer of Argentina*. 2nd Ed. Museum of
496 Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.

497 Peterson, A.T., Escalante-Pliego, P. & Navarro-Sigüenza, A.G. (1992) Genetic variation
498 and differentiation in Mexican populations of Chestnut-capped Brush-finches
499 (*Atlapetes brunneinucha*) and Common Bush-tanagers (*Chlorospingus*
500 *ophthalmicus*). *Condor* **94**, 242-251.

- 501 Rahbek, C. (1995) The elevational gradient of species richness: A uniform pattern?
502 *Ecography* **18**, 200-205.
- 503 Rahbek, C. & Graves, G.R. (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species
504 richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **98**, 4534-4539.
- 505 Rice, N.H., Martínez-Meyer, E. & Peterson, A.T. (2003) Ecological niche differentiation in
506 the *Aphelocoma* jays: A phylogenetic perspective. *Biological Journal of the Linnean*
507 *Society* **80**, 369-383.
- 508 Roy, M.S. (1997) Recent diversification in African greenbuls (*Andropadus*: Pycnonotidae)
509 supports montane speciation model. *Proceedings of the Royal Society of London B*.
510 278, 1–8.
- 511 Roy, M.S., da Silva, J.M.C., Arctander, P., Garcia-Moreno, J. & Fjeldså, J. (1997) The role
512 of montane regions in the speciation of South American and African birds. *Avian*
513 *Molecular Evolution and Systematics* (ed. by D. Mindell), pp. 325–343. Academic
514 Press, San Diego.
- 515 Rzedowski, J. (1988) *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F.
- 516 Salas, S., Schibli, L. & Torres, B.E. (2001) La importancia ecológica y biológica.
517 *Chimalapas la última oportunidad* (ed. By WWF & SEMARNAP), pp. 27-47.
518 SEMARNAP, México.
- 519 Sánchez-González, L.A., Morrone, J.J. & Navarro-Sigüenza, A.G. in press. Distributional
520 patterns of the Neotropical montane forest avifaunas. *Biological Journal of the*
521 *Linnean Society*.
- 522 Sclater, P.L. (1858) On the general geographic distribution of the members of the class
523 Aves. *Journal of the Linnean Society in Zoology* **2**, 130-145.

524 Servant, M., Maley, J., Turcq, B., Absy, M.L., Brenac, P., Fournier, M. & Ledru, M.P.
525 (1993) Tropical forest changes during the Late Quaternary in African and South
526 American lowlands. *Global Planetary Change* **7**, 25-40.

527 Stadtmüller, T. (1987) *Cloud forests in the humid tropics. A bibliographic review*. United
528 Nations University & CATIE, Turrialba, Costa Rica.

529 Stattersfield, A.J., Crosby, M.J., Long, A.J. & Wege, D.C. (1998) *Endemic bird Areas of*
530 *the World*. Priorities for Biodiversity Conservation. BirdLife Conservation Series
531 No. 7. BirdLife International.

532 Stephens, L. & Traylor, M.A. (1983) *Ornithological Gazetteer of Peru*. Museum of
533 Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.

534 Stephens, L. & Traylor, M.A. (1985) *Ornithological Gazetteer of the Guianas*. Museum of
535 Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.

536 Stotz, D.W., Fitzpatrick, J.W., Parker III, T.A. & Moscovits, D.K. (1996) *Neotropical*
537 *birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

538 Terborgh, J. (1971) Distribution on environmental gradients: Theory and preliminary
539 interpretation of distributional patterns in the avifauna of Cordillera Vilcabamba,
540 Peru. *Ecology* **52**, 23-40.

541 Terborgh, J. & Weske, J.S. (1975) The role of competition in the distribution of Andean
542 birds. *Ecology* **56**, 562-576.

543 Van der Hammen, T. & Hooghiemstra, H. (2001) Historia y paleoecología de los bosques
544 montanos andinos neotropicales. *Bosques nublados del Neotrópico* (ed. by M.
545 Kappelle & A. D. Brown), pp.63-85. INBio, Santo Domingo de Heredia.

546 Vuilleumier, F. (1969) Pleistocene speciation in birds living in the high Andes. *Nature* **223**,
547 1179-1180.

- 548 Vuilleumier, F. (1986) Origins of the Tropical avifaunas of the high Andes. *High altitude*
549 *tropical biogeography* (ed. by F. Vuilleumier & M. Monasterio), pp. 586-622. New
550 York-Oxford.
- 551 Wake, D. B. (1987) Adaptive radiation of salamanders in Middle American cloud forests.
552 *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**, 242-264.
- 553 Watson, D.M. & Peterson, A.T. (1999) Determinants of diversity in a naturally fragmented
554 landscape: humid montane forest avifaunas of Mesoamerica. *Ecography* **22**: 582-
555 589.
- 556 Wege, D.C. & Long, A.J. (1995) *Key areas for threatened birds in the Neotropics*. BirdLife
557 Conservation Series No. 5. Birdlife International.
- 558 Wijninga, V.M. (1995) A first approximation of montane forest development during the
559 late Tertiary in Colombia. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane*
560 *forest* (ed. by S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.M. Luteyn), pp. 23-34. The
561 New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- 562 Willig, M.R. & Sandlin, E.A. (1991) Gradients of aspects density and species turnover in
563 New World bats; a comparison of quadrats and band methodologies. *Latin American*
564 *mammalogy* (ed. by M.A. Mares & D.J. Schmidly), p. 81-96. History, biodiversity
565 and conservation. University of Oklahoma Press, Norman.

566 **Figure Legends.**

567

568 **Fig. 1.** Study area. Shade shows proximate locations for humid montane forests in the
569 Neotropics. Numbers on the left represent delimited transects.

570 **Fig. 2.** Percentage of restriction in the HMF avifaunas in the latitudinal gradient.

571 **Fig. 3.** Frequencies of RI values by ecoregion in Mesoamerica.

572 **Fig. 4.** Frequencies of RI values by ecoregion in South America.

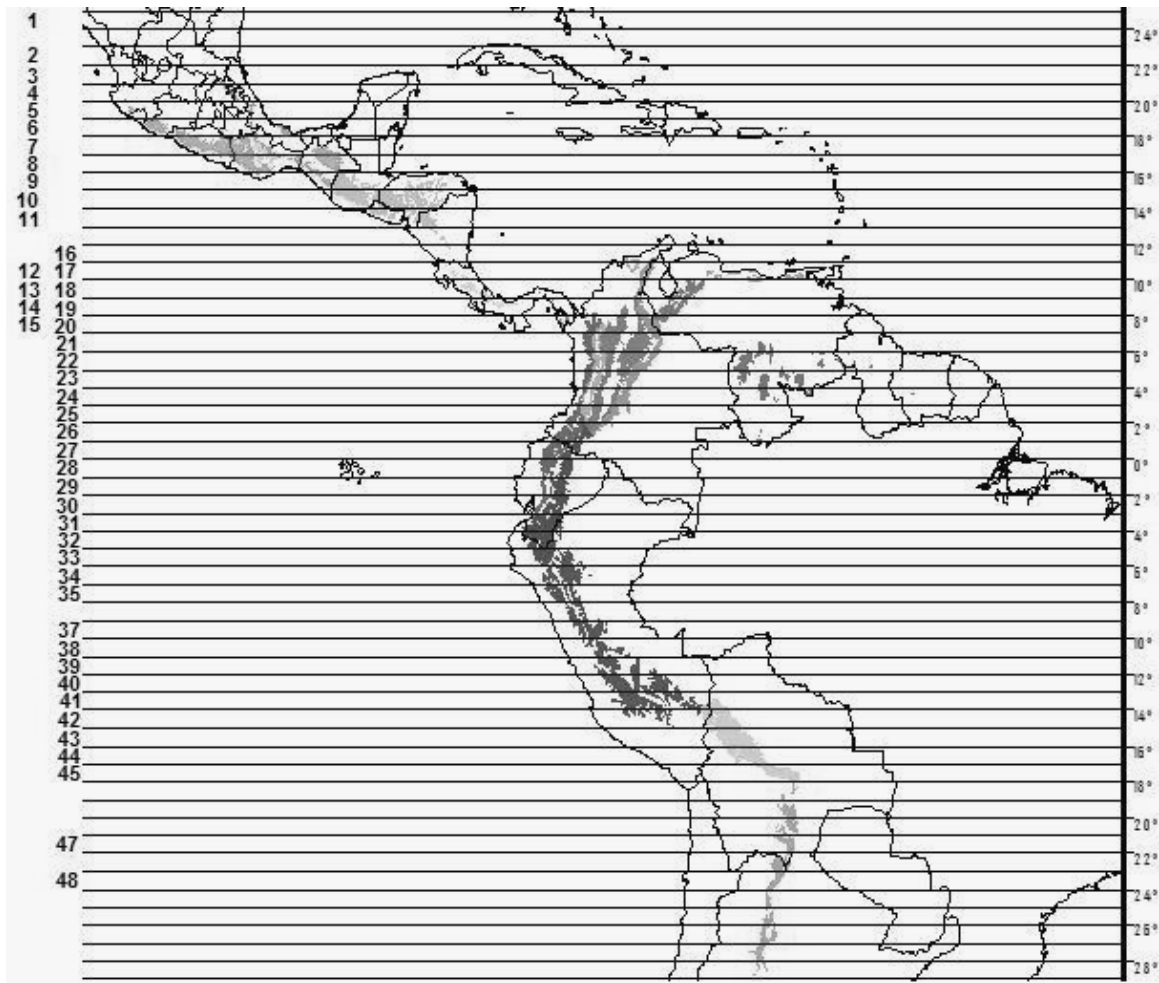
573 **Fig. 5.** Average proportions of each HRI value for each major region (Mesoamerica vs.
574 South America).

575 **Fig. 6.** Percentage of species shared by the HMF with the adjacent habitats in
576 Mesoamerica.

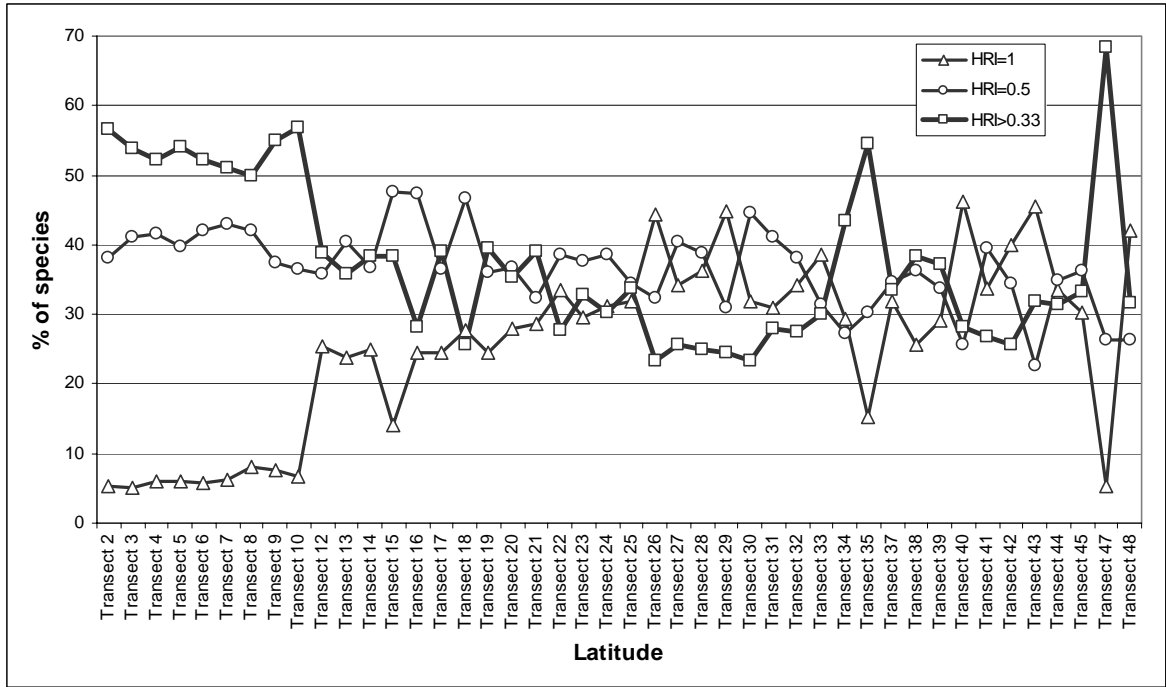
577 **Fig. 7.** Percentage of species shared by the HMF with the adjacent habitats along the
578 latitudinal gradient in Mesoamerica and Central America. Vertical dashed line
579 depicts the Nicaragua Depression.

580 **Fig. 8.** Percentage of species shared by the HMF with the adjacent habitats in
581 Mesoamerica.

582 **Fig. 9.** Percentage of species shared by the HMF with the adjacent habitats along the
583 latitudinal gradient in South America.

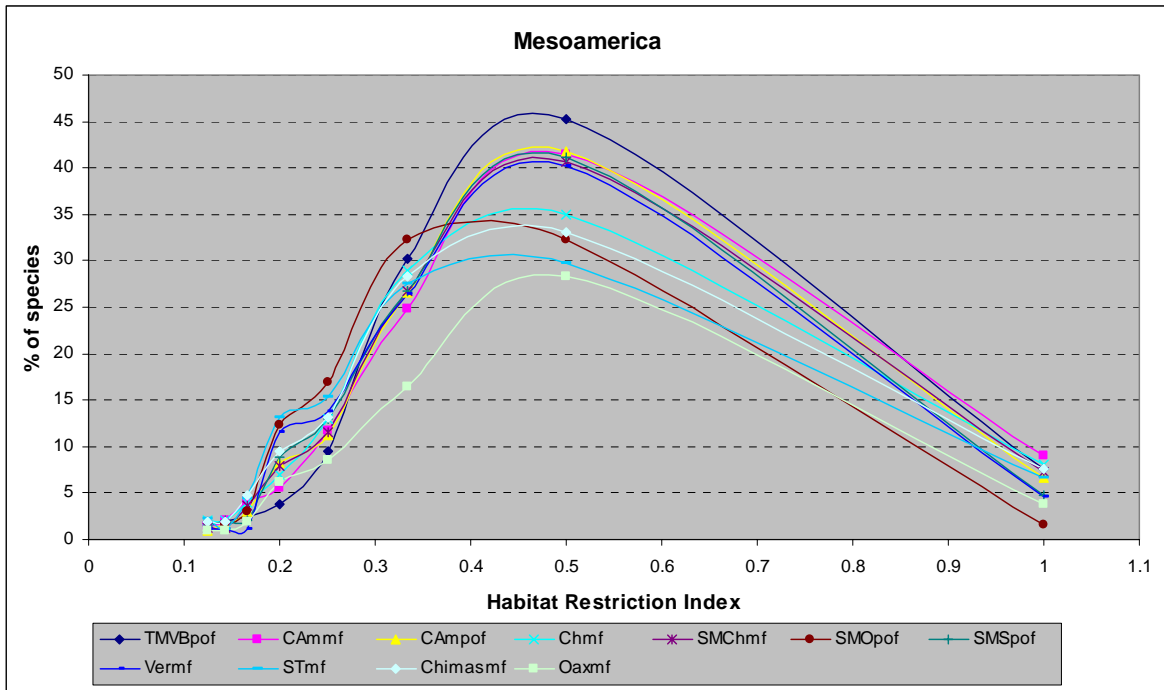


584 Figure 1.



585 Figure 2.

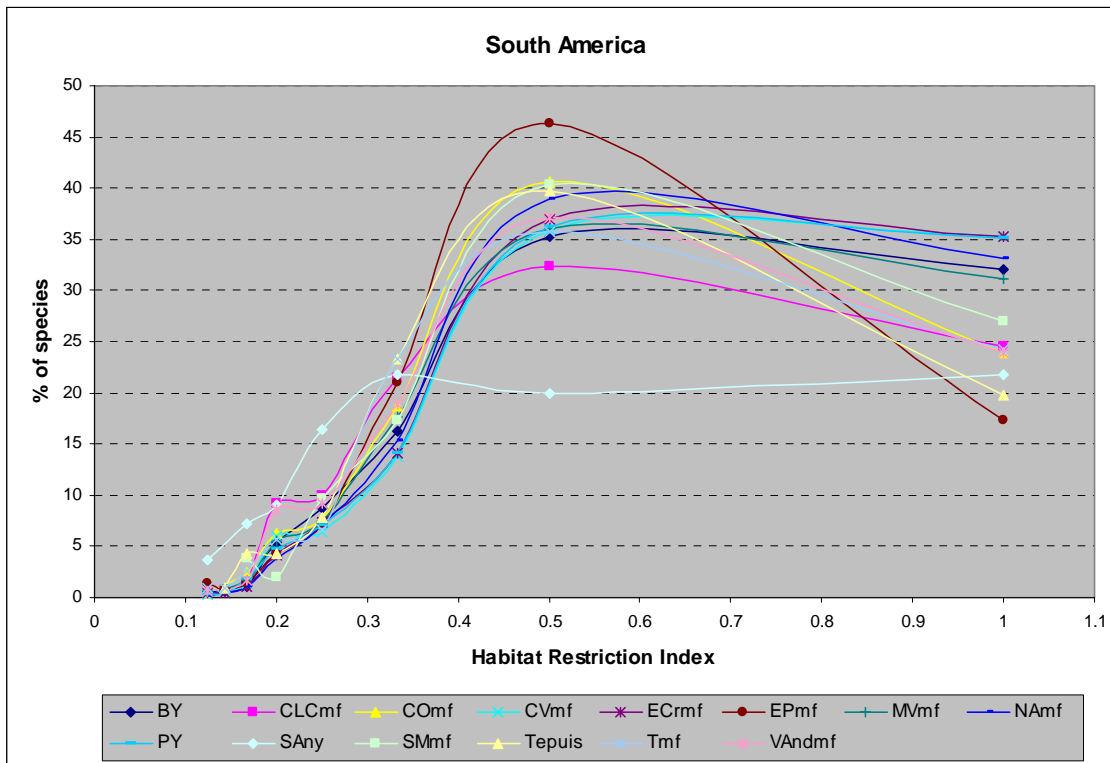
586



587
588

Figure 3.

589
590

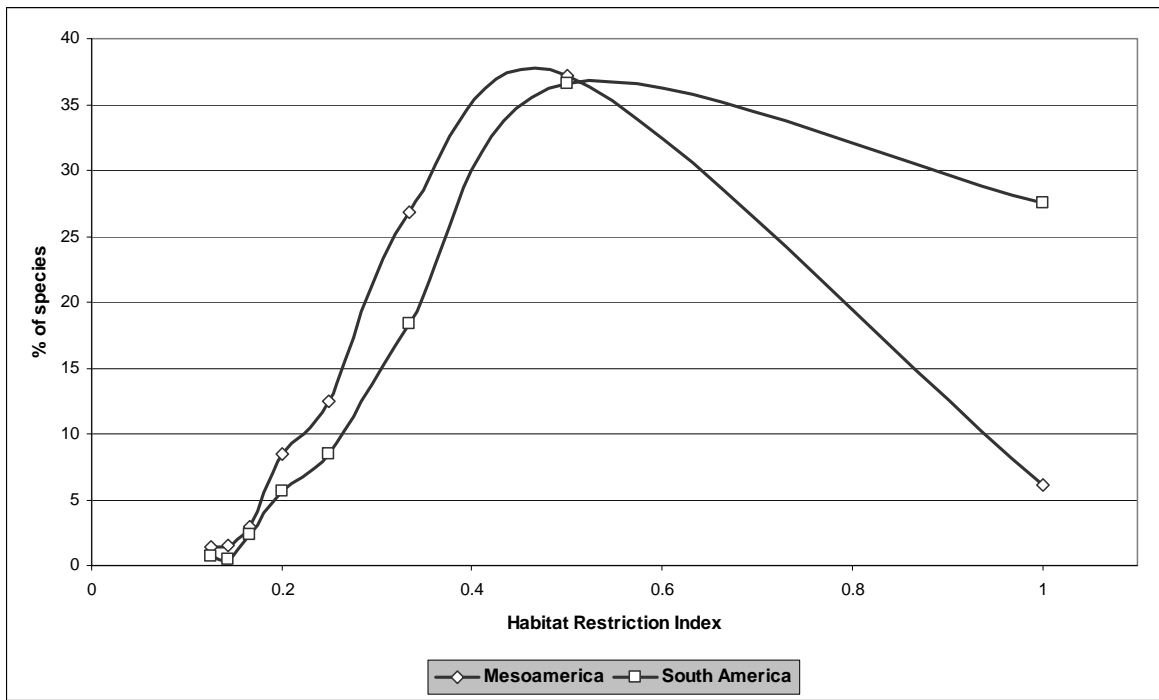


591
592
593

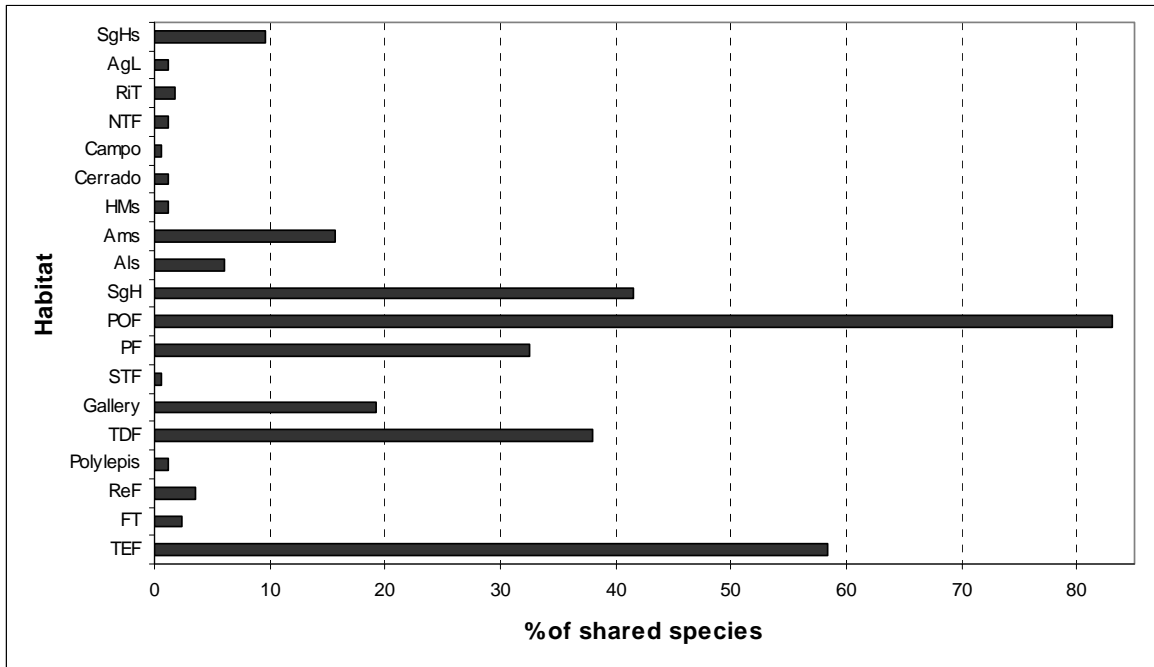
Figure 4.

594
595
596

Figure 5.



597 Figure 6.
598



599

600
601
602
603
604
605
606
607
608
609
610
611
612
613
614
615
616
617
618
619
620
621
622
623
624

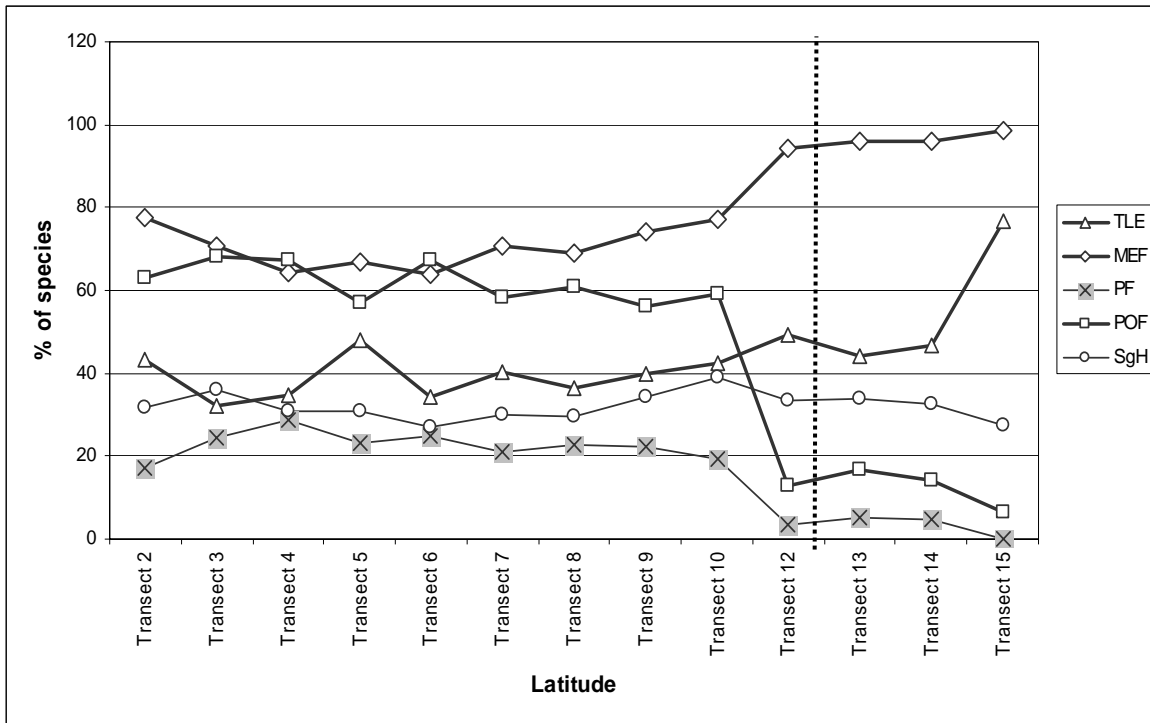
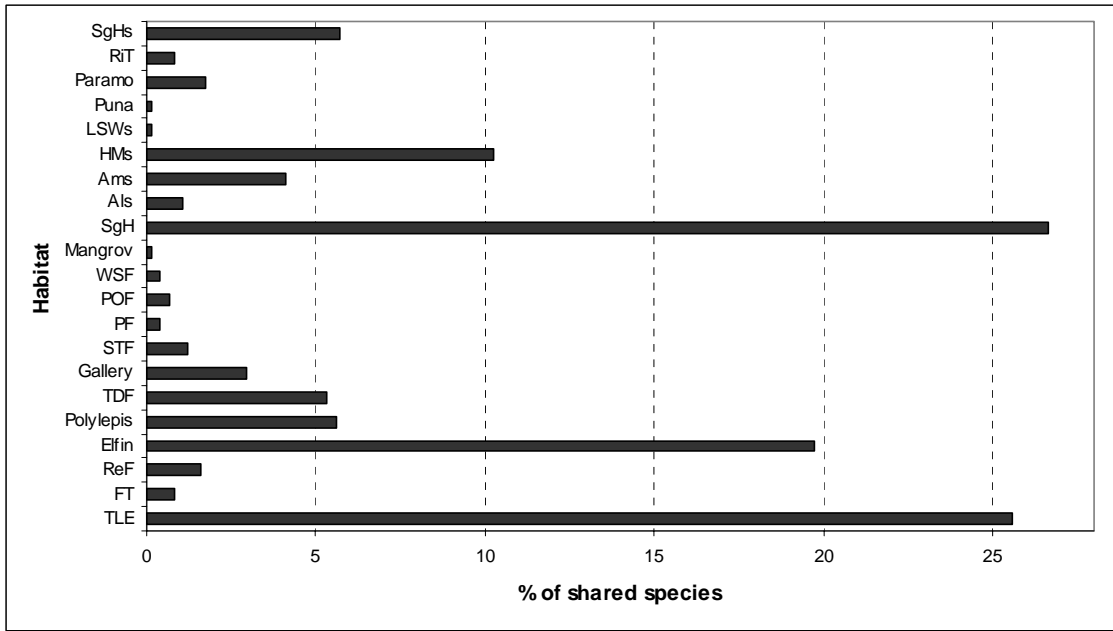


Figure 7.

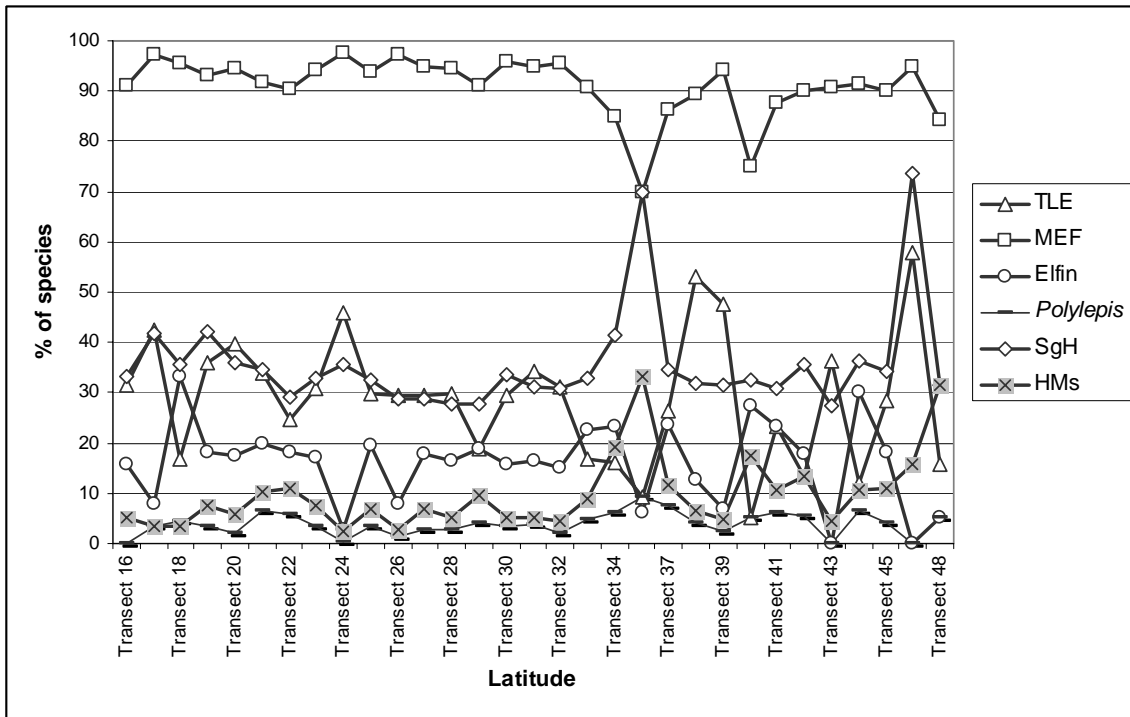
625
626



627 Figure 8.
628

629
630
631

Figure 9.



632

CAPÍTULO IV

The significance of the humid montane forests for the Neotropical migratory birds: A review

L. A. SÁNCHEZ-GONZÁLEZ

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM.
Apdo. Postal 70-399, México D.F., 04520, México

Correspondence: L. A. Sánchez-González, Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera",
Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM. Apdo. Postal 70-399, México
D.F., 04520, México. Fax: +0155 56224832. Email: lasg@ciencias.unam.mx

INTRODUCTION

Containing up to 3000 bird species, the Neotropic environments have been recognized as the most important in avian diversity in the world (Stotz *et al.* 1996). This spectacular diversity is increased each year by a high number of migrant species that become integral part of the tropical bird communities (Keast & Morton 1980).

About 420 species in the Neotropics are migrants (Stotz *et al.* 1996). While staying outside their breeding ranges, migratory species tend to occupy virtually every habitat; although some habitats are preferred over others (Rappole *et al.* 1993, Stotz *et al.* 1996, Nakazawa *et al.* 2004). The importance of migratory species for tropical avian assemblages tend to present differences associated with the geography and the habitats and landscapes; for example, whereas northern migrants reach up to 51% of a bird community in a gallery forests in western Mexico, they only constitute a minimal 4% of the avian assemblages in the montane humid forests of Colombia (Rappole *et al.* 1993).

To reach their wintering grounds in the tropical regions of the continent, the New World migratory species follow different routes (Keast & Morton 1980, Chesser 1998). A very high number of migrants take a north to south route, the most frequent movement; although a small number of species follow the opposite (Keast & Morton 1980, Stotz *et al.* 1996, Chesser 1998, Jahn *et al.* 2004). However, a great percentage spends their non-breeding season in temperate or coastal areas.

Other migratory movements involve intra-tropical migrations, represented by a very few species such as Yellow-green Vireo (*Vireo flavoviridis*) and the Piratic Flycatcher (*Legatus leucophaius*) that are associated to fruit availability, thus influencing movements matching fruiting seasons in different geographic regions (Morton 1977). On the other hand, altitudinal migrations as a different migratory movement are poorly understood (including the full set of involved species; Stotz *et al.* 1996), however are probably enhanced by local ecoclimatic regimes. The known proportion of altitudinal migrants in birds inhabiting the Caribbean slope of Costa Rica, reaches up to 20% of the total richness within avian communities (Stiles 1988), which suggests that this kind of

movement is very frequent and probably related to geographic location and to the habitat seasonal conditions.

Migration is thus a very complex phenomenon, as migratory movements can involve seasonal movements for the entire species' populations (e.g. most *Dendroica* species from eastern North America), or only some populations in a given species, usually those populations located in the extremes of the distribution area (e. g. northernmost *Myioborus pictus* and *M. miniatus*), which turns some species to be partially migrants (Howell & Webb 1995, Stotz *et al.* 1996).

Although common in every Neotropical habitat, it has been suggested that the humid montane forests in the Neotropics are not a primary habitat for migratory species (Terborgh 1989, Rappole *et al.* 1993, Stotz *et al.* 1996). However some studies have demonstrated that adjacent and higher pine forests and pine-oak forests in Mexico and northern Central America are a key habitat for a many migrant species (Kelly & Hutto 2004).

In this paper, I present a general overview about 1) habitat preferences for neotropical migratory species recorded in the humid montane forests, 2) analyses in their taxonomic composition, 3) description of their migratory system, 4) their taxonomic representation through a latitudinal gradient, and 5) their geographic affinities regarding their breeding range.

METHODS

The study area was obtained by selecting the montane forests ecoregions from a global ecoregions map (Olson *et al.* 2001). Included in these selected ecoregions are the humid montane forests and in some cases, pine-oak forests, as is the case for Mexico and northern Central America. This was decided on the basis that previous studies have highlighted the fact that no sharp differences are found where humid montane forests and humid pine-oak forests are in contact (Hernández-Baños *et al.* 1995). Thus, the study area covered a wide geographic scale from Mexico to northwestern Argentina (Fig. 1). Montane humid forests in Brazil were not included, due to the scarcity of data available.

Two categories of migrant species are present within study area (Fig. 1): the nearctic migrants, which are found in the temperate forests of North America (Alaska to United States), and the austral migrants, which inhabit southern South America (mainly in the temperate forests of southern Chile and Argentina). Within these categories are included species that present partial migratory movements; those species were denominated nearctic partial and austral partial migrants respectively. A relatively little number of species may be located in both categories, such as *Cathartes aura*, which northern populations migrate both from southern Canada and northern USA to central Mexico and northern South America (Howell & Webb 1995, Stotz *et al.* 1996), and also from southern Patagonia to central South America (see Appendix, Stotz *et al.* 1996, Chesser 1998). In those cases, all categories of migration were included in the analysis, as proposed by Stotz *et al.* (1996).

The species categories of migration described above might be determined by particular ecological and geographical conditions within the breeding ranges (Kelly & Hutto 2005). Therefore, the migrant avifauna recorded in the humid montane forests is assembled by species presenting distinct migratory systems. The composition of this seasonal avifauna was determined by the assignation of each migrant species in the Appendix following the migratory systems by Kelly & Hutto (2005). However, this was accomplished only for northern migrants, as those species are by far much studied than their austral counterparts, for which no migratory systems scheme are well developed (Jahn *et al.* 2004).

Latitudinal patterns for migratory species were analyzed by dividing the study area in 48 transects of one degree each (Fig. 1). A list of migratory species was obtained for each transect, as well as the different habitats that each species occupies according to Stotz *et al.* (1996). This procedure allowed the distinction of habitat preferences for migrant birds.

RESULTS

Among the seasonal avifauna recorded in the humid montane forests, a total of 69 species are constituted by migratory species (65 nearctic and 4 austral), whereas other 54 species are

partial migrants (32 nearctic and 22 austral, Fig. 2). The taxonomic composition of this avifauna is constituted by a total of 123 species in 9 orders (Table 1). The best represented families are Parulidae and Tyrannidae, with 26 and 20 species respectively, which are also the dominant families for nearctic migrants in the case of Parulidae, and among the austral migrants, for Tyrannidae (10 species, Chesser 1998).

Regarding the geographic affinities for the migrants (*vide* Kelly & Hutto 2005), most species among the nearctic migrants are widely distributed, followed by the species in the northwestern region, whereas the partial migrants are distributed mainly in the southwestern region. Boreal and southeastern species are less represented, as their wintering grounds are mainly located in the West Indies and in the tropical lowlands from southeastern Mexico to northern South America (Fig. 3). Nearctic partial migrants belong to species breeding mainly in the southwestern region (i. e. northwestern Mexico and extreme southwestern United States), which is also the northernmost breeding area for many species in this category wintering in more southern regions (*e. g.* *Myioborus pictus*, *Basileuterus rufifrons*, *Peucedramus taeniatus*, among others).

Austral migrants showed a very different picture. Whereas for nearctic migrants the vast majority of species are fully migratory, austral migrants are only partially migratory. A fully migratory behavior is presumed only for three species: *Catamenia analis*, *Turdus nigriceps*, and *Elaenia albiceps* (Stotz *et al.* 1996), however, it should be mentioned that patterns of austral migration are far more less understood than for their northern counterparts (Chesser 1998, Jahn *et al.* 2004), and at least in the case of *Catamenia analis*, a widely distributed species, some populations may (or are) year-round resident (Fjeldså & Krabbe 1990). Partial austral migrants are thus a mixing of species showing different breeding areas: southernmost Andean, widely distributed and/or central South American (Fig. 4).

The latitudinal analysis (Fig. 5) showed that nearctic migrants are mainly concentrated in the northern part of the study area (transects 1-15, Mexico to eastern Panama), although, some species reach Andean South America (transects 16-48). In this latter region, a decreasing north to south trend along is noteworthy. Austral migrants are confined to South America (transects 16-48),

and are primarily concentrated from central Colombia to northern Peru (transects 23-33), with a second center of importance located in the montane forests of Bolivia.

Migrant avifauna showed differences regarding habitat preferences (Stotz *et al.* 1996). For nearctic migrants (both including fully and partial migrants), forested habitats are key in their wintering grounds, especially pine-oak, pine, and elfin forests; whereas for austral migrants (including partials), cloud forests, deciduous and temperate austral forests are significantly preferred. Both, nearctic and austral migrants, winter also in non forested habitats such as arid scrub, which is particularly important for partial nearctic migrants, whereas humid and semihumid montane scrub is very important for partial austral migrants (Fig. 6).

DISCUSSION

The difference between total numbers for migratory species between North and South America could be explained by diverse ecological, historical and geographical causes. Both subcontinents present an inverted “triangle” shape (Fig. 1): ample in the northern part, narrowing to the south. The southern third part of South America, which also present particular environmental conditions influenced by the near polar latitudes, has a relatively poor biodiversity, particularly regarding to species showing seasonal movements (Chesser 1994, Jahn *et al.* 2004). Seasonal species in the area move north in winter, reaching temperate habitats in central South America, with a 15% reaching Amazonia (Stotz *et al.* 1996), and only a handful reaching the mountains in the northern Andes (Fig. 5).

As suggested, nearctic migrants decrease from north to south (Fig. 6, Stotz *et al.* 1996). Although southern Mexico and Central America are characterized by a very high biodiversity (Wilson 1988), this is increased when different species that breed in northern areas migrate to spend the winter season in the region (Howell & Webb 1995).

The nearctic migratory species assemblage in the humid montane forests showed a high variation when their breeding regions are considered, as it is separated in two clearly geographical groups: a western group and an eastern group (Hutto 1985). These groups are also observed in the

wintering areas: species breeding in western North America winter mainly in western Mexico, whereas those breeders from eastern North America winter in eastern Mexico, Central America, the West Indies, and northern South America (Hutto 1985). This explains the observed pattern in figure 3, with the highest number of migrants belonging to widely distributed species and western species (northwest and southwest), with a little number belonging to boreal and eastern species.

In general, partial migrants belong to widely distributed species (e. g. *Patagioenas flavirostra*, *Otus flammeolus*, *Loxia curvirostra*), or to species whose breeding distribution presents environmental conditions that enhance migratory behaviors in their northern or southern boundaries (e. g. *Carduelis psaltria*, *Lampornis clemenciae*, *Trogon elegans*, *Cathartes aura*). As these populations track “better” environmental conditions, the number of migratory species increases in different areas. Austral migrants migrate over shorter distances regarding their nearctic counterparts (Stotz *et al.* 1996), which suggests that austral migrants belong to widely distributed species in the temperate forests of South America (Fjeldså y Krabbe 1990), for which only some populations (those with the southernmost distribution) head north in winter, in many cases to occupy an ecological niche already occupied by their resident counterpart, as in the case of *Elaenia albiceps*- *Elaenia pallatangae* (Chesser 1994).

Although humid montane habitats seem to be not very important in a global context for nearctic migratory species, higher altitude forests like pine-oak and pine forests are key habitats for most migrants found throughout the winter in Mexico and northern Central America (Fig. 6), whereas austral migrants prefer temperate regions, as well as the pampas region in central South America (Stotz *et al.* 1996).

Different works have highlighted the ecological tolerance in the migratory species during the winter (Terborgh 1989, Rappole *et al.* 1993, Stotz *et al.* 1996). As nearctic and austral migrants nest under specific environmental conditions, these species tolerate a wide range of environmental conditions in winter (Stotz *et al.* 1996), where they may occupy even secondary growths (Fig. 6), which places them as less vulnerable species regarding resident species. However, recent studies in the austral migrant *Myiarchus swainsonii* (Joseph & Stockwell 2000), have suggested that this species tracks conditions of temperature that are consistent throughout the year, which could

explain the wide range of habitats that this species occupies, thus suggesting that the ecological tolerance for some species could be overrated.

This “tracking” of better conditions has been also suggested as a fundamental step in the evolution of migratory systems for migratory species (Nakazawa *et al.* 2004), and could also explain the high number of nearctic migrants found in the pine-oak and pine forests in the northern Neotropics, where exist very similar biotic and climatic conditions to those in the breeding grounds (Martin & Harrell 1957, Téllez-Valdéz *et al.* 2004). Those species have collectively named “niche followers” (Nakazawa *et al.* 2004). However, among nearctic migratory species, a little number breed in areas where the ecological conditions are very different to those prevailing in their wintering grounds (the “niche shifters” of Nakazawa *et al.* 2004), which suggest that invasion of boreal forests from south should involve the evolution of the adaptation to changeable ecological conditions (Nakazawa *et al.* 2004), therefore postulating a tropical origin for species showing this condition.

Regarding conservation issues, the humid montane forests in the Neotropics show a relatively minor significance for migratory species than temperate forests (Stotz *et al.* 1996), however, as the boundaries between humid montane and temperate forests in Mexico and northern Central America are poorly defined (Hernández-Baños *et al.* 1995), the real significance of the humid montane forests for migratory species could not effectively assessed, until more field studies support these observations with more data. There is only one species, *Dendroica chrysoparia*, which depend mainly of humid oak forests in southeastern Mexico, Guatemala, Honduras, and northern Nicaragua (BirdLife International 2000).

REFERENCES

- BirdLife International 2000. Threatened birds of the World. Barcelona y Cambridge, UK: Lynx Edicions y BirdLife International.
- Chesser, R. T. 1994. Migration in South America: an overview of the austral system. Bird Conservation International 4: 91-107

- Chesser, R. T. 1998. Further perspectives on the breeding distribution of migratory birds: South American austral migrant flycatchers. *Journal of Animal Ecology* 67: 69-77.
- Fjeldså, J. y N. Krabbe. 1990. *Birds of the high Andes*. Apollo books, Svendborg.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. *A field guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press, Oxford, U. K.
- Hutto, R. L. 1985. Habitat selection by non-breeding, migratory landbirds. Pp. 455-476. En: M. L. Cody (ed.). *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York.
- Jahn, A. E., D. J. Levey y K. G. Smith. 2004. Reflections across hemispheres: a system-wide approach to new world bird migration. *Auk* 121: 1005-1013.
- Keast, A. y E. S. Morton. 1980. *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behaviour, distribution and conservation*. Washington, D. C., Smithsonian Institution Press.
- Kelly, J. F. y R. L. Hutto. 2005. An east-west comparison of migration in North American Wood warblers. *Condor* 107: 197-211.
- Martin, P. S. y b. E. Harrell. 1957. The pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology* 38: 468-480.
- Morton, E. S. 1977. Intratropical migration in the Yellow-green vireo and Piratic flycatcher. *Auk* 94: 97-106.
- Nakazawa, Y., A. T. Peterson, E. Martínez-Meyer y A. G. Navarro-Sigüenza. 2004. Seasonal niches of Nearctic-Neotropical migratory birds: implications for the evolution of migration. *Auk* 121: 610-618.
- Stiles, F. G. 1988. Altitudinal movements of birds on the Caribbean slope of Costa Rica: implications for conservation. *Mem. Calif. Acad. Sci.* no. 12: 243-258.
- Stotz, D. W., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moscovits. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Téllez-Valdéz, O., P. Dávila-Aranda y R. Lira-Saade. 2004. The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an important species of the cloud forest in eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 00: 1-13.

Terborgh, J. W. 1989. Where have all the birds gone? Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Wilson, E. O. 1988. Biodiversity. National Academy Press, Washington, D. C.

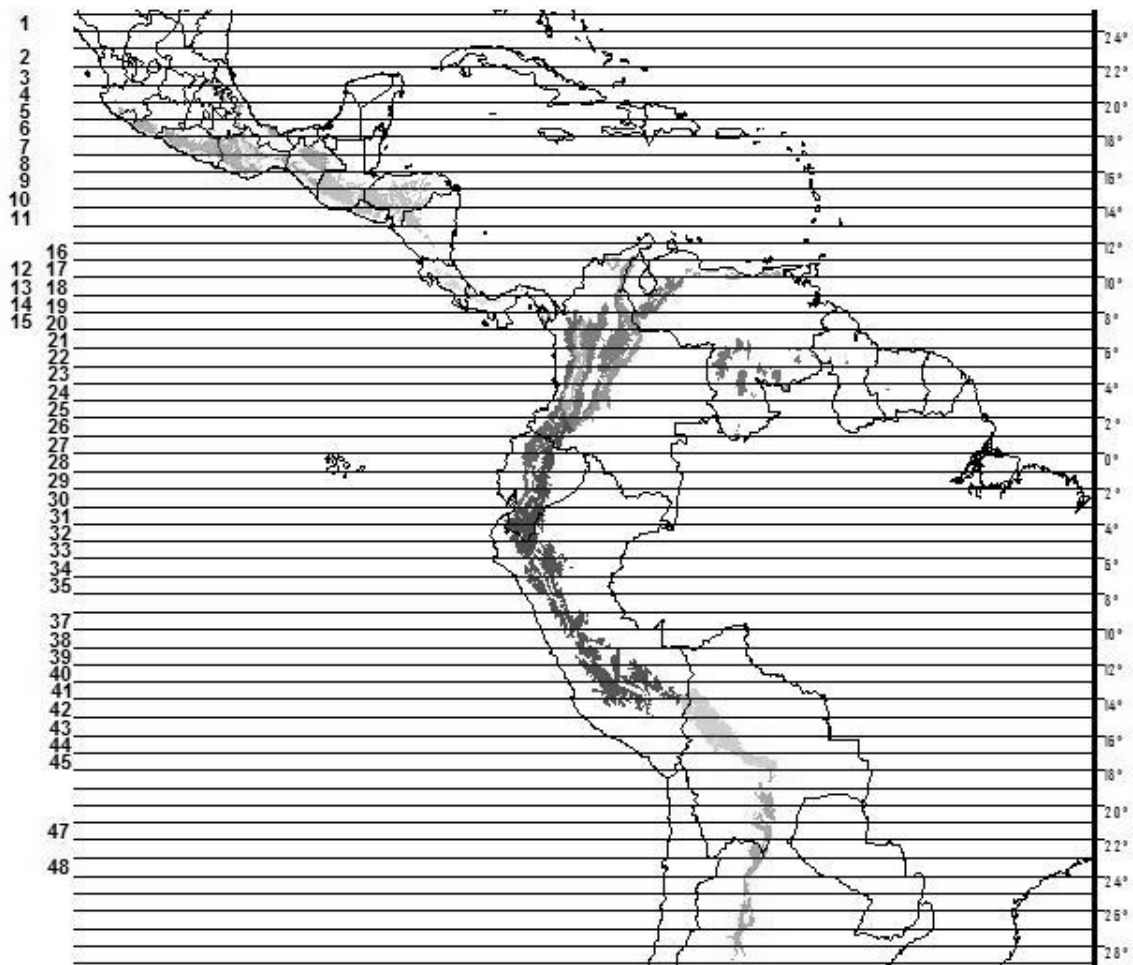


Figure 1. Study area.

	Nearctic Migrants	Austral Migrants
Orders	9	5
Families	24	11
Species	99	27
Family Best represented	Parulidae (26, 26%)	Tyrannidae (10, 37%)

Table 1.

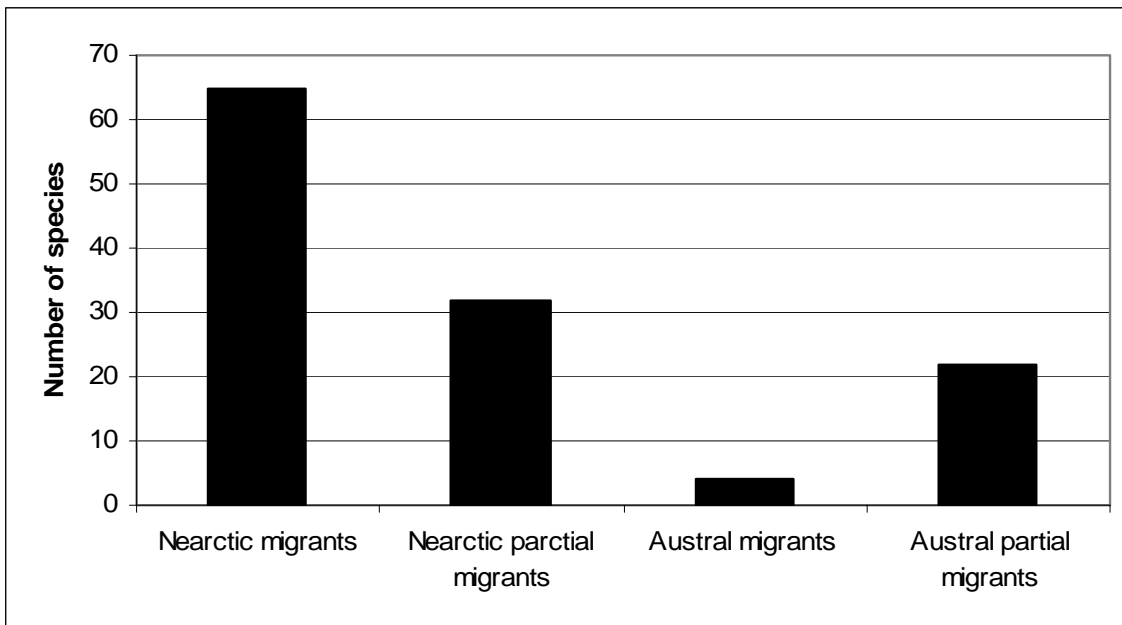


Figure 2.

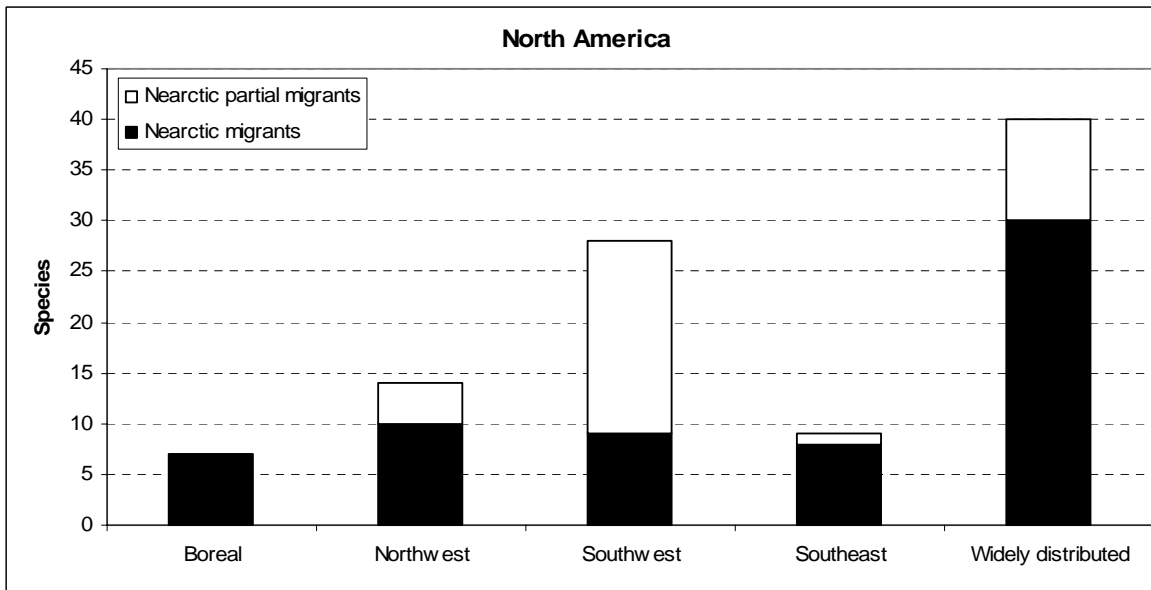


Figure 3.

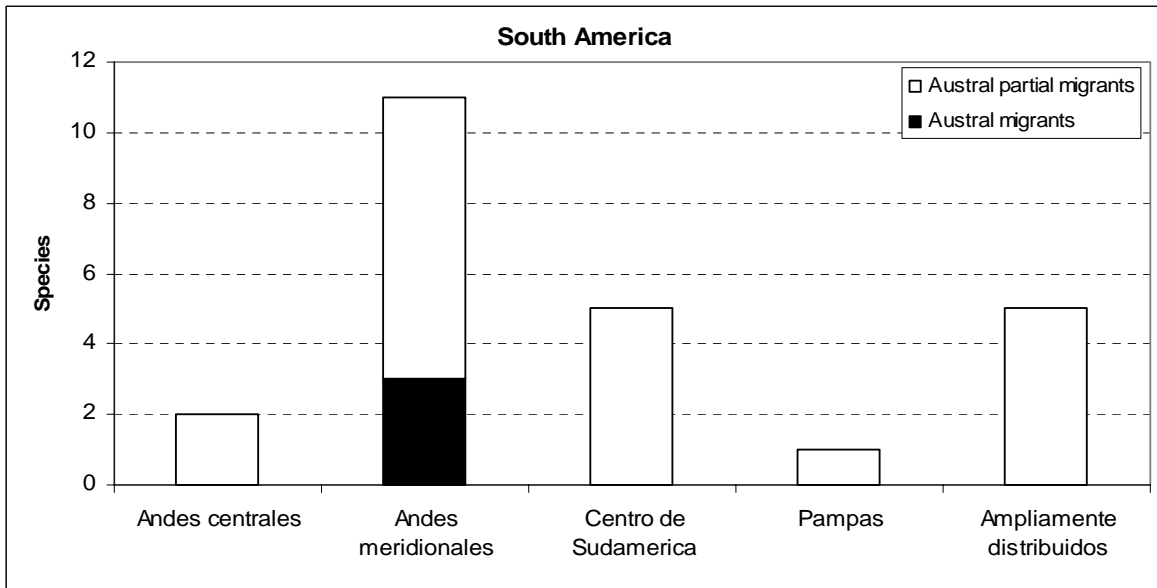


Figure 4.

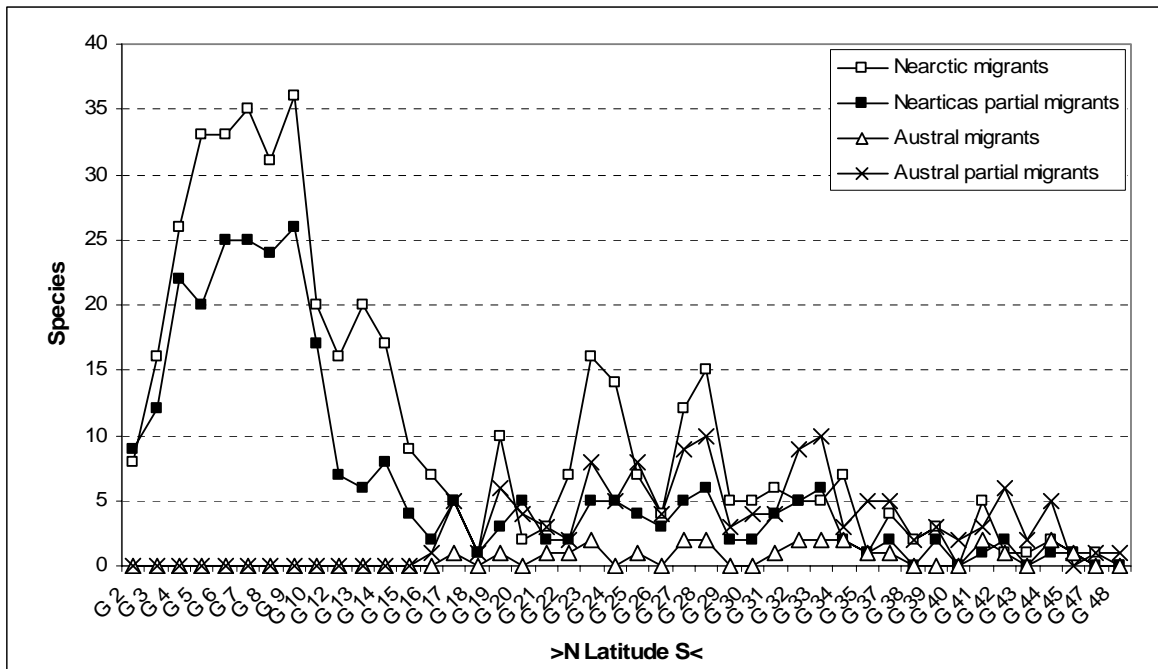


Figure 5.

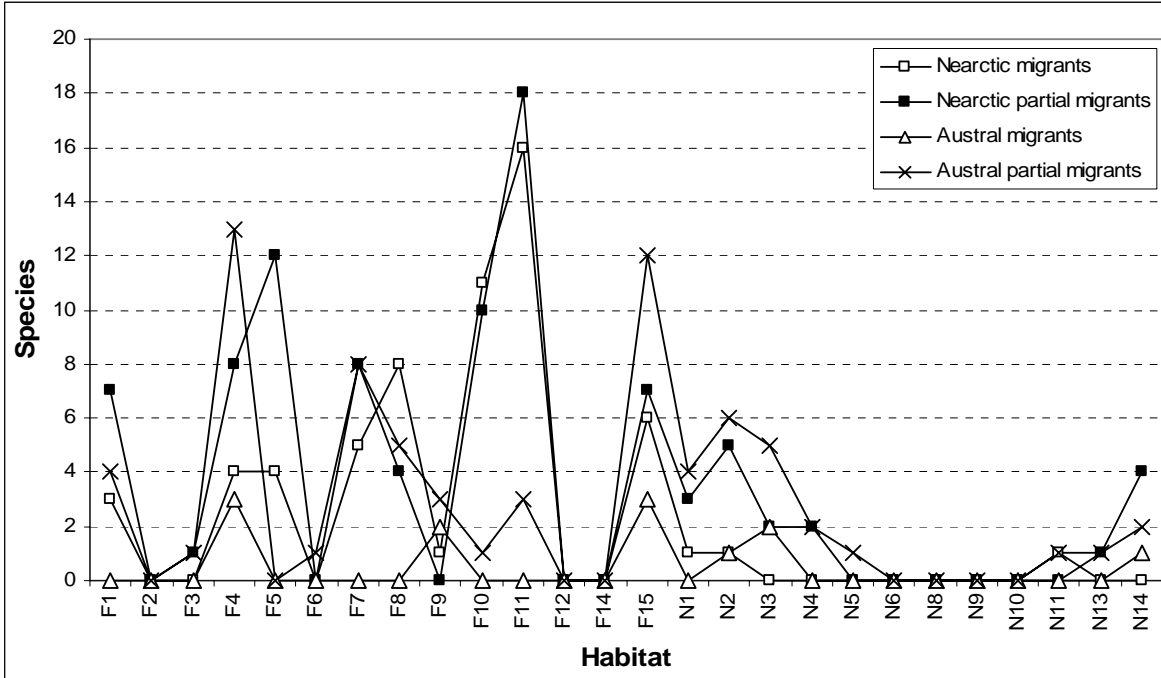


Figure 6.

RUNNING HEAD: NEOTROPICAL HUMID MONTANE FOREST AVIFAUNAS

DISTRIBUTIONAL PATTERNS OF THE NEOTROPICAL HUMID MONTANE FOREST AVIFAUNAS

Luis A. Sánchez-González¹, Juan J. Morrone, and Adolfo G. Navarro-Sigüenza

Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, 04510 Mexico D. F., Mexico

¹Corresponding author: *lasg@ciencias.unam.mx*

Sánchez-González, L. A. *et al.* En prensa. Biological Journal of the Linnean Society.

ABSTRACT

Study of biogeographic patterns of the Neotropical humid montane forest avifauna has been prevented due to the lack of phylogenetic hypotheses for most taxa, and to the paucity of detailed studies about the geographical distribution for most of the species. Distributional patterns of this avifauna were explored integrating predictive distributional models and Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). Distributional maps were generated using the Genetic Algorithms for Rule Set Prediction (GARP) for 442 species; this information was transformed into a data matrix for analysis with PAE. Hierarchical information corresponding to the genus level was incorporated to help resolve the relationships between areas. A strict consensus cladogram showed a clear separation between the Mesoamerican and South American avifaunas. Within the Mesoamerican clade, three geographically structured groups were obtained, whereas the South American clade showed a polytomy of three groups, two of them, the South Andean Yungas and the Tepuis, located outside the main clade. The third group is a well resolved clade including areas from eastern Panama and northern Venezuela to central Bolivia. Area relationships suggest a mixed history of dispersal and vicariant events, being the latter the most important for explaining the biogeographic patterns found herein.

Keywords

Avifauna-GARP-humid montane forest-Neotropics-predictive models-parsimony analysis of endemicity.

INTRODUCTION

Characterized by a high number of species and high levels of endemism (Brown & Kappelle, 2001), Neotropical humid montane forests have been a major focus of scientific interest for different workers, who have studied historical, ecological, and geographical aspects in many plant (Toledo, 1982; Luna *et al.*, 1988; Luna, Almeida & Llorente, 1989; Luna, Ocegueda & Alcántara, 1994) and animal taxa (Andrle, 1967; Hernández-Baños *et al.*, 1995; Carleton, Sánchez & Urbano, 2002). These forests occur from eastern and southern Mexico south to northwestern Argentina, in patches of different sizes along mountain slopes from 600 to 3000 m, where they receive a great amount of humidity from rain, clouds, and fog (Rzedowski, 1986; Brown & Kappelle, 2001). These conditions enhance the development of an exuberant vegetation, with tree-ferns, broad-leaved trees, and a great diversity of epiphytes (Webster, 1995; Brown & Kappelle, 2001). In northern Mesoamerica this forest presents a patchy and restricted distribution, whereas in Costa Rica, Panama, and South America it constitutes an almost continuous belt of nearly 3000 km long (Terborgh, 1971).

Nearly 1700 bird species are known to inhabit the Neotropical humid montane forests (Stotz *et al.*, 1996), some of them being highly restricted to specific environments, such as cloud, *Polylepis*, or elfin forests. Several species are comprised of highly isolated populations, often well differentiated, and with very limited or completely interrupted genetic flow (Peterson, Escalante-Pliego & Navarro-Sigüenza, 1992; García-Moreno *et al.*, 2004). This avifauna is composed by a mixture of habitat-restricted endemics, lowland taxa, and species that are more common at higher or lower elevations. This biotic mixture makes the humid montane forests a habitat with a high species richness, and one of the most diverse habitats in the Neotropics (Fjeldså & Krabbe, 1990; Escalante, Navarro & Peterson, 1993; Brown & Kappelle, 1995; Hernández-Baños *et al.*, 1995). In spite of this high species richness, the levels of endemism and differentiation, and the relevance for conservation, few thorough analyses of the biogeographic patterns for the whole area exist for this avifauna (but see Fjeldså, Lambin & Mertens, 1999; Rahbek, 2005; Fjeldså & Rahbek, 2006). Most publications have dealt with taxonomic aspects of taxa restricted or associated to this habitat (e. g. Peterson *et al.*, 1992), or with analyses that describe

distributional patterns of avifaunas within one of the isolated patches (e. g. Terborgh, 1971; Navarro, 1992, 1996; Patterson *et al.*, 1998; Poulsen & Krabbe, 1998). Peterson *et al.* (1993) produced the first analysis of the distribution patterns of humid montane forest biotas as a whole in Mexico, whereas Hernández-Baños *et al.* (1995) analysed the biodiversity patterns of the avifauna of this forest in Mesoamerica; however, these studies only cover a small fraction of the distribution of the habitat, and lack the perspective that allows exploring diverse historical and ecological explanations of the conformation and structure of this avifauna.

Vicariance biogeography searches for congruent patterns among different taxa in similar areas (Morrone, 2005a). In one of its approaches, cladistic biogeography, the general methodology requires areas of endemism and phylogenetic hypotheses for each of the taxa analysed, which after the obtention of area cladograms may show common distributional patterns, usually explained in terms of vicariance (Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1981; Morrone & Crisci, 1995; Espinosa *et al.*, 2002; Zunino & Zullini, 2003; Morrone, 2005a). Congruence among different area cladograms shows that taxa have been affected by common factors promoting evolution and distributional patterns; however, the knowledge of the historical relationships among the areas of endemism is often incomplete due to the absence of phylogenetic hypotheses for most taxa (Rosen, 1988; Rojas-Soto, Alcántara-Ayala & Navarro, 2003). An alternative approach of vicariance biogeography, Parsimony Analysis of Endemicity (PAE), allows assessing historical relationships in the absence of phylogenetic hypotheses (Rosen, 1988). Although it was originally developed for finding congruent distributional patterns, PAE has been increasingly used to understand biological similarities between areas and thus to establish relationships among biogeographical units, as its results consist of nested or hierarchical groups of biotas (Rosen, 1988; Craw, 1989; da Silva & Oren, 1996; Ron, 2000; Morrone & Márquez, 2001; Trejo-Torres & Ackerman, 2001; Morrone & Escalante, 2002; Rojas-Soto *et al.*, 2003; Hubert & Renno, 2006; Quijano-Abril, Callejas-Posada & Miranda-Esquivel, 2006). Although the potential of PAE for obtaining historical explanations under certain parameters has been challenged (Humphries, 1989; Humphries & Parenti, 1999; Brooks & van Veller, 2003; but see Nihei, 2006), PAE allows generating preliminary hypotheses about historical and/or ecological relationships, in which terminal dichotomies are

interpreted as areas sharing the most recent biotic history (Rosen, 1988; Morrone & Crisci, 1995).

Most analyses of area relationships have been based on data from collection localities and individual specimens, which potentially may obscure true biogeographical relationships due to the paucity of data, especially for montane taxa (Cracraft, 1985). An alternative to solve this problem are the predictive algorithms based on the fundamental ecological niche modelling of species, such as the Genetic Algorithm for Rule Set Prediction (GARP, Stockwell & Noble, 1992; Stockwell, 1999). As collected specimens have data associated to known points of occurrence, one can predict the area of distribution by correlating localities and ecological conditions at those points, thus obtaining a model of the species' geographic distribution (Peterson, Ball & Coohon, 2002). The generated model, which may represent an accurate map of the species' distribution, has the advantage of filling gaps in poorly known and unsurveyed areas, thus improving the biogeographical hypotheses and explanations, which should be based on complete distributions.

A comprehensive analysis of the biogeographic relationships of the avifauna of the Neotropical humid montane forests has been prevented by both the lack of accurate distributional maps (an exception being Fjeldså & Krabbe, 1990) and phylogenetic hypotheses. We postulate herein an historical hypothesis about the relationships among the avifaunas of the Neotropical humid montane forests, integrating maps of potential distributions generated with GARP and PAE. Understanding historical relationships is fundamental for understanding the evolution of this avifauna, one of the most diversified in the world (Fjeldså & Krabbe, 1990; Fjeldså, 2001). The resulting hypothesis may be used as a framework for comparison with independent sets of evidence, such as area cladograms obtained through cladistic biogeographic and/or intraspecific phylogeographic studies (Rosen, 1988; Morrone & Escalante, 2002). Finally, this hypothesis may also be used to help establish conservation priorities in one of the most threatened environments in the world (Brown & Kappelle, 1995; Fjeldså, 2001).

METHODS

Definitions and data gathering

Given the difficulties to define the humid montane forest, as its limits with other plant communities can be rather confuse (Harrell, 1959; Hernández-Baños *et al.*, 1995; Brown & Kappelle, 2001), herein we follow a broad definition that includes all those montane forest types that exist in the presence of a high humidity input from fog and clouds (Wake, 1987; Hernández-Baños *et al.*, 1995).

A first check-list of the bird species of humid montane forests areas was compiled based on Stotz *et al.*'s (1996) databases, which offer information about the habitat for each species in order of preference. In a second selection, all the species inhabiting these forests marginally or seasonally were eliminated, as were all the migrants, aquatic species, or species not inhabiting chiefly in humid montane forests (up to the fifth position in the referred databases), because its inclusion in the analyses may obscure real biogeographic patterns, as their distributional patterns are modelled probably by other factors (Zink & Hackett, 1986; de Klerk *et al.*, 2002; Rojas Soto *et al.*, 2003; Porzecanski & Cracraft, 2005). The final list consisted of 506 species. We did not include the humid montane forests of eastern Brazil, due to the scarcity of ornithological information available to us.

Taxonomy follows the American Ornithologists' Union (AOU, 1998) for the birds of Mexico and Central America, and the South American Checklist Committee (Remsen, 2004) for the birds of South America. Information about collecting localities for each species in the final list was obtained from ornithological monographs and field guides (Hilty & Brown, 1986; Ridgely & Gwynne, 1989; Stiles & Skutch, 1989; Howell & Webb, 1995), scientific collections online (e. g., Field Museum of Natural History [FMNH] <http://fm1.fmnh.org/collections/search.cgi>; Peabody Museum of Natural History, Yale University [YPM] <http://george.peabody.yale.edu/orn/>; Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley <http://elib.cs.berkeley.edu/cgi-bin/getmvzform?class=Aves&query=all>), and from the "Atlas de las Aves de México" (Navarro *et al.*, 2003), which contains information about collecting localities for Mexican birds housed in more that 70 museums and data sources from all over the world (see Acknowledgements). The collecting localities were georeferenced with the help of specialized gazetteers for South America (Paynter, 1982, 1992, 1993, 1995, 1997; Stephens & Traylor, 1983, 1985), as well as online gazetteers (<http://www.calle.com/world/> and <http://testbed.alexandria.ucsb.edu/gazclient/index.jsp>).

Ecological Niche Modelling

Although birds are probably the best studied group among vertebrates (Mayr, 1946; Peterson, 1998), accurate knowledge of their distributional areas is far from complete (Cracraft, 1985; Rojas-Soto *et al.*, 2003), particularly for species inhabiting Neotropical humid montane forests (Fjeldså & Krabbe, 1990; Hernández-Baños *et al.*, 1995). Point data are always scarce and large portions of the distributional areas remain unsurveyed, producing large gaps and preventing more detailed analyses based on accurate distributions. An alternative for avoiding these drawbacks is to use maps of potential distribution based on ecological niche modelling (Nix, 1986; Stockwell & Noble, 1992; Stockwell, 1999; Stockwell & Peters, 1999; Peterson, 2001).

As GARP may be influenced by the point data available (Peterson & Cohoon, 1999), we selected only those species with more than 15 points of occurrence (Peterson, pers. comm.). Distributional maps for the 442 selected species (see Appendix in supplementary materials) were generated using the PC implemented version of the Genetic Algorithms for Rule Set Prediction (GARP), known as Desktop-GARP, which has the advantage of a much-improved flexibility to choose predictive environmental/ecological GIS data coverages (Scachetti-Pereira, 2001). GARP utilizes an artificial intelligence algorithm to generate groups of rules for building potential distribution maps for a given region (Stockwell & Noble, 1992; Stockwell, 1999). It uses known occurrence point localities for any species (collecting localities), as well as electronic geographical maps for different ecological dimensions (Peterson *et al.*, 2002). This produces the modelling of ecological niches by correlating the point localities with points chosen at random within the study region, through the development of decision rules resuming the factors associated to the presence of the species, thus maximizing predictivity (Stockwell & Peters, 1999; Wiley *et al.*, 2003). The prediction accuracy is evaluated using test data points as well as points chosen at random from all over the region. Then, the change in prediction from one iteration to another is used to test the rules that should be incorporated into the model (Wiley *et al.*, 2003).

A set of 19 ecological and geographic coverages from WorldClim (Hijmans *et al.*, 2004) was used for modelling the potential distribution maps for each species. As the

modelling does not consider historical factors and/or ecological interactions, each potential distribution map has a different degree of associated biases, in the form of omission or commission errors, which are produced by the extrapolation made by the algorithms to find those regions that “resemble” the abiotic conditions where points of occurrence are located (Peterson & Cohoon, 1999; Peterson *et al.*, 2002; Soberón & Peterson, 2005). The resulting potential distribution map represents the fundamental niche for each species, and this stage of the process has been often taken as an intermediate step towards the estimation of its geographical distribution, which should be based on the realized niche (Soberón & Peterson, 2005). As GARP produces some models that are much better than others, 100 replicate models were generated for each species, and according to the procedure described by Anderson, Lew & Peterson (2003), the 10 best subsets were selected. An important portion of overprediction was eliminated by summing these 10 best subsets, obtaining a single potential map (Rice, Martínez-Meyer & Peterson, 2003). As this potential map represents an estimate of the fundamental niche, the remaining overprediction was then reduced by its intersection with ecoregions (Olson *et al.*, 2001) where the species has been recorded, under the assumption that this process leads to find a representation of the region with the right set of biotic and abiotic factors accessible for the species, thus representing the realized niche (Soberón & Peterson, 2005). For several species, however, this final map may still have some degree of associated overprediction, as many montane taxa present disjunct distributions even in well surveyed areas with suitable habitats, representing true absences (Fjeldså & Krabbe, 1990; Parker, 1991). In these cases, the overprediction in the final map was eliminated by comparing the modelling against published distributional information (p. e. Fjeldså & Krabbe, 1990; Howell & Webb, 1995) and with the help of compiled point data. Therefore, we finally generated a “best hypothesis” map for the distribution of each species, which was used in further analyses.

Parsimony Analysis of Endemicity (PAE)

PAE has been challenged as a valid historical method, because it does not incorporate phylogenetic information, (Humphries, 1989; Humphries & Parenti, 1999; Brooks & van Veller, 2003); however, as Nihei (2006) has argued, these challenges have arisen mostly

from confusion between the dynamic and static interpretations of PAE, by both users and critics of the method. As originally proposed, PAE can be used both statically and dynamically (Rosen, 1988). In its dynamic interpretation, PAE compares distributions under a historical perspective when analysing distributional changes through space and time, whereas in their static interpretation, PAE excludes this temporal component, analysing a single geological horizon (Nihei, 2006). As paleontological information is scarce for the great majority of the groups, it has been suggested that using phylogenetic information through different taxonomic levels, which may represent a lineage segment constrained in time and space (Nihei, 2006), could be an alternative (Cracraft, 1991; Myers, 1991). Thus, in order to add phylogenetic information to the analysis, several authors have added information corresponding to natural supraspecific taxa (e. g. the genus and its species), increasing the historical signal for finding relationships between study areas (Cracraft, 1991; Morrone & Crisci, 1995). In this paper, hierarchical information corresponding to the genera was incorporated to the data matrix. This can resolve the relationships between areas when the information at the specific level fails, by incorporating information concerning the most recent ancestor in a given genus (Cracraft, 1991; Porzecanski & Cracraft, 2005). The results of a PAE may be tested by a cladistic biogeographic analysis comparing with available phylogenies of taxa inhabiting the areas (Rosen, 1988; Morrone & Crisci, 1995; Morrone, 2005a).

To perform PAE, the study area was divided in $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ grid cells (Fig. 1). For each grid cell, species were coded as “1” if present or “0” if absent (based on their potential distributional map). A file coded with only “0” representing a hypothetical area was added to the data matrix to root the cladograms (Rosen, 1988; Morrone, 1994). Cladistic information was incorporated to the data matrix, with distributions limited to inclusive taxonomic hierarchical levels, in this case that corresponding to genera. This information was also coded binarily as described above. The data matrix was analysed with a heuristic search through NONA (Goloboff, 1994), by random addition and tree-bisection and reconnection (TBR+TBR) branch swapping and 1000 replicates, with software WinClada ver.0.9.99 (Nixon, 1999). Nodal support was assessed by performing a bootstrap analysis with 1000 replicates, 10 random additions and TBR branch swapping. A strict consensus cladogram was obtained (Fig. 1).

RESULTS

As for other habitats, the species richness and endemism in the Neotropical montane humid forests increase in relation to latitude. In Mesoamerica, this increasing number of species is notable in a north to south transect (Hernández-Baños *et al.* 1995), whereas the opposite occurs in South America, thus producing particular large number of species towards the Equator (Rahbek & Graves 2001).

PAE yielded 10,000 equally parsimonious cladograms, with 4921 steps, a consistency index of 0.12, and a retention index of 0.88. From these most parsimonious cladograms, a highly resolved strict consensus cladogram was obtained (length of 5085, consistency index of 0.12, and retention index of 0.88). Although it shows a basal polytomy due to the absence of true synapomorphies, there are well defined clades which give strong support to the structure in the cladogram (Figs. 2 & 3, Table 1). All the grid cells analysed were grouped into different clades, showing a well-structured geographical correspondence (Fig. 2). In the cladogram, the avifauna of the Neotropical montane humid forest is divided in four main clades. One contains the Mesoamerican grid cells, other the South American ones, and two clades (Southern Andean Yungas and Tepuis) appear as a basal polytomy separated from the rest of the cladogram, although they clearly belong to the South American group (Fig. 2 & 3). Reasons for this placement are discussed below, but the composition and diversity in these areas are an important factor, as well as the wide geographic isolation in the case of the Tepuis.

The PAE pattern of relationships is understood in a nested subgroups framework (Rosen, 1988), where some of the resulting areas lack supporting taxa as synapomorphies. However, we consider those groupings as potential areas of endemism (and therefore are described), pending further research, in particular on the species limits for some of the various taxonomic complexes along the distribution of the humid montane forests. These studies will help in delimiting proposed areas by unravelling the taxonomical uncertainties. In fact, some studies have suggested a strong relationship of some montane forest patches with genetical and morphological breaks, suggesting that speciation patterns may have been underestimated (Arctander & Fjeldså, 1994; Krabbe & Schulenberg, 1997; García-Moreno *et al.*, 2004; Sánchez-González *et al.*, 2007).

Within the Mesoamerican clade (Fig. 4), a polytomy groups the grid cells in four geographically structured groups. The upper part of this polytomy shows that the Sierra Madre Oriental is subdivided, with the highlands of northeastern Mexico appearing as another area of endemism, although not supported by unique species. The grid cells of the Trans-Mexican Volcanic Belt are placed as a polytomy at the higher part of the clade (Fig. 2), whereas in its lower part it is possible to recognize two areas: the first one includes the areas located in the Sierra Madre del Sur, an isolated mountain range in southern Mexico. Although there are no unique species supporting this clade, the Sierra Madre del Sur has been recognized as an area of endemism (Hernández-Baños *et al.*, 1995; Peterson & Navarro, 1999; García-Trejo & Navarro, 2004; Morrone, 2005b, 2006). The second group is composed by the forests from eastern (southern half of the Sierra Madre Oriental) and southern Mexico (highlands of Chiapas) south to central Nicaragua (northern Mesoamerica).

South America is comprised of three clades. The first comprises the South Andean Yungas, from central Bolivia to north-western Argentina (Figs. 2 & 3). The main reason for its separation may be the different biotic affinities of the avifauna, which show relationships with south-eastern Brazil or in some cases the Chacoan subregion in birds, as in other taxa like frogs and butterflies (Sick, 1985). The second South American group is constituted by the Tepuis region in north-eastern Brazil, Venezuela and the Guyanas, which are separated by lowlands from all other highlands in the region. This group is characterized by many endemic taxa, as the endemic genus *Roraimia* (Fig. 5, Table 1). Long periods of isolation may be the main cause for the diversification and divergence of the Tepuis avifauna compared to Andean relatives (Mayr & Phelps, 1967). The third South American group constitutes a well resolved clade that includes the grid cells mainly located along the Andes. The first group in the South American clade includes the Central Andean Wet Puna (*sensu* Olson *et al.*, 2001; Fig. 6), which is separated by the Huancabamba Depression in the north, and by the Huallaga river valley in a north to south axis. Another well resolved clade, although without supportive taxa, is composed by the Serranías del Pirre, Tacarcuna, Majé and Sapo, in eastern Panama and north-western Colombia (Fig. 5). The forests in this area are separated either from those in central Panama by the Isthmus of Panama and by the Atrato basin in north-western Colombia. The Sierra de Santa Marta, in

Colombia, appears as polyphyletic, as it is split in one clade comprising the western part separated from the eastern part, which appears in a clade with the Sierra de Perijá (Fig. 2); however, the western part appears as a well resolved clade, to which the eastern part should be united (Fig. 2). Again, this clade lacks supporting taxa, although the area harbours many endemic species (Fjeldså & Krabbe, 1990).

The humid montane forests of the Cordillera de la Costa, in Venezuela, appear in two separated clades, as proposed by Cracraft (1985). The first clade groups the Sierra de Turumiquire and the Paria Peninsula (Eastern Cordillera de la Costa, Fig. 5). A lowland area covered by desert scrub in northern Venezuela acts as a barrier separating this forest from those in the western portion of the Cordillera de la Costa. This area also appears as a paraphyletic clade, but it lacks taxa acting as synapomorphies; however, the area holds some endemic taxa like *Grallaricula loricata* (Scallop-breasted Antpitta), *Phylloscartes venezuelanus* (Venezuelan Bristle-tyrant), and *Tangara rufigenis* (Rufous-cheeked Tanager).

A well resolved clade of grid cells corresponds to the Eastern Cordillera of Ecuador and extreme north-eastern Peru (eastern slope of the Ecuadorian Andes, Fig. 5). The northern Andes (from northern Venezuela to the Huancabamba Depression, in northern Peru) were subdivided in several areas of endemism according to the strict consensus cladogram. Sometimes considered as the northernmost part of the Andes, the cordillera de Mérida, in Venezuela, forms another well resolved clade (Fig. 5). A series of grid cells appears joined to the Sierra de Mérida; geographically, this unresolved (paraphyletic) group corresponds to the Sierra de Perijá and the easternmost portion of the Sierra de Santa Marta in Colombia. The inclusion in this group of two grid cells belonging to the eastern part of the Sierra de Santa Marta is an artifact, as these grid cells are almost completely embedded in the Sierra de Perijá.

An unresolved (paraphyletic) subclade includes grid cells that geographically correspond to the Eastern Colombian Andes (Fig. 2). The area also covers the eastern slope of the Central Cordillera, which suggests a relative recent division of the avifaunas due to the Magdalena river valley. The area supports a number of endemic species, like *Odontophorus strophium* (Gorgeted Wood-quail) and *Pyrrhura calliptera* (Flame-winged Parakeet), among others (Hilty & Brown, 1986; Fjeldså, 2001).

Another subclade is composed by grid cells from the western Andes and the western slope of the central Andes in Colombia and western Ecuador (Fig. 5). The ecological conditions of this area are very particular, as the Chocó lowlands are the wettest area in the Neotropics, and a very particular set of species have evolved or persisted as deep phylogenetic branches in the region (Chapman, 1917; Fjeldså & Krabbe, 1990; Hilty & Brown, 1986). The last subclade corresponds to the eastern (Amazonian) slope (Fig. 6), ranging from south-central Ecuador to central Bolivia, excluding the Western Andean slope (Peruvian Yungas), and includes the Huancabamba Depression, traditionally acknowledged as one of the most important vicariant events separating biotas in the Andes (Cracraft, 1985).

As part of the polytomy constituting the South American clade, the forests of Costa Rica to central Panama appeared as a well resolved clade (Fig. 4). Some clearly Mesoamerican grid cells, belonging to south-eastern Chiapas (Mexico) and south-eastern Guatemala, are included within this southern Central American clade, which could be an artifact that will be discussed below. The other area corresponds to the Sierra de los Tuxtlas, an isolated massif located in southern Veracruz, Mexico. As the Sierra Madre del Sur, these mountains are an often neglected focus of endemism, with several currently unrecognised endemic species (Navarro & Peterson, 2004).

DISCUSSION

There are different points of view about the Neotropical humid montane forests being considered a natural biogeographic unit, thus casting some doubts about the value of biological comparisons for the whole area (Rzedowski, 1986; Meave del Castillo *et al.*, 1992). Botanical data suggest that these forests, although composed by taxa from different generalized tracks, may constitute a single biogeographic unit, supported by congruent distributions among different plant genera (Luna-Vega *et al.*, 2001).

Both the Mesoamerican and South American clades are well resolved in our analyses, suggesting that the endemic avifaunas in these regions are well differentiated. This has been also noted by Chapman (1926), based on avian distributions, suggesting that the widespread distribution of habitat-dependant taxa is a clear evidence of the common

history of these regions. Several avian taxa present this congruent widespread distributions along the humid montane forests (e. g. the montane “endemics” of the genera *Chlorospingus* (Bush-tanagers), *Myioborus* (Redstarts), *Aulacorhynchus* (Toucanets), and *Buarremon* and *Atlapetes* (Brush-finches), Stotz *et al.*, 1996), each one of these having one or more species represented in each of the montane forest patches. Recent phylogenies obtained for some of these taxa show a deep geographic structuring of Mesoamerican and South American clades within this groups (García-Moreno *et al.*, 2004; Pérez-Emán, 2005; Puebla-Olivares *et al.*, in press), suggesting an ancient differentiation of these avifaunas. A similar pattern has been also observed in the plant genera *Begonia*, *Elaphoglossum*, *Epidendrum*, *Miconia*, and *Peperomia* (Luna-Vega *et al.*, 2001), and in some reptile genera like *Geophis* and *Rhadinaea*, among others (Cadle, 1985).

The divergence between the Mesoamerican and South American clades has been also reported in studies of other taxa. Gentry (1995) found that plants in the humid montane forests from Mexico to northern Nicaragua have more Nearctic affinities, whereas those in southern Central America present a closest relationship to Andean taxa. Results of our analysis show an identical pattern: avifaunas in southern Central America are included within the South American clade. Taxa belonging to Andean radiations, like *Scytalopus* tapaculos and *Grallaricula*, have their northernmost representatives in this region; as well as some other Andean taxa that have isolated populations (e. g. *Chlorospingus canigularis* and *C. flavigularis*) demonstrate this relationship.

Vicariant events and areas of endemism

Despite humid montane forests share a proportion of their avian taxa, they also conform very distinctive avian associations, often with high levels of endemism (Fjeldså & Krabbe, 1990; Escalante *et al.*, 1993). The distribution of the taxa from these associations may show relative sympatry at different levels. Congruent distributions shown by different taxa allow for the identification of areas of endemism, which are basic study units in biogeography (Platnick, 1991; Morrone, 1994). These areas of endemism are frequently delimited by vicariant events, which promote the formation of species within their limits, by interrupting genetic exchanges (Hausdorf, 2002).

The areas of endemism identified in our analysis correspond in some instances with conspicuous vicariant events detected previously (e. g., Vuilleumier, 1969; Parker *et al.*, 1985; Fjeldså & Mayer, 1996), that structure geographically the montane avifaunas. Specifically, for the humid montane forest avifauna (and the Neotropical avifauna as a whole), a main vicariant event is the Nicaragua Depression, that separates the Mesoamerican and South American avifaunas in two main clades. A major evolutionary impact of this region has been the evolution of sister species at both sides, sometimes with associated morphological changes (e.g., in the genera *Aulacorhynchus*, *Lampornis* hummingbirds, and *Chlorospingus*; Navarro *et al.*, 2001; García-Moreno *et al.*, 2004, 2005; Sánchez-González *et al.*, 2007), or in absence of any major noticeable morphological change, as in *Buarremon brunneinucha* (Navarro *et al.*, submitted).

Historical relationships within Mesoamerican areas are poorly understood and the biogeographic relationships of the involved areas, depending on the taxon used and the delimitation of areas, are still under scrutiny (e.g. Savage, 1982; Flores-Villela & Goyenechea, 2001; Morrone, 2005b). The Mesoamerican biota has been modelled by both vicariant and dispersal events within the region and among nearby areas, mainly associated with geological episodes of volcanism, appearance of cordilleras, and development of isthmuses (Zink, Blackwell-Rago & Ronquist, 2000; Flores-Villela & Goyenechea, 2001; García-Moreno *et al.*, 2005; Morrone, 2005b). Moreover, the former connection established between Mesoamerica and South America enhanced the dispersal of groups with clear South American affinities (García-Moreno *et al.*, 2004; Crawford & Smith, 2005; Morrone, 2005b).

Although the Mesoamerican biota is comprised of organisms with different biogeographical affinities (Morrone, 2005b and references therein), within the Mesoamerican clade, several vicariant events can be associated to major breaks of avifaunal continuity, thus conforming interesting areas of endemism. The extreme complexity of the biota is more dramatic in the Trans-Mexican Volcanic Belt, long recognized as a transition zone between the Nearctic and Neotropical realms (Halfpter, 1987; Morrone, 2005b). For the humid montane forest avifauna, the area seems quite unimportant, as few species inhabit its tiny forest patches (Challenger, 1998), however, its affinities are clearly Neotropical (e. g., *Dactylortyx* wood-partridges, *Grallaria antpittas*

and *Henicorhina* wood-wrens), as is the case of the Montane Mesoamerican biotic element (Halffter, 1987; Marshall & Liebherr, 2000; Morrone & Márquez, 2001; Morrone, 2005b). The dry lowlands of the Balsas Basin, in southern Mexico, separate the Trans-Mexican Volcanic Belt from the Sierra Madre del Sur. This latter area is characterized by a large number of endemic species and well-differentiated subspecies (e.g. *Cyanolyca mirabilis* White-throated Jay, Hernández-Baños *et al.*, 1995; Navarro, 1997), some of which may merit species rank (*contra* AOU, 1998). Montane humid forest taxa, like *Dactylortyx*, *Aphelocoma unicolor* (Unicolored Jay), *Chlorospingus* and *Aulacorhynchus*, are present with endemic subspecies, which may prove the important role of these forests in the speciation patterns for the birds in northern Mesoamerica (García-Moreno *et al.*, 2004; Sánchez-González *et al.*, 2007; Puebla-Olivares *et al.*, in press).

Closely related to the Sierra Madre del Sur, there is a large area of endemism, from the Sierra Madre Oriental to northern Nicaragua. The area includes the Isthmus of Tehuantepec, long recognized as a very important vicariant event that has modelled the diversity of the whole Mesoamerican biota (Prance, 1982; Peterson, Soberón & Sánchez-Cordero, 1999; Morrone & Márquez, 2001). For the avifaunas, its significance has been determined through the high number of vicariant species and species pairs in the mountains and lowlands at both sides (e. g., *Atthis heloisa* vs. *A. ellioti* hummingbirds, *Melanotis caerulescens* vs. *M. hypoleucus* mockingbirds, *Ergaticus ruber* vs. *E. versicolor* warblers), as well as for the high number of families reaching there their distributional limits (Escalante *et al.*, 1993). However, according to the cladogram, its role as a barrier is unclear. The region is part of a larger area of endemism, which includes the Sierra Madre Oriental in the north, to north-central Nicaragua in the south. A high number of species in this area is shared with the Sierra Madre del Sur, suggesting former connections among them (García-Moreno *et al.*, 2004, 2005). The Sierra Madre Oriental is further subdivided, with the northern third of the Moctezuma river canyon appearing as a different area of endemism. This division may be appropriate, as different groups show distinct levels of divergence in populations at both sides, suggesting that it may be a valid area of endemism (Luna, Morrone & Espinosa-Organista, 2004).

Diversification of the avifaunas in southern Central America, reflected in the high number of endemic species and genera (e. g. *Pselliophorus* finches, *Thryorchilus* wrens,

Zeledonia), suggests the long isolation of the region. Moreover, the existence of endemic species belonging to widespread genera suggests asynchronous colonisations followed by different isolation periods (Bermingham & Martin, 1998; Parra-Olea, García-París & Wake, 2004; García-Moreno *et al.*, 2006). The geographical situation of the area, between the North and South American landmasses, has favoured the mixture of biotic elements (Stehli & Webb, 1985). The area is the northernmost limit for taxa belonging to otherwise mainly Andean groups, like *Scytalopus*, *Buthraupis* Mountain-tanagers, and *Grallaricula*; whereas it represents the southernmost limit for northern groups (p. e. Ptilogonatidae).

The areas of endemism in South America have been the subject of diverse studies (Morrone 2006, and references therein). Cracraft (1985) delimited 10 montane areas of endemism based on raw distributions of species and subspecies of birds, nine of which were located in the Andes, and one in the Tepuis. Cracraft's areas of endemism for the eastern Cordillera de la Costa, the Sierras of Mérida, as well as the Southern Andean Yungas, were all recovered in our analysis (Fig. 2). However, some differences exist among both data sets, particularly with those areas located in the northern half of the Andes, all lumped in his "North Andean Centre". The areas of endemism in the northern Andean half (north of the Huancabamba Depression) are more strongly correlated with geographical barriers than their counterparts in Mesoamerica, which suggests the importance that geological factors have had in the isolation and evolution of the avifauna in the region (Chapman, 1917, 1926), promoting speciation in humid montane forest birds. Although separated by the Cauca and Magdalena river valleys, the avifaunas of the three Andean cordilleras in Colombia are included in one area of endemism, corresponding to "highland" Chocó (Western Cordillera) and in a paraphyletic area corresponding to the Eastern Cordillera of Colombia, the latter including the Sierra de la Macarena, sometimes related avifaunistically to the Tepuis (Mayr & Phelps, 1967; Kattan *et al.*, 2004).

The avifaunas of both slopes of the Central Cordillera in Colombia show a geographical correspondence to the nearest areas of endemism (Chapman, 1917; Kattan *et al.*, 2004), suggesting that the main factor promoting the division in both slopes had been the elevation. This may imply periods of biotic interchange from the extremes to the centre, probably associated to suitable conditions for the humid montane forests to spread to the lowlands and form a continuum to the nearest slopes (Hooghiemstra & Cleef, 1995; Van

der Hammen & Hoogfiemstra, 2001). South of the three Andean cordilleras in Colombia, from the Nudo de Pasto (southern Colombia and northern Ecuador), the Andes present only two ramifications converging in the Huancabamba Depression, in northern Peru (Duellman, 1999). Although of smaller geographic extension than the Colombian cordilleras, our analysis suggests four possible different areas of endemism. One is the Chocó, which has been repeatedly recognized as an important area of endemism expanding from extreme southeast of Panama to north-western Ecuador (Cracraft, 1985; Cracraft & Prum, 1988; Morrone, 2001, 2006). However, at least for the humid montane forest avifauna, south-eastern Panama belongs in a different clade, thus suggesting a possible area of endemism, with a number of endemic taxa in the area (e. g. *Chlorospingus inornatus*, *Odontophorus dileucos*, and *Myadestes coloratus*), as well as the endemic monotypic genus and species *Goethalsia bella*, the Pirre hummingbird (Robbins, Parker & Allen, 1985; Ridgely & Gwynne, 1989). Excluding south-eastern Panama, the area includes the Western Cordillera of Colombia and Ecuador, the northern Eastern Cordillera in Ecuador and the western slope of the Central Cordillera. The avifauna of the western Andean slopes is very distinctive, particularly in the lowlands (e. g. Dingle, 2006); however, several species, as well as the genus *Oreothraupis* (Tanager-finch), are endemic to their upper parts (Table 1).

Often included within a more extensive area comprising all of the Northern Andes (Cracraft, 1985; Morrone, 2001), the Eastern Cordillera of Ecuador and extreme northern Peru constitutes another potential area of endemism, with some recently described endemic species, like *Heliangelus regalis* (Royal Sunangel) and *Grallaria ridgely* (Fitzpatrick, 1979; Krabbe *et al.*, 1999) as well as other endemics like *Pyrrhura albipectus*. It has been identified as an important area of endemism for anurans (93 out of 102 recorded species are endemic, only two are shared with the Occidental Cordillera of Duellman, 1999) and mammals (Albuja & Luna, 1997).

Only three areas of endemism were detected for the Southern Andean region, all south of the Huancabamba Depression. The most extensive of these areas covers the eastern Andean slope, from south-central Ecuador in the north to central Bolivia in the south. This area of endemism includes the Huancabamba Depression, which has been considered to be the most important geographic barrier in the Andes (Vuilleumier, 1969); however, as some taxa inhabit both sides of the barriers, e. g. *Acropternis orthonyx* (Ocellated Tapaculo),

Henicorhina leucoptera, and *Hemitriccus cinnamomeipectus* (Cinnamom-breasted Tody-tyrant), its role as a barrier may have been overestimated (Parker *et al.*, 1985; Fjeldså, 1995; García-Moreno & Fjeldså, 2000).

The montane forests in the slopes of the Central Andean wet Puna constituted another potential area of endemism. Previous workers have cited the distinctiveness of these forests in the slopes along the Huallaga river, which due to the relatively dry ecological conditions in the area are clearly different from those in the eastern slope (Koepcke, 1961; Simpson, 1975; Brown & Kappelle, 2001) and thus probably allied either with the Peruvian coast or with areas ecologically similar in southern Ecuador and northern Chile (Pacheco, 2002). The avifauna is composed by species associated to higher habitats, like *Oreomanes fraseri* (Giant Conebill); a few endemics like *Aglaeactis castelnaudii* (White-tufted Sunbeam), *Atlapetes nationi*, and *A. rufigenis*; as well as some species with Patagonian affinities (Vuilleumier, 1984). This possible area of endemism, however, is still merged with the eastern slope and only recognized as a subcentre or district (Cracraft, 1985; Morrone, 2001).

The avifauna of the Southern Andean Yungas in central Bolivia and north-western Argentina, may have different affinities, as some species may be more closely related to the avifauna of south-eastern Brazil (Atlantic forest) and north-eastern Argentina (Sick, 1985). Other Andean forest species, like *Geotrygon frenata* (White-throated Quail-Dove) and *Uropsalis lyra* (Lyre-tailed Nightjar), have differentiated into local forms, corresponding to recent derivatives (Fjeldså & Mayer, 1996; García-Moreno & Fjeldså, 2000). Divergence of this area, which forms a paraphyletic group, from the rest of the South American humid montane forests has been frequently suggested (Nores, 1994, but see da Silva, 1994). Apparently, the mountain ranges in this region are eroded remnants of a former continuous surface with the mountains in south-eastern Brazil, that existed during the Tertiary (Fjeldså & Mayer, 1996).

Located in the Guianan Shield, the Tepuis area of endemism holds a very distinct avifauna, prompting its separation from the rest of the cladogram. This area has been effectively separated from other mountain ranges for long periods of time, enhancing the evolution of a very characteristic avifauna, including the endemic genus *Roraimia*

(Roraima Barbtail), as well as a number of species belonging to genera often widely distributed in the Andes (Mayr & Phelps, 1967).

Some of the apparently depauperated areas may in fact contain a high species number, although not restricted to the humid montane forest habitat, and therefore not considered in our analysis. The absence of species endemic to humid montane environments in such places accounts for occupation of available niches for species from contiguous habitats (Terborgh & Weske, 1975), which, in time, can differentiate from their ancestors. This could be the case of some isolated mountain ranges, like the Cerros del Sira, in southern Peru (Terborgh & Weske, 1975), or the Tepui region in northern South America, where up to 34 species have been assigned to altitudinal derivatives from lowland Amazonian taxa (Mayr & Phelps, 1967).

PAE and the historical reconstruction of biogeographical relationships

Several polytomies appear at the base of some of the clades of the strict consensus cladogram (Figs. 2 & 3). It has been suggested that ecological gradients or transition zones may be responsible of this pectinated pattern (Rosen, 1988). By using potential distribution maps, this arrangement may be due to two sources: the position of the grid cell and/or the number of species within it. In the first case, grid cells may contain only a reduced surface of the study area, and probably are positioned at the edge; as a consequence, the number of species may be lower than in those grid cells positioned completely within the study area. In the second case, grid cells may contain tiny patches of humid montane forest with very low species numbers, e. g. the Trans-Mexican Volcanic Belt.

Using phylogenetic information corresponding to the distribution of the genera produces clades with increased support (Porzecanski & Cracraft, 2005); however, in some cases, it produces clades with non-contiguous geographical areas (clade Costa Rica-western Panamá + Sierra de los Tuxtlas + Sierra Madre de Chiapas, Fig. 5). A possible reason for this arrangement is the use of phylogenetic information concerning a genus and its species, e. g., in *Empidonax* (flycatchers) and *Geotrygon*. Complete information about collecting localities was available herein only for *E. flavescens*, distributed from the highlands of Chiapas (including Sierra Madre de Chiapas) to north-central Nicaragua, with an isolated population in Sierra de los Tuxtlas (*E. f. imperturbatus*); and for *E. atriceps*,

distributed only in the highlands of Costa Rica and western Panama. The same distributional pattern is found in the genus *Geotrygon*, through the species *G. albifacies* and *G. costaricensis*, although the former species inhabits also the Sierra Madre Oriental (Miller *et al.*, 1957; Howell & Webb, 1995; Stiles & Skutch, 1989). As the information about the distribution of the genera includes the information about distribution of the species, PAE may build clades based on these patterns of distribution. In some other cases, the arrangement in the cladogram apparently lacks geographic structure, as in the case of the Sierra de Santa Marta, which appears as a non-monophyletic group. Reasons for this arrangement may include the lack of complete information about some endemic species, which prevents generating the potential distribution map, thus minimizing resolution in some clades.

Predicted distributions and PAE

Modelled distributions have the advantage of filling gaps that point-based distributions present as a result of the necessarily incomplete sampling, particularly in montane regions (Peterson, Navarro-Sigüenza & Benítez-Díaz, 1998; Peterson & Cohoon, 1999). Although modelled distributions generated with GARP may be influenced by different factors (e. g. point data available, Peterson & Cohoon, 1999), results of the potential data greatly improve geographical definition of areas of endemism (Rojas-Soto *et al.*, 2003). As modelled distributions represent the potential area of distribution for a given taxa based on its fundamental ecological niche (Anderson *et al.*, 2003), not only geographical, but ecological inferences may be assessed. According to an analysis of vicariant species using potential distributions, the specific differentiation occurs before the ecological differentiation, which may suggest that the ecological niche tends to be conservative, even after a vicariant event has promoted the separation of populations and further speciation (Peterson *et al.*, 1999). By analogy, part of PAE explanations may correspond to the ecology of the involved species (Rosen, 1988), suggesting that some detected areas of endemism have the same set of ecological conditions, that have remained stable after the vicariant events isolated them (e. g. through both sides of the Isthmus of Tehuantepec and the Huancabamba Depression). The fact that PAE could produce groupings based on the ecological conditions of the area may be interpreted as a weakness of the method; however,

within the same cladogram (Fig. 2) there are divisions coincident with vicariant events which produced the evolution of well differentiated avifaunas (e. g. the Nicaragua Depression).

Our results should be compared and tested with results from cladistic biogeography using published phylogenies (Rosen, 1988; Morrone & Crisci, 1995; Morrone, 2005a). Some humid montane forest taxa, like *Scytalopus* (Arctander & Fjeldså, 1994), *Ochthoeca* chat-tyrants (García-Moreno Arctander & Fjeldså, 1998), *Atlapetes* (García-Moreno & Fjeldså, 1999b), *Metallura* hummingbirds (García-Moreno, Arctander & Fjeldså, 1999a), *Hemispingus* (García-Moreno *et al.*, 2003), *Chlorospingus* (García-Moreno *et al.*, 2004), *Lampornis* (García-Moreno *et al.*, 2006), *Aulacorhynchus* (Puebla-Olivares *et al.*, in press), and *Buarremon* (Navarro *et al.*, submitted), have been subject of phylogenetic studies, corroborating that, at least in these cases, only monophyletic groups are involved, and suggesting that valid comparisons between humid montane forests throughout are possible. These taxa also show congruent patterns of differentiation, with a higher species number than previously expected occupying in some cases the same areas of endemism, several of them recovered in our analysis.

Finally, we think that our results also represent an updated and accurate picture of conservation priorities of habitat-restricted montane taxa. Most Neotropical montane forests are under threat due to its restricted distribution, especially in the highly fragmented areas of Mesoamerica (Challenger, 1998; Brown & Kapelle, 2001). Although many of our areas have been described and detected by previous workers (e. g. montane forests in Venezuela), others are depicted herein for the first time (e. g. Eastern Slope of the Ecuadorian Andes), so future research on its avifaunal relevance is strongly needed.

ACKNOWLEDGEMENTS

LASG sincerely thank A. T. Peterson and Y. Nakazawa for their assistance in distributional modelling techniques and hospitality during our stay at the University of Kansas. Alejandro Gordillo helped greatly with georeferencing point data, and César Ríos-Muñoz provided invaluable help in GIS management. Bruce Patterson kindly supplied key bibliography. Comments to previous versions of this contribution were obtained from Héctor Arita, A.

Townsend Peterson, and Jon Fjeldså. This paper has been also benefited by comments by J. A. Allen, M. Ebach, and an anonymous reviewer. We also thank the curators of the scientific collections of the following institutions for access to their data: American Museum Natural of 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 Natural of 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, Museum of Natural History of Paris, Museum of Natural Sciences of Madrid, Museum of Vertebrate Zoology (Berkeley University), 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, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, University of Oklahoma, Western Foundation of Vertebrate Zoology, United States National Museum, and Peabody Museum (Yale University). Financial support for the construction of the database of the Atlas and other activities of this project was obtained from CONABIO (A002, E018, and V009), DGAPA-UNAM 214200 and 208906), National Science Foundation, and SEMARNAT-CONACYT Sectorial Fund (C01-0265). The Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, DGAPA-UNAM and DGEP-UNAM provided a Doctoral scholarship to LASG for the development of this project.

REFERENCES

- Albuja L, Luna A. 1997.** Mammal fauna of the Cordillera del Condor. Technical Report. *RAP Working Papers 7*. Conservation International, Washington DC.
- American Ornithologists' Union (A. O. U.). 1998.** *Check-list of North American birds, 7th ed.* American Ornithologists' Union, Washington, D. C.

- Anderson RP, Lew D, Peterson AT. 2003.** Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* **162**: 211-232.
- Andrle RF. 1967.** Birds of the Sierra de Tuxtla in Veracruz, Mexico. *Wilson Bulletin* **79**:163-187.
- Arctander P, Fjeldså J. 1994.** Andean tapaculos of the genus *Scytalopus* (Aves, Rhinocryptidae). In: Loeschcke V, Tomiuk J, Kain SJ, eds. *A study of speciation using DNA sequence data*. Conservation Genetics. Birkhäuser Verlag/ Basel, 205-225.
- Bermingham E, Martin AP. 1998.** Comparative mtDNA phylogeography of Neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology* **7**: 477–517.
- Brooks DR, van Veller MGP. 2003.** Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* **30**: 819-825.
- Brown AD, Kappelle M. 2001.** Introducción a los bosques nublados del Neotrópico: una síntesis regional. In: Kappelle M, Brown AD, eds. *Bosques nublados del Neotrópico*. INBio, Santo Domingo de Heredia, 25-40.
- Cadle JE. 1985.** The Neotropic colubrid snake fauna (Colubridae): Lineage components and biogeography. *Systematic Zoology* **34**: 1-20.
- Carleton MD, Sánchez O, Urbano VG. 2002.** A new species of *Habromys* (Muroidea: Neotominae) from Mexico, with generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forests. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **115**: 488-533.
- Challenger A. 1998.** *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro*. CONABIO-Instituto de Biología, UNAM-Sierra Madre, México D. F.
- Chapman FM. 1917.** The distribution of bird life in Colombia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **36**: 1-169.

- Chapman FM. 1926.** The distribution of the bird life in Ecuador: A contribution to a study of the origin of the Andean bird life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **55**: 1-739.
- Cracraft J. 1985.** Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of endemism. In: Buckley PA, Foster MS, Morton ES, Ridgely RS, Buckley FS eds. *Ornithological Monographs* **36**: 49-84.
- Cracraft J. 1991.** Patterns of diversification within continental biotas: Hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany* **4**: 211-227.
- Cracraft J, Prum RO. 1988.** Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* **42**: 603-620.
- Craw R. 1989.** New Zealand biogeography: A panbiogeographic approach. *New Zealand Journal of Zoology* **16**: 527-547.
- Crawford AJ, Smith EN. 2005.** Cenozoic biogeography and evolution in direct-developing frogs of Central America (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*) as inferred from a phylogenetic analysis of nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **35**: 536-555.
- de Klerk HM, Crowe TM, Fjeldså J, Burgess ND. 2002.** Biogeographical patterns of endemic terrestrial Afrotropical birds. *Diversity and Distributions* **8**: 147-162.
- Dingle C, Lovette IJ, Canaday C, Smith TB. 2006.** Elevational zonation and the phylogenetic relationships of the *Henicorhina* wood-wrens. *Auk* **123**:119-134.
- Duellman WE. 1999.** Distribution patterns of amphibians in South America. In: Duellman WE, ed. *Patterns of distribution of amphibians: A global perspective*. John Hopkins University Press, Baltimore, 255-328.
- Escalante P, Navarro SAG, Peterson AT. 1993.** A geographic, ecological and historical analysis of land bird diversity in Mexico. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J, eds. *Biological diversity of Mexico: Origins and distributions*. Oxford University Press, New York, 279- 304.

- Espinosa D, Morrone JJ, Llorente JE, Flores VO. 2002.** *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Fitzpatrick JW. 1979.** A new species of hummingbird from Peru. *Auk* **91**: 177-186.
- Fjeldså J. 1995.** Geographical patterns of neoendemic and relict species of Andean forest birds: The significance of ecologically stable areas. In: Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL, eds. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York, 89-102.
- Fjeldså J, Lambin E, Mertens B. 1999.** Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography* **22**: 63-78.
- Fjeldså J. 2001.** Cartografiar la avifauna andina: Una base científica para establecer prioridades de conservación. In: Kappelle M, Brown AD, eds. *Bosques nublados del Neotrópico*. INBio, Santo Domingo de Heredia, 125-152.
- Fjeldså J, Krabbe N. 1990.** *Birds of the high Andes*. Apollo Books, Svendborg.
- Fjeldså J, Mayer S. 1996.** Recent ornithological surveys in the Valles region, southern Bolivia and possible role of Valles for the evolution of Andean avifauna. *DIVA, Tech. Report, No. 1*.
- Fjeldså J, Rahbek C. 2006.** Diversification of tanagers, a species rich bird group, from lowlands to montane regions of South America. *Integrative and Comparative Biology* **46**: 72-81.
- Flores-Villela O, Goyenechea I. 2001.** A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search of the lost pattern. In: Johnson JD, Webb RG, Flores-Villela O. *Mesoamerican herpetology: Systematics, zoogeography and conservation*. Centennial Museum, Special Publ. No. 1, University of Texas at El Paso, El Paso, Texas, 171-181.
- García-Moreno J, Arctander P, Fjeldså J. 1999a.** Strong diversification at the treeline among *Metallura* hummingbirds. *Auk* **116**: 702-711.

- García-Moreno J, Fjeldså J. 1999b.** Re-evaluation of species limits in the genus *Atlapetes* based on mtDNA sequence data. *Ibis* **141**: 199-207.
- García-Moreno J, Fjeldså J. 2000.** Chronology and mode of speciation in the Andean avifauna. In: Rheinwald G, ed. *Isolated vertebrate communities in the Tropics*. Bonner Zoologischel Monographien 46. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, 25-46.
- García-Moreno J, Arctander P, Fjeldså J. 1998.** Pre-Pleistocene differentiation among Chat-tyrants. *Condor* **100**: 629-640.
- García-Moreno J, Navarro-Sigüenza AG, Peterson AT, Sánchez-González LA. 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, Cortés N, García-Deras GM, Hernández-Baños BE. 2006.** Local origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: A Mesoamerican taxon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **38**: 488-498.
- García-Trejo EA, Navarro AG. 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.
- Gentry AH. 1995.** Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. In: Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL, eds. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York, 103-126.
- Goloboff P. 1994.** NONA: A tree searching program. Program and documentation. Available at: <ftp://unt.edu.ar/pub/parsimony>.
- Halfpeter G. 1987.** Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* **32**: 95-114.
- Harrell BE. 1959.** The ecological biogeography of the birds of the cloud forest of northern Middle America. Unpublished D. Phil. Thesis, University of Minnesota.

- Hausdorf B. 2002.** Units in biogeography. *Systematic Zoology* **51**: 648-652.
- Hernández-Baños BE, Peterson AT, Navarro AG, Escalante-Pliego BP. 1995.** Bird faunas of the humid montane forests of Mesoamerica: Biogeographic patterns and priorities for conservation. *Bird Conservation International* **5**: 251-277.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2004.** The WorldClim interpolated global terrestrial climate surfaces. Version 1.3. Available at <http://biogeo.berkeley.edu/>
- Hilty SL, Brown WL. 1986.** *Birds of Colombia*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hooghiemstra H, Cleef AM. 1995.** Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the North Andean montane forest and paramo. In: Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL, eds. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York, 35-49.
- Howell SNG, Webb S. 1995.** *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press, Oxford.
- Hubert N, Renno JF. 2006.** Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography* **33**: 1414-1436.
- Humphries C. 1989.** Any advance on assumption 2? *Journal of Biogeography* **16**: 101-102.
- Humphries C, Parenti LR. 1999.** *Cladistic biogeography. 2nd Ed.* Oxford University Press, Oxford.
- Kattan GH, Franco P, Rojas V, Morales G. 2004.** Biological diversification in a complex region: A spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography* **31**: 1829-1839.
- Krabbe N, Schulenberg TS. 1997.** Species limits and natural history of *Scytalopus tapaculos* (Rhinocryptidae), with description of Ecuadorian taxa, including three new species. In: Remsen JV Jr, ed.. *Studies on Neotropical Ornithology honoring Ted Parker*. American Ornithologists' Union, Washington, D. C., 74-88

- Krabbe N, Agro D, Rice NH, Jácome M, Navarrete L, Sornoza F. 1999.** A new species of antpitta (Formicariidae: *Grallaria*) from the southern Ecuadorian Andes. *Auk* **116**: 882-890.
- Koepcke M. 1961.** Birds of the Western slope of the Andes of Peru. *American Museum Novitates* **2028**: 1-31.
- Luna VI, Almeida L, Villers L, Lorenzo L. 1988.** Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **48**: 35-56.
- Luna VI, Almeida L, Llorente J. 1989.** Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. *Anales Instituto de Biología U.N.A.M, Serie Botánica* **59**: 63-87.
- Luna VI, Ocegueda S, Alcántara O. 1994.** Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Instituto de Biología U.N.A.M, Serie Botánica* **65**: 31-62.
- Luna VI, Morrone JJ, Alcántara O, Espinosa D. 2001.** Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution* **228**: 229-239.
- Luna VI, Morrone JJ, Espinosa-Organista D. 2004.** *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Marshall CJ, Liebherr JK. 2000.** Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* **27**: 203-216.
- Mayr E. 1946.** The number of species of birds. *Auk* **63**: 64-69.
- Mayr E, Phelps Jr WH. 1967.** The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **136**: 273-327.
- Meave del Castillo J, Calvo MA, Paz LM, Valencia H. 1992.** Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **52**: 31-77.
- Morrone JJ. 1994.** On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* **43**: 438-441.

- Morrone JJ. 2001.** *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis SEA. No. 3. Zaragoza.
- Morrone JJ. 2005a.** Cladistic biogeography: Identity and place. *Journal of Biogeography* **32**: 1281-1284.
- Morrone JJ. 2005b.** Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**: 207-252.
- Morrone JJ. 2006.** Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* **51**: 467–94.
- Morrone JJ, Crisci JV. 1995.** Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**: 373-401.
- Morrone JJ, Escalante T. 2002.** Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: When size matters. *Journal of Biogeography* **29**: 1095-1104.
- Morrone JJ, Márquez J. 2001.** Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* **28**: 635-650.
- Myers AA. 1991.** How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipoda. *Global Ecology and Biogeography Letters* **1**: 24-29.
- Navarro AG. 1992.** Altitudinal distribution of the birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico. *Condor* **94**: 29-39.
- Navarro AG, Peterson AT, López-Medrano E, Benítez H. 2001.** Species limits in Mesoamerican toucanets. *Wilson Bulletin* **113**: 363–372.
- Navarro AG, Peterson AT. 2004.** An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica* **4**: <http://www.biotaneotropica.org.br/v4n2/pt/abstract?taxonomic-review+BN03504022004>)
- Nelson G, Platnick N. 1981.** *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.

- Nihei SS. 2006.** Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* **33**: 2099-2106.
- Nix HA. 1986.** A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. In: Bureau of Flora and Fauna, ed. *Atlas of Australian elapid snakes*. Bureau of Flora and Fauna, Canberra, 4-15.
- Nixon KC. 1999.** *WinClada (BETA ver. 0.9.99.unam21)*. Published by the author. Ithaca, New York.
- Nores M. 1994.** Quaternary vegetational changes in and bird differentiation in Subtropical South America. *Auk* **111**: 499- 503.
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D'amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P, Kassem KR. 2001.** Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *Bioscience* **51**: 933-938.
- Pacheco V. 2002.** Mamíferos del Perú. In: Ceballos G, Simonetti JA, eds. *Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales*. CONABIO-UNAM, México, D. F., 503-549.
- Parker TA III, Schulenberg TS, Graves GR, Braun MJ. 1985.** The avifauna of the Huancabamba region, northern Peru. In: Buckley PA, Foster MS, Morton ES, Ridgely RS, Buckley FS. *Ornithological Monographs* **36**. American Ornithologists' Union, Washington, D. C., 169-197.
- Parker TA III. 1991.** On the use of tape recorders in avifaunal surveys. *Auk* **108**: 433-434.
- Parra-Olea G, García-París M, Wake DB. 2004.** Molecular diversification of salamanders of the tropical American genus *Bolitoglossa* (Caudata: Phlebotomidae) and its evolutionary and biogeographical implications. *Biological Journal of the Linnean Society*. **81**: 325–346.
- Patterson BD, Stotz DF, Solari S, Fitzpatrick JW, Pacheco V. 1998.** Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography* **25**: 593-607.

- Paynter RA Jr. 1981.** *Ornithological Gazetteer of Colombia*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Paynter RA Jr. 1982.** *Ornithological Gazetteer of Venezuela*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Paynter RA Jr. 1992.** *Ornithological Gazetteer of Bolivia*. 2nd Ed. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Paynter RA Jr. 1993.** *Ornithological Gazetteer of Ecuador*. 2nd Ed. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Paynter RA Jr. 1995.** *Ornithological Gazetteer of Argentina*. 2nd Ed. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Peterson AT. 1998.** New species and new species limits in birds. *Auk* **115**: 555-558.
- Peterson AT. 2001.** Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modelling. *Condor* **103**: 599-605.
- Peterson AT, Cohoon KP. 1999.** Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling* **17**: 159-164.
- Peterson AT, Navarro-Sigüenza AG. 1999.** Alternate species concepts as bases for determining priority conservation areas. *Conservation Biology* **13**: 427-431.
- Peterson AT, Escalante-Pliego P, Navarro-Sigüenza AG. 1992.** Genetic variation and differentiation in Mexican populations of Chestnut-capped Brush-finches (*Atlapetes brunneinucha*) and Common Bush-tanagers (*Chlorospingus ophthalmicus*). *Condor* **94**: 242-251.
- Peterson AT, Flores-Villela O, León L, Llorente J, Luis A, Navarro AG, Torres M, Vargas I. 1993.** Conservation priorities in Mexico: Moving up in the world. *Biodiversity Letters* **1**: 33-38.
- Peterson AT, Navarro-Sigüenza AG, Benítez-Díaz H. 1998.** The need for continued scientific collecting: A geographic analysis of Mexican bird specimens. *Ibis* **140**: 288-294.

- Peterson AT, Soberón J, Sánchez-Cordero V. 1999.** Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* **285**: 1265-1267
- Peterson AT, Ball LG, Coohon KP. 2002.** Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modelling methods. *Ibis* **144**: 27-32.
- Platnick NI. 1991.** On areas of endemism. *Australian Systematic Botany* **4**: xi-xii.
- Porzecanski AL, Cracraft J. 2005.** Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): Using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography* **32**: 261-275.
- Poulsen BO, Krabbe N. 1998.** Avifaunal diversity of five high-altitude cloud forests on the Andean western slope of Ecuador: Testing a rapid assessment method. *Journal of Biogeography* **25**: 83-93.
- Prance GT. 1982.** *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.
- Puebla-Olivares F, Bonaccorso E, Espinosa de los Monteros A, Omland KE, Llorente J, Peterson AT, Navarro AG.** In press. Speciation in the emerald toucanet (*Aulacorhynchus prasinus*) complex. *Auk*
- Quijano-Abril MA, Callejas-Posada A, Miranda-Esquivel DR. 2006.** Areas of endemism and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae). *Journal of Biogeography* **33**: 1266-1278.
- Rahbek C. 2005.** The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* **8**: 224-239.
- Rahbek C, Graves GR. 2001.** Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* **98**: 4534-4539.
- Remsen JV Jr, Jaramillo A, Nores MA, Robbins MB, Schulenberg TS, Stiles FG, da Silva JMC, Stotz DF, Zimmer KJ. (Version: 27 May 2004).** A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union.
<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>

- Rice NH, Martínez-Meyer E, Peterson AT. 2003.** Ecological niche differentiation in the *Apelocoma* jays: A phylogenetic perspective. *Biological Journal of the Linnean Society* **80**: 369-383.
- Ridgely RS, Gwynne Jr JA. 1989.** *A guide to the birds of Panama, with Costa Rica, Nicaragua, and Honduras. 2nd Ed.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Robbins MB, Parker III TA, Allen SE. 1985.** The avifauna of Cerro Pirre, Darien, eastern Panama. In: Buckley PA, Foster MS, Morton ES, Ridgely RS, Buckley FS. *Ornithological Monographs* **36**. American Ornithologists' Union, Washington, D. C., 198-232.
- Rojas-Soto OR, Alcántara-Ayala O, Navarro AG. 2003.** Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: A parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography* **30**: 449-461.
- Ron SR. 2000.** Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforests based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society* **71**: 379-402.
- Rosen BB. 1988.** From fossils to earth history: Applied historical biogeography. In: Myers AA, Giller PS. *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, London, pp. 437-481.
- Rzedowski J. 1986.** *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F.
- Sánchez-González LA, Navarro-Sigüenza A, Peterson AT, García-Moreno J. 2007.** Taxonomy of *Chlorospingus ophthalmicus* in Mexico and northern Central America. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* **127**: 34-49.
- Savage JM. 1982.** The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersals or vicariance. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **69**: 464-547.
- Scachetti-Pereira R. 2001.** Desktop GARP. <http://beta.lifemapper.org/desktopgarp/>. October 3, 2002.
- Sick H. 1985.** Observations on the Andean-Patagonian component of southeastern Brazil's avifauna. Buckley PA, Foster MS, Morton ES, Ridgely RS, Buckley FS.

- Ornithological Monographs* **36**. American Ornithologists' Union, Washington, D. C., 233-237.
- Simpson BB. 1975.** Pleistocene changes in the flora of the High tropical Andes. *Paleobiology* **3**: 273-294.
- Silva JMC. 1994.** Can avian distribution patterns in northern Argentina be related to gallery-forest expansion-retraction caused by Quaternary climatic changes? *Auk* **111**: 495-499.
- Silva JMC, Oren DC. 1996.** Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: An example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* **39**: 427-437.
- Soberón J, Peterson AT. 2005.** Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* **2**: 1-10.
- Stehli FG, Webb SD. 1985.** *The Great American biotic interchange*. Plenum Press, New York.
- Stephens L, Traylor MA. 1983.** *Ornithological Gazetteer of Peru*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Stephens L, Traylor MA. 1985.** *Ornithological Gazetteer of the Guianas*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Stiles FG, Skutch AF. 1989.** *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University Press, New York.
- Stockwell DRB. 1999.** Genetic algorithms II. In Fielding, A. H. (ed.). *Machine learning methods for Ecological Applications*: 123-144. Kluwer Academic Publishers, Boston, Mass.
- Stockwell DRB, Noble JR. 1992.** Induction of sets of rules and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* **33**: 385-390.
- Stockwell DRB, Peters D. 1999.** The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Systems* **13**: 143-158.

- Stotz DF, Fitzpatrick JW, Parker III TA, Moskovits DK. 1996.** *Neotropical birds: Ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Terborgh J. 1971.** Distribution on environmental gradients: Theory and preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* **52**: 23-40.
- Terborgh J, Weske JS. 1975.** The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* **56**: 562-576.
- Toledo VM. 1982.** Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In Prance GT, ed. *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York, 93–111.
- Trejo-Torres JC, Ackerman D. 2001.** Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography* **28**: 775-794.
- Van der Hammen T, Hooghiemstra H. 2001.** Historia y paleoecología de los bosques montanos andinos neotropicales. In: Kappelle M, Brown AD, eds. *Bosques nublados del Neotrópico*. Editorial INBio, Santo Domingo de Heredia, 63-85.
- Vuilleumier F. 1969.** Pleistocene speciation in birds living in the high Andes. *Nature* **223**: 1179-1180.
- Vuilleumier F. 1984.** Patchy distributions and systematics of *Oreomanes fraseri* (Aves, ? Coerebidae) of Andean *Polylepis* woodlands. *American Museum Novitates* **2777**: 1-17.
- Wake DB. 1987.** Adaptive radiation of salamanders in Middle American cloud forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **74**: 242-264.
- Webster GL. 1995.** The panorama of Neotropical cloud forests. In: Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL, eds. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York, 53-77.
- Wiley EO. 1981.** *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & sons, New York.

- Wiley EO, McNyset KM, Peterson AT, Robins CR, Stewart AM. 2003.** Niche modelling and geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm. *Oceanography* **16**: 120-127.
- Zink RM, Blackwell-Rago RC, Ronquist F. 2000.** The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London B* **267**: 497-503.
- Zink RM, Hackett S. 1986.** Historical biogeographic patterns in the avifauna of North America. XIX Congr. Int. Orn. Ottawa **2**: 2573-2580. Ottawa.
- Zunino M, Zullini A. 2003.** *Biogeografía: La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.

Table Legends

Table 1. Cladogram nodes from the potential matrix data (Fig. 3), including their taxa (synapomorphies). Areas of endemism and supporting species for the montane humid forests in the Neotropics.

Node	Species
a	<i>Phylloscartes chapmani</i> and <i>Troglodytes rufulus</i>
b	<i>Cyanolyca pumilo</i> and <i>Lampornis viridipallens</i>
c	<i>Myiodynastes hemichrysus</i> , <i>Trogon aurantiiventris</i> , and <i>Zeledonia coronata</i>
d	<i>Basileuterus griseiceps</i> and <i>Campylopterus ensipennis</i>
e	<i>Heliangelus mavors</i> , <i>Hemispingus goeringi</i> , and <i>Myioborus albifrons</i>
f	<i>Boissoneaua jardinii</i> , <i>Eriocnemis godini</i> , <i>Glaucidium nubicola</i> , <i>Iridosornis porpyrocephalus</i> , <i>Margarornis stellatus</i> , <i>Oreothraupis arremonops</i>
g	<i>Heliangelus regalis</i> , and <i>Scytalopus parkeri</i>

Figure Legends

Figure 1. Study area showing grid cells used for analyses. Shaded areas represent humid montane forests.

Figure 2. Strict consensus cladogram showing the geographic correspondence for the groupings of grid cells. Valid areas of endemism are in boldface, an asterisk (*) after the name denotes potential areas of endemism and a (P) denotes paraphyletic areas. Numbers after the branches refer to the number for the grid cell, which is automatically assigned by the ESRI software.

Figure 3. Simplified strict consensus cladogram. Letters refer to supporting synapomorphies (see Table 1). Numbers above the branches refer to the bootstrap support.

Figure 4. Areas of endemism in Mesoamerica. Well supported clades (more than two synapomorphies [species]: A, Eastern Mexico to north-central Nicaragua. Other clades: a, Northern Sierra Madre Oriental, NE Mexico; b, Sierra Madre del Sur, Mexico; c, Sierra de los Tuxtlas.

Figure 5. Areas of endemism in northern South America. Well supported clades: A, Eastern Cordillera de la Costa; B, Sierra de Mérida, western Venezuela; C, Costa Rica to central Panama, D, Western Andes of Colombia and western Ecuador; E, Tepuis. Other areas: a, Eastern slope of the Ecuadorian Andes; b, Eastern Panama and Azuero peninsula.

Figure 6. Areas of endemism in western South America. Well supported clades: A, Eastern Andean slope. Other areas: a, Central Andes wet Puna; b, Southern Andean yungas.

Appendix (Supplementary materials)

Matrix of species/region used in this study.

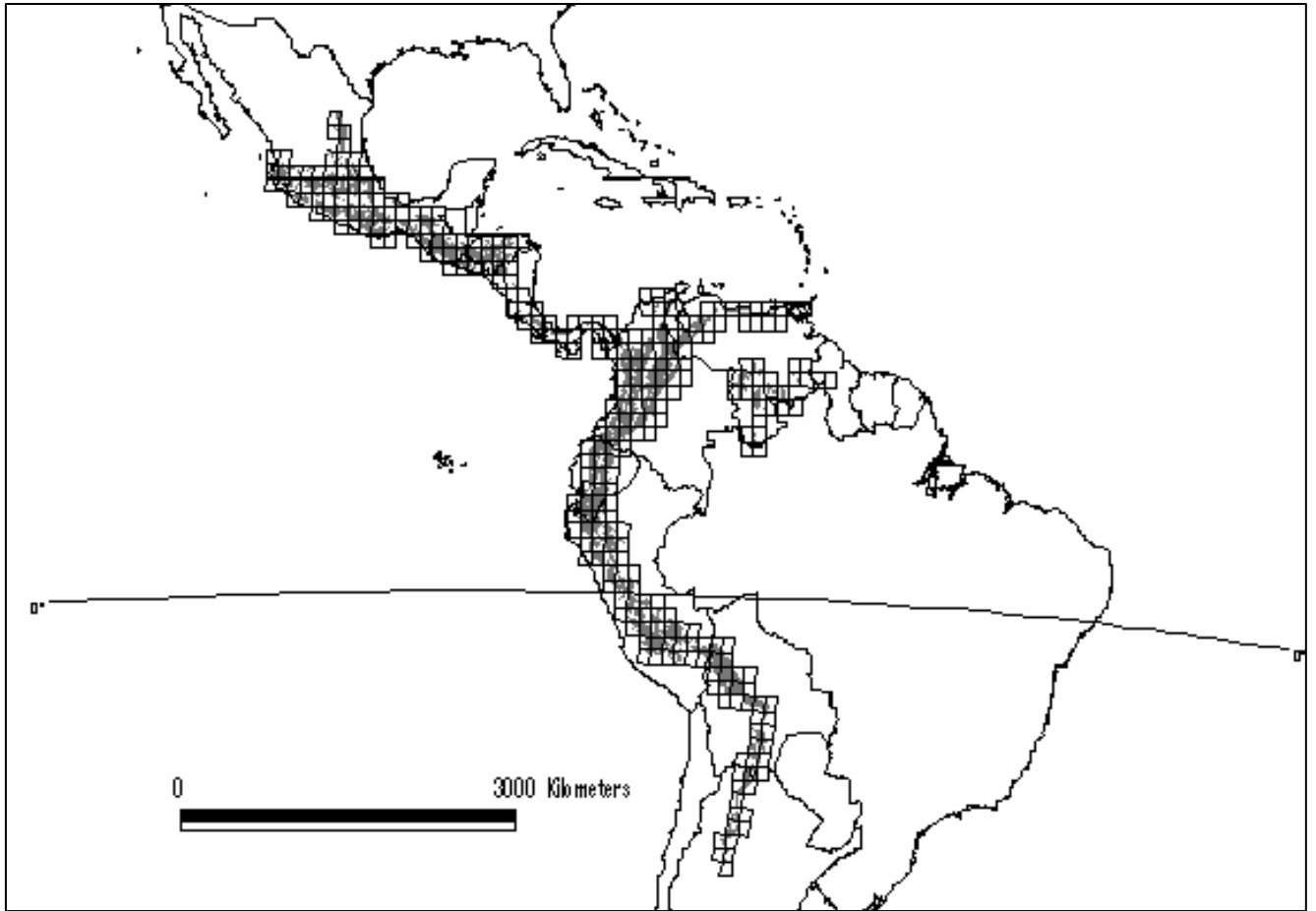


Figure 1.

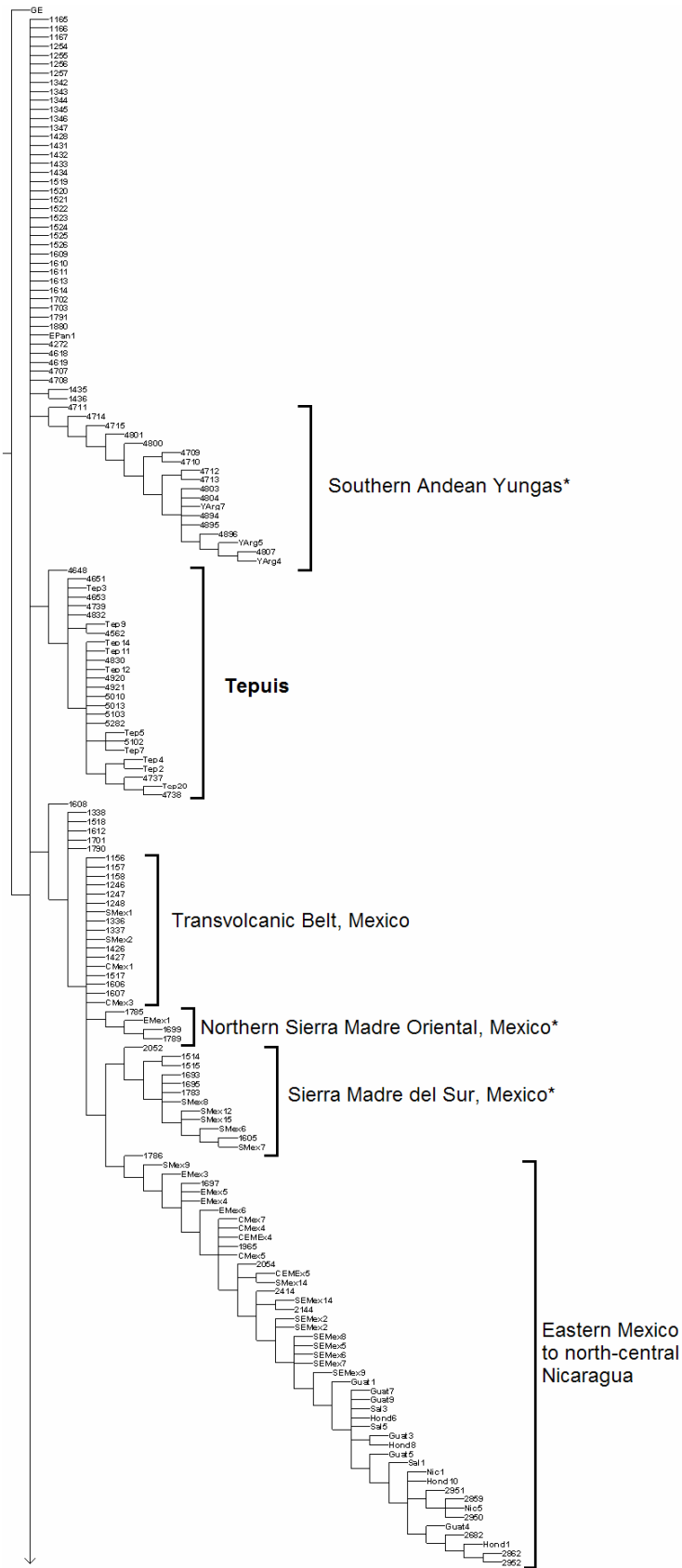


Figure 2

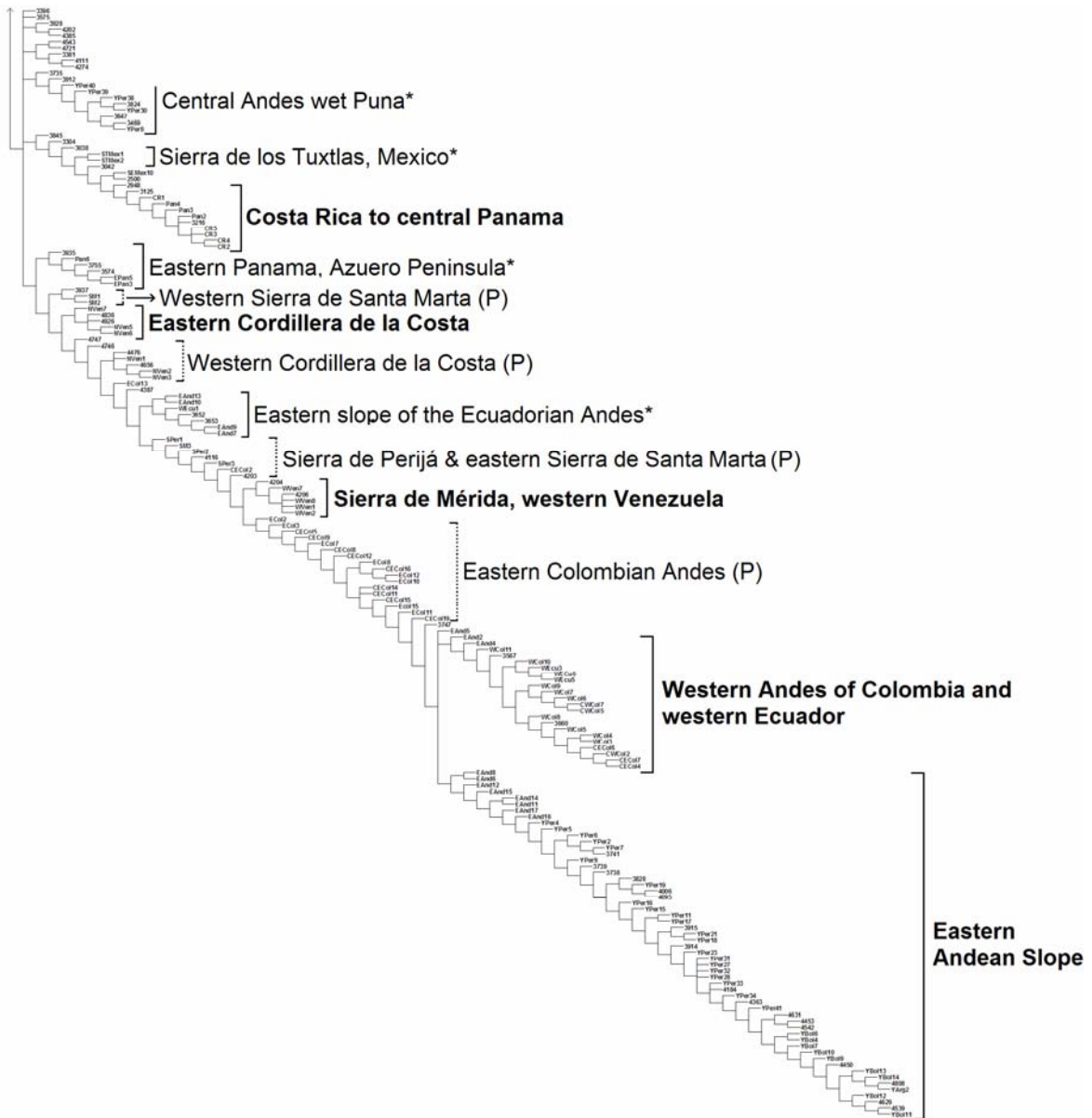


Figure 2. Cont.

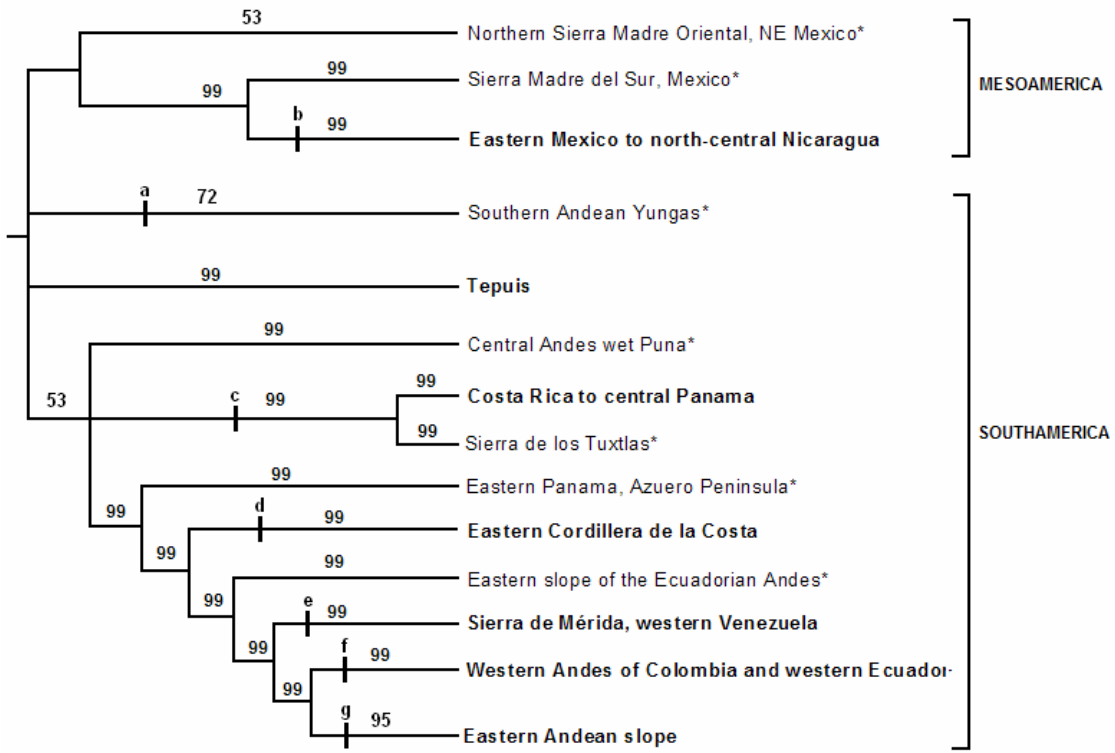


Figure 3.

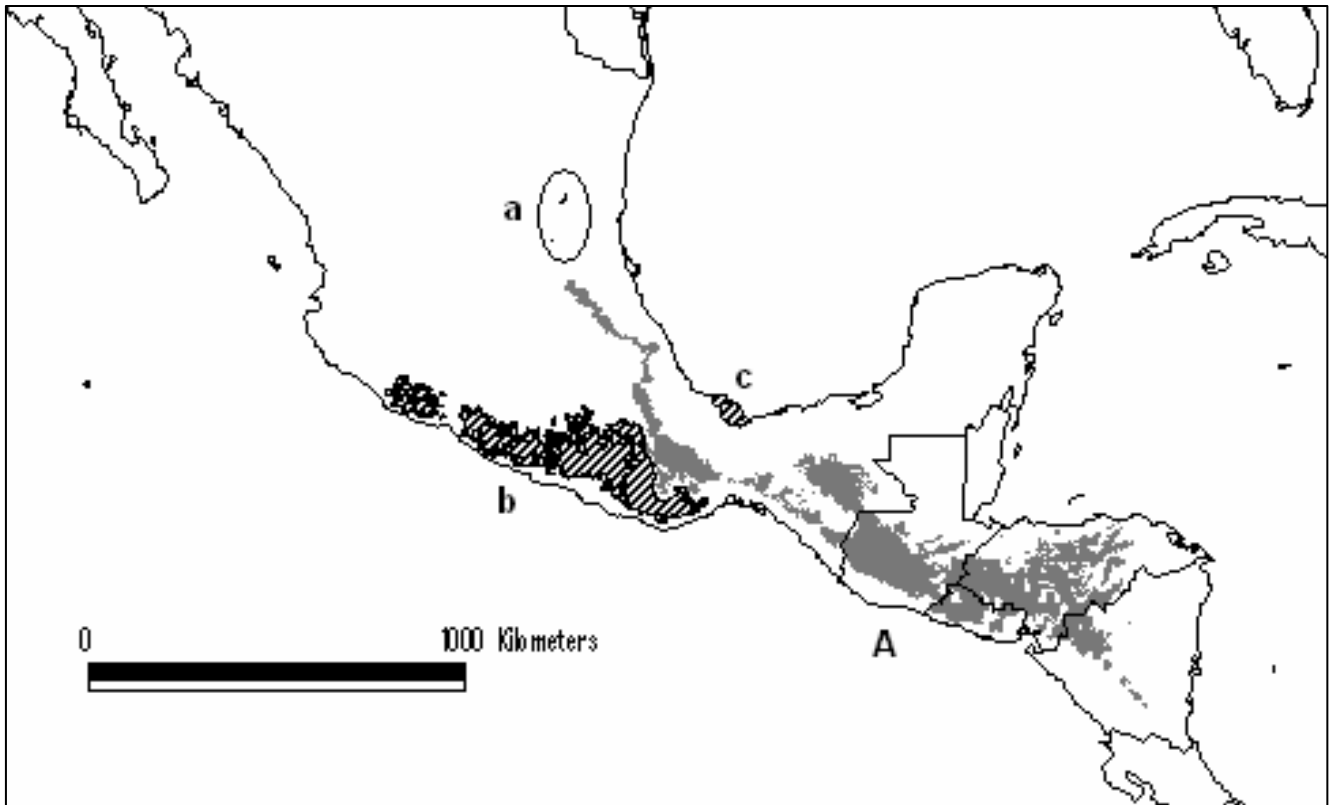


Figure 4.

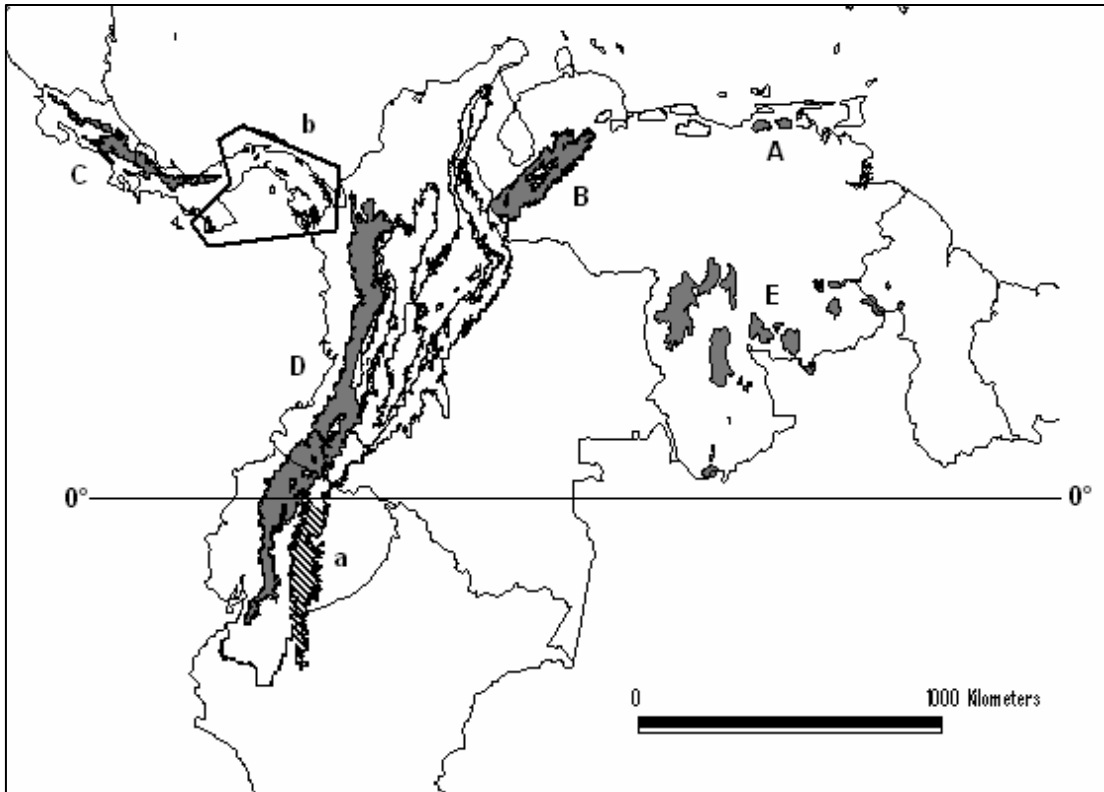


Figure 5.

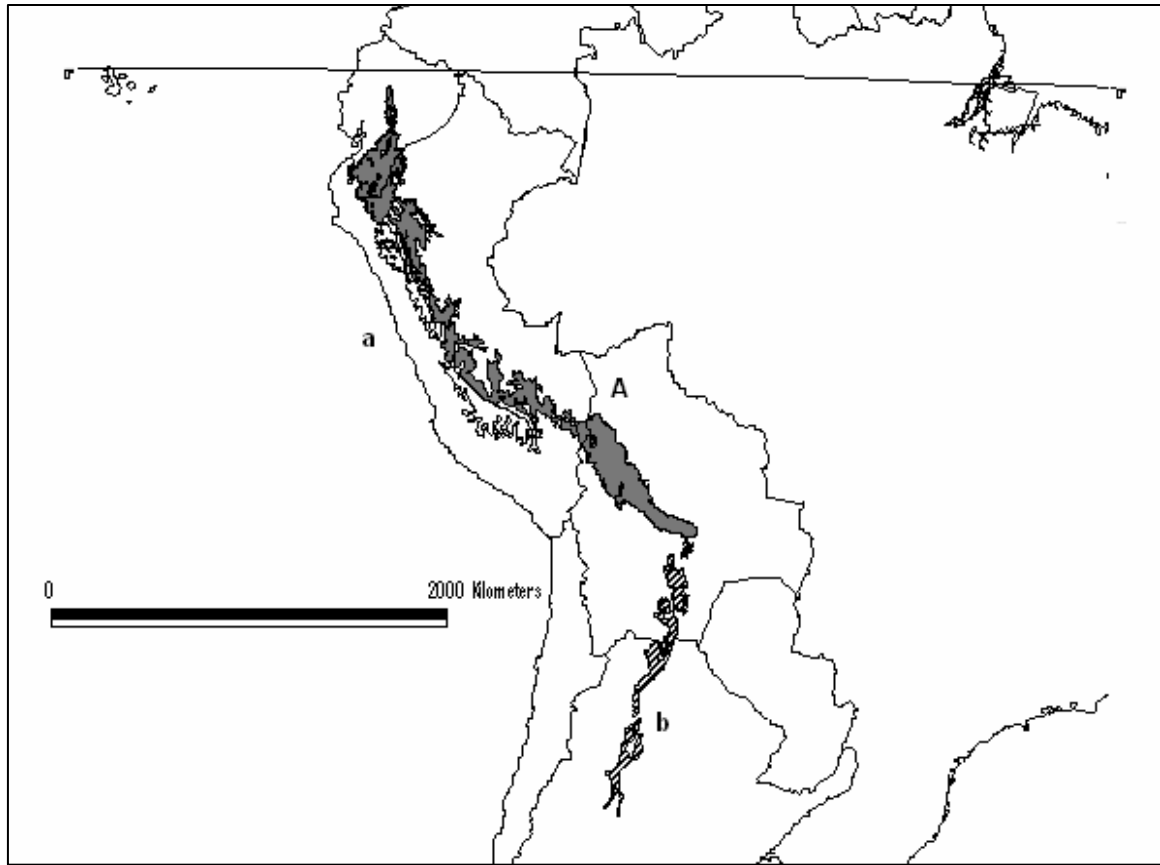


Figure 6.

CAPÍTULO VI

CONSERVACIÓN

LUIS ANTONIO SÁNCHEZ-GONZÁLEZ

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM.

Apdo. Postal 70-399, México D.F., 04520, México

INTRODUCCIÓN

La conservación de la diversidad se ha vuelto una necesidad en la actualidad, especialmente a partir del reconocimiento de la velocidad con la que se están agotando los recursos y la biota del planeta, lo cual se ha denominado la crisis de la biodiversidad (Wilson 1985, Arizmendi 2003). Las aves se han convertido en un grupo modelo para el desarrollo de actividades tendientes a la priorización de áreas para la conservación, debido entre otras cosas, a su fácil observación y determinación, lo cual ha posibilitado el reconocimiento de su diversidad (Mayr 1946, Peterson 1998, Navarro y Sánchez-González 2003). Distintos esfuerzos se han efectuado para su conservación, con estudios particulares como las AICA's (Áreas importantes para la Conservación de las Aves, Arizmendi y Márquez Valdelamar 2000) en México o los esfuerzos a nivel global realizados por BirdLife International (2000). Estas iniciativas se han basado en criterios en los cuales el grado de amenaza, el tamaño del área de distribución, la restricción al hábitat y las áreas de reproducción o migración han sido utilizados en la priorización de las áreas. Los esfuerzos de conservación a nivel global se han basado en dos enfoques complementarios: el de la conservación de especies individuales y el de la conservación de hábitat. Sin embargo, la conservación de cualquier especie requiere necesariamente de la conservación de su hábitat (BirdLife International 2000).

Los bosques montanos húmedos son un hábitat clave para la conservación de las aves, debido a la cantidad de especies endémicas y ecológicamente restringidas, que los coloca como uno de los hábitat con mayor diversidad avifaunística no solo del Neotrópico, sino del planeta (Fjeldså y Krabbe 1990, Hernández-Baños et al. 1995), así como de otros grupos taxonómicos. Desafortunadamente este tipo de bosques también son considerados como uno de los más

amenazados a nivel global (Brown y Kappelle 1995, Fjelds  2001). Aunque ampliamente distribuidos desde el este y sur de M xico hasta el noroeste de Argentina, las condiciones particulares para su desarrollo, que provocan una distribuci n lineal a lo largo de laderas h medas en las monta as, dificultan los esfuerzos de conservaci n de este h bitat (Rzedowski 1986, Brown y Kappelle 2001). Otro factor que dificulta estos esfuerzos es la falta de conocimiento de las  reas de distribuci n de las especies que los habitan, lo cual se ve incrementado por las dif ciles condiciones de acceso en ciertas  reas (Cracraft 1985, Rojas-Soto et al. 2003).

Distintos m todos y criterios han sido propuestos para la identificaci n de  reas prioritarias (Vane-Wright 1991, BirdLife Internacional 2000). Algunos est n m s enfocados a la protecci n de especies end micas y bajo alguna categor a de riesgo, mientras que otros est n enfocados en la protecci n de las comunidades y sus h bitat. Recientemente, se desarroll  un an lisis denominado de complementariedad (Vane-Wright et al. 1991). Este m todo permite el manejo de un gran n mero de especies de manera simult nea, y tiene la finalidad de postular  reas para la conservaci n a trav s de iteraciones que permiten la identificaci n del menor n mero de  reas que mantienen una mayor concentraci n de especies.

En este trabajo, mediante los an lisis de complementariedad se propone el juego m nimo de  reas prioritarias que representa la mejor combinaci n para la conservaci n de las aves de los bosques h medos del Neotr pico, y se discute la ubicaci n de estas  reas en funci n de los n meros de especies y prioridades de conservaci n con base en sus distintos atributos geogr ficos y bi ticos.

M TODOS

La detecci n de  reas adecuadas para la conservaci n de la avifauna de los bosques monta os h medos del Neotr pico es un proceso complejo, ya que frecuentemente, se observa que la riqueza y el endemismo presentan patrones de distribuci n distintos (Fjelds  2001); por lo que en consecuencia las especies que muestran la mayor restricci n ecol gica se encuentran distribuidas de manera fragmentaria (S nchez-Gonz lez y Navarro en prep.).

Los bosques montanos húmedos presentan alrededor de 1300 especies (Stotz et al. 1996). De este conjunto de especies, son particularmente importantes las que presentan mayor vulnerabilidad a la destrucción de éste hábitat, representadas por aquellas que se encuentran completamente restringidas, además de las que se encuentran compartidas con solo un hábitat contiguo. Las que presentan una menor vulnerabilidad son las que se presentan en estos bosques de manera marginal o estacional. En este estudio, la selección de especies comprendió únicamente aquellas con una mayor vulnerabilidad.

Uno de los requisitos para la identificación de áreas para la conservación es el conocimiento adecuado del área de distribución de las especies bajo estudio (Fjeldså 2001), sin embargo, el conocimiento detallado de este atributo es frecuentemente muy incompleto (Cracraft 1985, Rojas-Soto et al. 2003). La mayor parte de los estudios tendientes a la conservación de la avifauna de estos bosques están basados en puntos primarios de registro para las especies involucradas, obtenidos de manera directa (colecta de ejemplares) o indirecta, procedente de registros visuales y/o auditivos, con los cuales se pueden “cubrir” los huecos en las áreas por extrapolación (Fjeldså 2001). Debido a que los puntos de registro se encuentran concentrados en ciertas zonas, en consecuencia existen sesgos en la determinación de áreas para la conservación. Los métodos de predicción son una alternativa que permite contar con un modelo del área de distribución con mayor detalle.

Se empleó el “Genetic Algorithm for Rule Set Production” (GARP, Stockwell y Noble 1992, Stockwell, 1999) para la generación de las áreas de distribución geográfica potencial de las especies elegidas. Estos modelos predictivos son generados por extrapolación hacia las áreas “vacías” mediante la detección de las características ambientales presentes en cada punto primario de ocurrencia, por lo que el área de distribución potencial obtenida está basada en las características del nicho ecológico fundamental de cada especie (Peterson y Coohon 2002, Peterson 2001). Una descripción detallada sobre el método para la obtención de áreas de distribución potencial puede ser encontrada en Stockwell y Noble (1992) Stockwell (1999), Peterson et al. (2002) y Wiley et al. (2003).

Para la determinación de áreas para la conservación de las aves de los bosques húmedos del Neotrópico, en este trabajo se utilizaron dos métodos, el primero considerando exclusivamente los puntos primarios de ocurrencia para las 800 especies de aves seleccionadas a partir de colecciones de aves en línea (e.g. Field Museum of Natural History [FMNH] <http://fm1.fmnh.org/collections/search.cgi>; Peabody Museum of Natural History, Yale University [YPM] <http://george.peabody.yale.edu/orn/>; Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley <http://elib.cs.berkeley.edu/cgi-bin/getmvzform?class=Avesyquery=all>) y literatura especializada (Hilty y Brown, 1986; Ridgely y Gwynne, 1989; Stiles y Skutch, 1989; Howell y Webb, 1995). El segundo método consistió en la generación de mapas de distribución potencial, obtenidos a partir de un número mínimo de 15 puntos de ocurrencia únicos (localidades únicas, Peterson, com. pers.), con lo que se obtuvieron los mapas finales para 441 especies.

Debido a la escala continental del área de estudio (Fig. 1), ésta fue dividida en cuadrantes de 1° x 1° (Fjeldså 2001). Dentro de esta gran área se encuentran los bosques montanos húmedos neotropicales, desde el este y sur de México hasta el noroeste de Argentina, los cuales se encuentran divididos en ecorregiones de acuerdo con Olson et al. (2001). Esto permitió la localización de áreas para la conservación dentro de áreas geográficas bien delimitadas. Aunque idealmente las áreas para la conservación deberían permitir la continuidad de regiones bióticas (Stattersfield et al. 1998), los cuadrantes tienen la ventaja de incluir dentro de un espacio bien delimitado distintos grados de complejidad ambiental, reflejada en gradientes altitudinales y topográficos.

Las prioridades de conservación fueron obtenidas mediante procedimientos de Complementariedad (Vane-Wright 1991). Este método se basa como primer paso en la detección del área que contenga el mayor número de especies del grupo bajo estudio. Las especies en esa área son eliminadas para una segunda ronda de elección, con lo que a continuación se selecciona el área que haya quedado con el mayor número de especies. El procedimiento se repite hasta que se haya cubierto la totalidad de especies de interés.

Con objeto de evaluar la importancia en las prioridades de conservación de las ecorregiones para las especies bajo alguna categoría de riesgo, se utilizaron los criterios de

amenaza propuestos por BirdLife International (2000), los cuales están basados en el tamaño del área de distribución y las tendencias poblacionales para cada especie. Dada la cantidad de especies utilizada, solo se tomaron en cuenta las tres categorías de riesgo de mayor importancia: vulnerable (VU), en peligro de extinción (EN) y crítica (CR).

RESULTADOS

El empleo de las distribuciones puntuales y potenciales mostró diferencias marcadas. Al utilizar los datos procedentes de las distribuciones puntuales para las 810 especies, el número de cuadrantes prioritarios obtenido fue de 73, 16 de los cuales se ubicaron en Mesoamérica (*sensu* Sánchez-González et al. en prensa; Fig. 1B), mientras que al utilizar los datos de distribución potencial (441 especies), se determinaron como prioritarios un total de 19 cuadrantes, de los cuales sólo 3 se ubicaron en Mesoamérica (Fig. 1C). Dentro de este número, se incluyeron 10 de los cuadrantes determinados como prioritarios a partir de las distribuciones potenciales.

Al conjuntar los datos procedentes de ambos grupos, el juego mínimo de áreas para la conservación de la avifauna endémica y restringida, con base en el análisis de complementariedad fue de 37 cuadrantes (Fig. 1D). En total, alrededor de 810 especies se encuentran incluidas dentro del juego mínimo obtenido. De este total, sólo 10 cuadrantes se encuentran localizados en Mesoamérica, mientras que los restantes 27 se encuentran localizados principalmente en los Andes y al centro de Costa Rica.

Debido a que los bosques en el área de estudio se encuentran constituidos por laderas de montaña que se encuentran cerca de áreas de tierras bajas, la diversidad de la avifauna resulta muy elevada como consecuencia del alto recambio de especies entre ambos hábitat, como el suroeste de Venezuela (incluyendo la Depresión del Táchira), el sur del Nudo Colombiano o el extremo norte de Perú (incluyendo la Depresión de Huancabamba). La distribución de los cuadrantes prioritarios para su conservación a lo largo de las ecorregiones (Olson et al. 2001), no es equitativa: mientras que en la ecorregión de las Yungas de Perú se requiere un mínimo de siete cuadrantes para la protección de su avifauna, algunas ecorregiones en los Chimalapas y Oaxaca no se encuentran cubiertas por ningún cuadrante (Fig. 2).

El análisis de especies bajo alguna categoría de riesgo por ecorregiones destacó a la Cordillera de la Costa, al norte de Venezuela, como la ecorregión que contiene la mayor cantidad de especies en situación crítica, seguida por las Yungas de Perú. La mayor cantidad de especies en peligro de extinción habitan los valles interandinos de Colombia, en las laderas de los Valles del Cauca y Magdalena, mientras que la mayor cantidad de especies en situación vulnerable se localizó en las laderas con bosques húmedos de la región del Chocó, al oeste de Colombia y de Ecuador (Figura 3).

DISCUSIÓN

La diferencia detectada entre el número de cuadrantes para Mesoamérica y Sudamérica es un resultado directo de la mayor cantidad de especies totales en Sudamérica, además del elevado endemismo y una alta cantidad de especies completamente restringidas (ecológicamente) a estos ambientes. Aunque también los bosques montanos húmedos en Mesoamérica presentan una diversidad elevada, las especies en la región presentan una menor restricción ecológica, siendo compartidas con al menos otro hábitat colindante al hábitat principal (Sánchez-González y Navarro, en prep.).

Esta diferencia entre el número de cuadrantes determinados para ambas regiones como prioritarios para la conservación de las aves, en los cuales se cubre el 100% de las especies restringidas a estos bosques, puede deberse a distintas características importantes de la distribución de los diferentes taxones y de las ecorregiones en que habitan. Lo anterior sugiere que un gran número de taxones mesoamericanos se encuentran ampliamente distribuidos; por otra parte, las ecorregiones en las que habitan presentan una mayor homogeneidad que sus contrapartes sudamericanas. Las especies endémicas y cuasiendémicas (Hernández-Baños et al. 1995), así como las especies restringidas muestran una respuesta similar (Sánchez-González y Navarro en prep.); mientras que los hábitat muestran mayor diferenciación a la determinada previamente (Cracraft 1985) en la parte norte de Sudamérica (Sánchez-González et al., en prensa).

Las especies de los bosques montanos húmedos en Mesoamérica presentan una distribución geográfica más amplia que las especies sudamericanas, por lo que el número de cuadrantes determinados constituyó una menor cantidad. Muchos de los taxones mesoamericanos alcanzan en algunos casos los bosques montanos de Sudamérica, como *Chlorospingus ophthalmicus*, que se distribuye hasta el noroeste de Argentina, o *Aulacorhynchus prasinus* y *Buarremon brunneinucha*, mismos que se distribuyen hasta el norte de Bolivia. Dado que el criterio tomado por los análisis de complementariedad es uno que inicia por los cuadrantes que presentan el mayor número de especies, es de esperar que las áreas elegidas, más diversas, incluyan especies ampliamente distribuidas, lo que ocasiona que la importancia relativa de las áreas mesoamericanas disminuya progresivamente. Sin embargo, algunas poblaciones distintivas de varias especies quedarían fuera de las prioridades de conservación de aplicar el método de complementariedad de manera rigurosa. Esto podría ocasionar la pérdida de distintos linajes no reconocidos actualmente como especies por la taxonomía tradicional (e. g. AOU 1998), varios de los cuales han sido recientemente estudiados en Mesoamérica, como es el caso de *Chlorospingus ophthalmicus* (García-Moreno et al. 2004, Sánchez-González et al. 2007) y *Aulacorhynchus prasinus* (Navarro et al. 2001, Puebla-Olivares et al. en prensa).

Los cuadrantes determinados se localizaron en áreas estratégicas para la conservación de la avifauna de estos bosques. De interés particular son los cuadrantes ubicados en áreas con alta diversidad β , pues incluyen la avifauna que se encuentra en distintas ecorregiones y/o regiones avifaunísticas, entre las cuales se incluyen sitios con elevado endemismo como la cordillera andina de Mérida en Venezuela, o sitios con alta diversidad específica posiblemente generada por eventos vicariantes, como la Depresión de Huancabamba, recientemente determinada como perteneciente a una misma área de endemismo (Sánchez-González et al. en prensa).

A partir de las diferencias detectadas entre los cuadrantes procedentes de los diferentes conjuntos de datos (puntuales, distribución potencial y la combinación de ambos), se hace evidente la necesidad de contar con datos sobre la distribución de las especies relativamente completos. Como era de esperarse, el uso exclusivamente de puntos de registro generó un elevado número de cuadrantes, mismo que disminuyó hasta una tercera parte al usar aproximadamente la mitad

de las especies seleccionadas para las que se contó con un modelo potencial predictivo, y hasta aproximadamente la mitad cuando fueron utilizados los datos procedentes de ambos conjuntos. Dado que los esfuerzos de conservación deben tomar en cuenta las necesidades de suelo demandadas por las distintas poblaciones humanas actualmente, las prioridades de conservación deben estar dirigidas a la conservación del mayor número de especies y poblaciones en un número de áreas que permita el desarrollo conjunto con las poblaciones humanas. Los cuadrantes determinados en este estudio se encuentran ubicados prácticamente en las mismas áreas determinadas por Fjeldså (2001), quien utilizó cuadrantes de 15' para la región de los Andes, así como la combinación de puntos de registro y una aproximación muy parecida a las áreas de distribución potencial, aunque basados en el criterio de conocimiento del investigador sobre las especies en el área. Dado que los cuadrantes de Fjeldså (2001) cubren un área aproximada de 729 km² cerca del ecuador, la priorización de áreas prioritarias para la conservación resulta con mayores posibilidades que para los cuadrantes de 1° x 1° de amplitud. Sin embargo, su estudio se concentró en la cordillera andina, excluyendo de esta manera los bosques montanos húmedos de Mesoamérica y la parte sur de Centroamérica. Este estudio entonces, permite la localización de áreas prioritarias para la conservación dentro de ambas regiones, lo que posibilita la detección de áreas prioritarias más precisas una vez que se cuente con información detallada.

El estudio continuo de la filogenia y filogeografía de distintos grupos de especies permitirá un conocimiento detallado de la evolución y diversificación de los taxones involucrados, además de que permitirá esclarecer la categoría taxonómica de un gran número de poblaciones bien diferenciadas (actualmente reconocidas como subespecies), las cuales podrían eventualmente constituir especies, lo cual podría incrementar las demandas de conservación. Algunos estudios han mostrado ya la importancia del reconocimiento de estas poblaciones bien diferenciadas, otorgándoles estatus de especies bajo conceptos de especie alternativos (Navarro-Sigüenza y Peterson 2004) y cuyo reconocimiento permitirá la redefinición de las áreas prioritarias para su conservación (Peterson y Navarro 1999, Peterson 2006).

LITERATURA CITADA

- American Ornithologists' Union (A. O. U.). 1998. Check-list of North American birds, 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Arizmendi, M. C. 2003. Estableciendo prioridades para la conservación de las aves. En: Gómez de Silva, H. y A. Oliveras de Ita. Conservación de Aves. Experiencias en México. CIPAMEX-CONABIO.
- Arizmendi, M. C. y L. Márquez Valdelamar. 2000. Áreas de importancia para la conservación de las aves en México. CIPAMEX, México, D. F.
- BirdLife International. 2000. Threatened birds of the World. Barcelona y Cambridge, UK: Lynx Edicions and BirdLife International.
- Brown A. D. y M. Kappelle. 2001. Introducción a los bosques nublados del Neotrópico: una síntesis regional. In: Kappelle, M. y A. D. Brown, eds. Bosques nublados del Neotrópico. INBio, Santo Domingo de Heredia, 25-40.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. Ornithological Monographs 36: 49-84.
- Fjeldså J. 2001. Cartografiar la avifauna andina: Una base científica para establecer prioridades de conservación. In: Kappelle, M., A. D. Brown, eds. Bosques nublados del Neotrópico. INBio, Santo Domingo de Heredia, 125-152.
- Fjeldså, J. y Krabbe, N. 1990. Birds of the high Andes. Apollo Books, Svendborg.
- 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.
- Hernández-Baños B. E., A. T. Peterson, A. G. Navarro y B. P. Escalante-Pliego. 1995. Bird faunas of the humid montane forests of Mesoamerica: Biogeographic patterns and priorities for conservation. Bird Conservation International 5: 251-277.
- Hilty S. L. y W. L. Brown. 1986. Birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Howell, S. N. G., S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, Oxford.
- Mayr, E. 1946. The number of species of birds. *Auk* 63: 64-69.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano, and H. Benítez-Díaz. 2001. Species limits in mesoamerican *Aulacorhynchus* toucanets. *Wilson Bulletin* 113: 363–372.
- Navarro A.G. y A. T. Peterson. 2004. An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica* 4: <http://www.biotaneotropica.org.br/v4n2/pt/abstract?taxonomic-review+BN03504022004>)
- Navarro, A. G. y L. A. Sánchez-González. La diversidad de las Aves. En: Gómez de Silva, H. y A. Oliveras de Ita. Conservación de Aves. Experiencias en México. CIPAMEX-CONABIO.
- 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. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *Bioscience* 51: 933-938.
- Peterson A. T. 1998. New species and new species limits in birds. *Auk* 115: 555-558.
- Peterson A. T. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modelling. *Condor* 103: 599-605.
- Peterson, A, T. 2006. Taxonomy is important in conservation: A preliminary reassessment of Philippine species-level bird taxonomy. *Bird Conservation International* 16: 155-173.
- Peterson, A, T., y A. G. Navarro. 1999. Alternate species concepts as bases for determining priority conservation areas. *Conservation Biology* 13: 427-431.
- Peterson A. T., L. G. Ball y K. P. Coohon. 2002. Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modelling methods. *Ibis* 144: 27-32.
- Puebla-Olivares, F., E. Bonaccorso, A. Espinosa de los Monteros, K. E. Omland, J. Llorente, A. T. Peterson y A. G. Navarro. In press. Speciation in the emerald toucanet (*Aulacorhynchus prasinus*) complex. *Auk*
- Ridgely R.S., J. A.Gwynne Jr. 1989. A guide to the birds of Panama, with Costa Rica, Nicaragua, and Honduras. 2nd Ed. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Rojas-Soto, O. R., O. Alcántara-Ayala y A. G. Navarro. 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: A parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography* 30: 449-461.
- Rzedowski, J. 1986. *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F.
- Sánchez-González, L. A., A. 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.
- Sánchez-González, L. A., J. J. Morrone y A. G. Navarro-Sigüenza. En prensa. Distributional patterns of the neotropical humid montane forest avifaunas. *Biological Journal of the Linnean Society*.
- Stattersfield, A. J., M. J. Crosby, A. J. Long y D. C. Wege. 1998. *Endemic bird areas of the World. Priorities for Biodiversity Conservation*. BirdLife Conservation Series No. 7.
- Stiles F. G. y A. F. Skutch. 1989. *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University Press, New York.
- Stockwell, D. R. B. 1999. Genetic algorithms II. In Fielding, A. H. (ed.). *Machine learning methods for Ecological Applications*: 123-144. Kluwer Academic Publishers, Boston, Mass.
- Stockwell D. R. B. y J. R. Noble. 1992. Induction of sets of rules and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 33: 385-390.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds: Ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J., and Williams, P. H. (1991). What to protect? - systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55, 235-54.
- Wiley, E. O., K. M. McNyset, A. T. Peterson, C. R. Robins y A. M. Stewart. 2003. Niche modelling and geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm. *Oceanography* 16: 120-127.
- Wilson, E. O. 1985. The biological diversity crisis. *Bioscience* 35: 700-706.

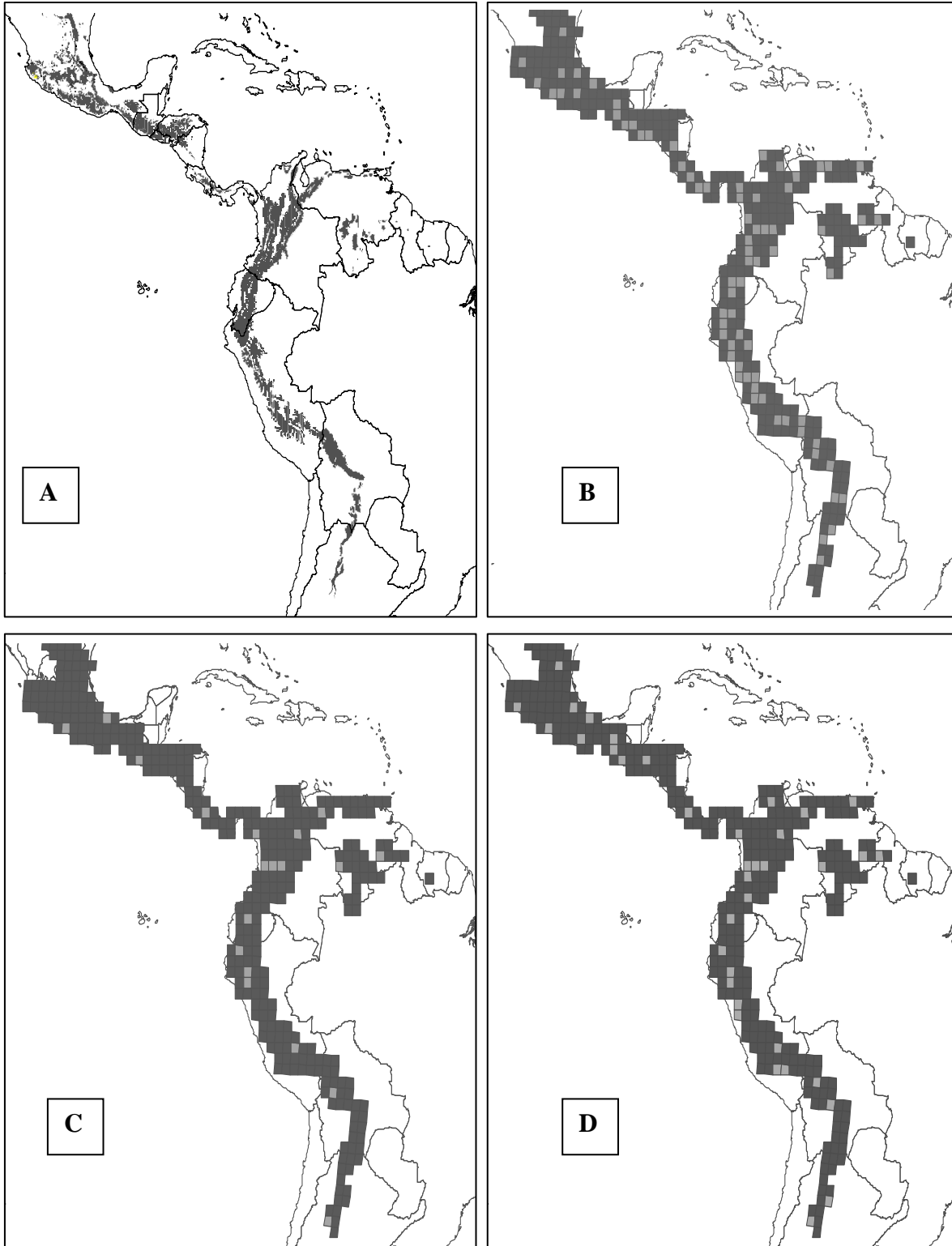


Figura 1. Áreas prioritarias para la conservación del 100% de las aves restringidas a los bosques montanos húmedos del Neotrópico con base en cuadrantes de $1^\circ \times 1^\circ$. Región de estudio (A), Juego mínimo de cuadrantes utilizando solo datos puntuales (B), Juego mínimo de cuadrantes utilizando solo datos de modelos predictivos (C) y Juego mínimo de cuadrantes utilizando solo ambos conjuntos de datos (D).

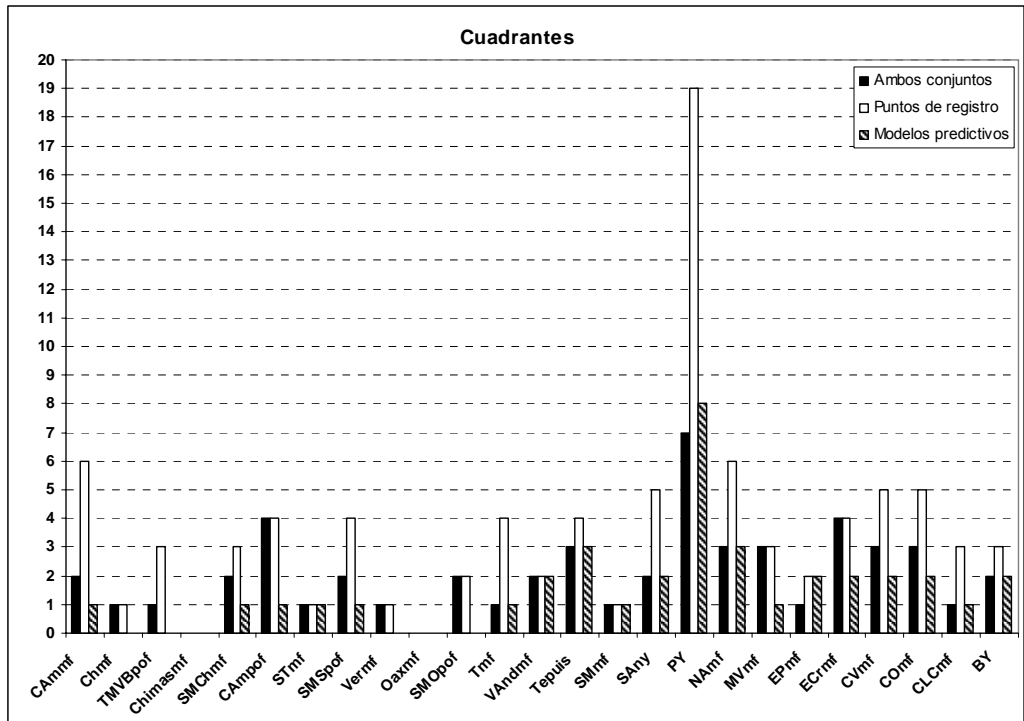


Figura 2. Número de cuadrantes por ecorregión.

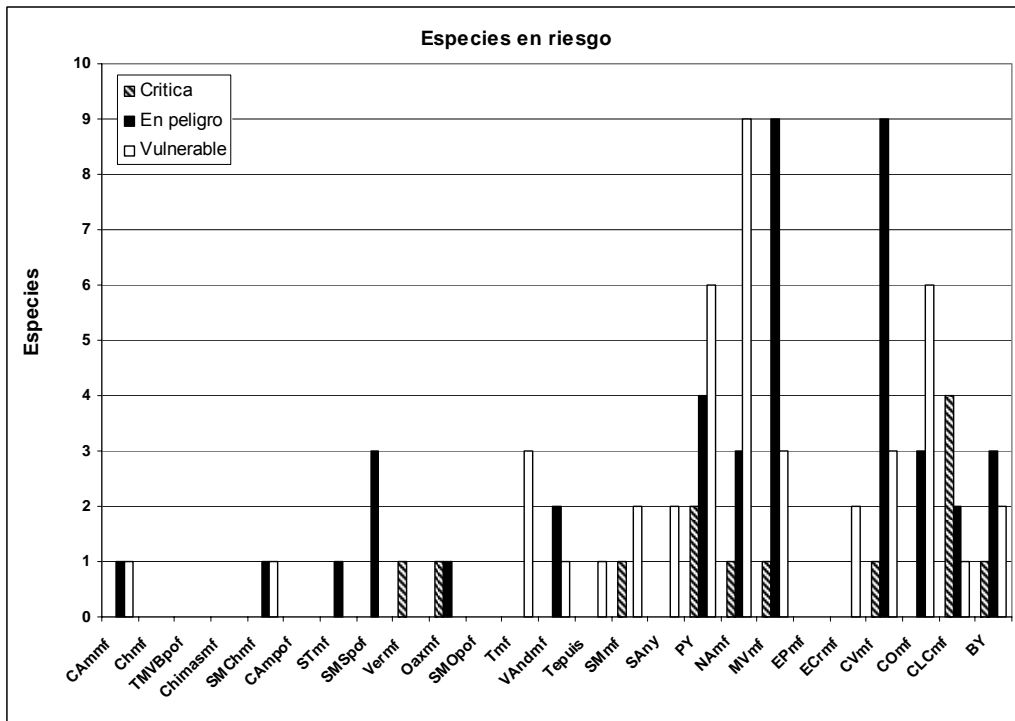


Figura 3. Especies bajo alguna categoría de riesgo por ecorregión

CONCLUSIONES GENERALES

La alta diversidad observada entre la avifauna de los bosques montanos húmedos del Neotrópico es el resultado de dos factores principales: la historia y la ecología, esta última a través de los cambios climáticos que han producido cambios en su extensión geográfica y en la estructura de su biota. Estos dos factores han promovido el desarrollo de una de las biotas más diversas en el Neotrópico (Churchill et al. 1995; Brown y Kappelle 2001; Fjeldsâ y Krabbe 1990), debido a la amplia influencia que tienen en la evolución y desarrollo de estos bosques. Ecológicamente, los bosques montanos húmedos del Neotrópico, se encuentran limitados a las laderas de montañas en las cuales reciben una alta cantidad de humedad procedente de las nubes y la niebla, lo que en consecuencia ocasiona que estos hábitat se desarrollen solo en algunos sitios, por lo cual su distribución es lineal y fragmentaria, encontrándose a manera de archipiélago (Churchill et al. 1995; Brown y Kappelle 2001; Luna et al. 2001). Históricamente, estos bosques han mostrado cambios en su composición biótica y en sus límites geográficos altitudinales y latitudinales como consecuencia de los cambios climáticos (Wijninga 1995, Webster 1995; van der Hammen y Hooghiemstra 2001).

Los cambios climáticos ocurridos durante el Terciario (Zachos et al. 2001) influenciaron la composición biótica y la extensión geográfica de un gran número de hábitats, entre ellos, los bosques montanos húmedos (Wijninga 1995, van der Hammen y Hooghiemstra 2001). Durante el Pleistoceno, las máximas glaciales provocaron una reducción en la superficie boscosa, debido a una disminución en los regímenes pluviales como resultado de la retención del agua en forma de hielo. Durante estas fases climáticas, la distribución de todos los cinturones de vegetación presentó desplazamientos verticales en las laderas de las montañas, como lo indican los estudios realizados con núcleos procedentes de sedimentos lacustres en los Andes colombianos, donde son evidentes desplazamientos de hasta 1000-1500m ladera abajo en las montañas (Wijninga 1995, Webster 1995, van der Hammen y Hooghiemstra 2001). Estos desplazamientos verticales probablemente permitieron el contacto de los bosques montanos húmedos, permitiendo una mezcla de elementos, lo cual sugiere que la composición actual de estos bosques es un resultado reciente (Webster 1995). Durante estos desplazamientos verticales, la superficie de los bosques montanos húmedos probablemente aumentó, al poder colonizar áreas más bajas que permitieron su conexión con distintos fragmentos hasta entonces aislados en diferentes laderas.

La composición de la vegetación de estos bosques presenta una clara separación entre floras con orígenes biogeográficos distintos a la altura de la Depresión de Nicaragua. Aunque en la actualidad la vegetación de estos bosques se encuentra conformada por elementos laurásicos y elementos de origen gondwánico, esta mezcla de elementos bióticos podría ser relativamente reciente (Graham 1995, Webster 1995). Estos cambios climáticos promovieron además la migración de distintos taxones con afinidades laurásicas (hacia Sudamérica) y gondwánicas (hacia Mesoamérica) que se establecieron en los bosques montanos húmedos, donde se mezclaron con elementos que evolucionaron *in situ* (Axelrod 1975). Se ha sugerido

que hacia el Eoceno, los bosques montanos mesoamericanos evolucionaron en un principio como una extensión de los bosques laurásicos (Rzedowski 1991), lo cual se encuentra evidenciado por géneros como *Fagus*, *Liquidambar*, *Pinus* y *Oreomunnea*, entre otros, los cuales que no colonizaron Sudamérica debido a la barrera ecoclimática representada por las tierras bajas de Nicaragua (Gentry 1982). Por su parte, los bosques montanos del sur de Centroamérica se encuentran dominados por taxones andinos y de origen neotropical (Gentry 2001), incluyendo al estrato arbóreo (Kappelle et al. 1992), mientras que en Sudamérica durante el Eoceno taxones tales como *Podocarpus* y *Weinmannia* alcanzaron latitudes norteñas, a medida que la elevación aumentaba (van der Hammen y Hooghiemstra 2001). Posteriormente, el acercamiento de Norteamérica y Sudamérica, hacia el Plioceno, fomentó el intercambio de taxones vía el arco de islas de Centroamérica, y hacia el Pleistoceno, taxones como *Quercus*, *Alnus*, *Junglans* y *Myrica* pudieron colonizar la parte norte de los Andes (Graham 1995, Van der Hammen y Hooghiemstra 2001), mientras que distintos taxones sudamericanos como *Desfontainia* y *Escallonia* alcanzaron solo los bosques montanos del sur de Centroamérica, nuevamente debido a la barrera ecoclimática formada por la Depresión de Nicaragua. Sin embargo, taxones como *Podocarpus*, *Weinmannia*, *Drimys* y *Centropogon* alcanzaron los bosques montanos del norte de Mesoamérica hacia el Plioceno (Webster 1995).

A lo largo del tiempo, se han formulado distintas hipótesis para explicar las causas detrás de la alta diversidad avifaunística observada en estos bosques (Graves 1985; Fjeldså et al. 1999; Fjeldså 1995). La forma lineal de distribución ha sido tomada como un elemento fundamental en la evolución de la avifauna de estos bosques. Se ha sugerido que distintas catástrofes naturales, como los deslizamientos de tierra, fragmentan estos bosques causando variación geográfica entre las especies que los habitan, lo que conduce con el paso del tiempo a una alta tasa de especiación como consecuencia del cese en el flujo génico entre poblaciones antes continuas (Graves 1985). Las condiciones ecológicas y de aislamiento prevalecientes dentro de estos fragmentos producen también diferencias fácilmente observables en los fenotipos de distintas especies; conduciendo a la diferenciación geográfica entre las distintas poblaciones que quedan confinadas a los fragmentos resultantes. Las presiones de selección entre fragmentos pueden ser similares, produciendo un tipo especial de variación. Entre la avifauna de los bosques montanos húmedos de los Andes se han detectado patrones de variación geográfica en los cuales dos poblaciones separadas por una población intermedia presentan caracteres similares en la coloración del plumaje, mientras que la población intermedia presenta caracteres completamente distintos. Este patrón ha sido denominado "leapfrog" o "salto de rana" (Remsen 1984). Aunque en un principio fue identificado en las aves de los bosques andinos, el patrón también ha sido detectado en las poblaciones mesoamericanas de *Chlorospingus ophthalmicus* (Sánchez-González et al. 2007), lo cual sugiere que este tipo de variación es un fenómeno recurrente entre las aves habitantes de este tipo de bosques.

Posiblemente, las condiciones ecológicas que generan la variación geográfica se han mantenido estables en ciertas regiones a lo largo del tiempo (Fjeldså 1995). Se ha sugerido

que las distribuciones congruentes de distintas especies y su edad relativa, calculada mediante análisis de hibridación de ADN, indica que algunas de estas áreas localizadas se han mantenido con condiciones ecológicas estables a lo largo del tiempo (Fjeldså et al. 1999), lo cual les ha permitido funcionar como sitios de conservación de mantenimiento de linajes antiguos y de manera simultánea, como sitios donde se ha generado una alta tasa de especiación (Fjeldså 1995; Roy et al. 1997). Esta función dual podría ser responsable de la alta diversidad de la avifauna observada en estos bosques.

La alta tasa de especiación dentro de estos bosques ha producido en consecuencia una alta cantidad de especies endémicas y cuasiendémicas dentro de este hábitat. Aunque estos bosques se encuentran ampliamente distribuidos a lo largo de un gradiente latitudinal desde México hasta Argentina, la avifauna presenta patrones de distribución particulares que permiten la caracterización de distintas áreas de endemismo. El uso de distribuciones obtenidas a través de puntos de registro para las distintas especies permitió a Cracraft (1985), la caracterización de 10 áreas de endemismo distribuidas a lo largo de los Andes. Sin embargo, los patrones de distribución de la avifauna de estos bosques parecen ser más complejos de lo esperado; el análisis de estos patrones mediante el uso de mapas de distribución potencial para alrededor de 441 especies, así como el uso de una categoría supraespecífica como el género (Cracraft 1991; Porzecanski y Cracraft 2005; Nihei 2006), demostró un número mayor de áreas de endemismo en Sudamérica, algunas de las cuales se encontraban inmersas dentro de las áreas previamente determinadas. Además de un incremento en el número de áreas de endemismo, el análisis sugirió cambios en la conformación geográfica de algunas áreas (Cracraft 1985; Hernández-Baños et al. 1995; Peterson et al. 1998), como en las ubicadas en los bosques montañosos húmedos de Perú y México. Distintos accidentes geográficos notables quedaron incluidos dentro de áreas de endemismo detectadas en este trabajo, como el Istmo de Tehuantepec, al sureste de México y la Depresión de Huancabamba, al norte de Perú. Aunque ambos accidentes geográficos han promovido la especiación para distintos taxones a ambos lados de la barrera (Vuilleumier 1969b, 1980; Peterson et al. 1999), estos accidentes no parecen haber tenido el mismo impacto en la evolución de una avifauna para la cual también se incluye al género. Distintos trabajos han mostrado la existencia de poblaciones pertenecientes a la misma especie en ambos lados (p. e. Fjeldså y Krabbe 1990), aunque la revisión taxonómica de muchos de estos podrían culminar en la distinción de varias especies, lo que podría alterar el panorama antes descrito (p. e. García-Moreno et al. 2004, Sánchez González et al. 2007), sin embargo, distintas especies muestran ausencia de variación geográfica detectable a lo largo de su distribución en los Andes (p. e. *Ampelion rubrocristatus*, Fjeldså y Krabbe 1990), lo cual sugiere uniformidad a lo largo de estos hábitat, o la colonización de manera diferencial por parte de la avifauna.

El análisis de los patrones de distribución de la avifauna utilizando una combinación entre las áreas de distribución potencial y PAE (Análisis de Parsimonia de Endemismos) demostró que la avifauna de estos bosques ha evolucionado hasta llegar a la existencia de dos grupos de avifaunas: un grupo Mesoamericano y uno Sudamericano, ambos separados por la

Depresión de Nicaragua. Distintos géneros de aves como *Atthis*, *Lamprolaima*, *Aspatha*, *Penelopina* y *Oreophasis*, evolucionaron en Mesoamérica, separados por esta barrera ecoclimática de sus contrapartes en Sudamérica. De manera interesante, los bosques montanos de la Cordillera de Talamanca, en Costa Rica y el oeste de Panamá están más estrechamente relacionados con los bosques montanos húmedos de Sudamérica. Esta relación se encuentra soportada por géneros como *Grallaricula*, *Buthraupis* y *Scytalopus*, así como por poblaciones aisladas de especies como *Chlorospingus flavigularis*, además de mostrar una clara relación con las diferencias determinadas con distintos componentes florísticos de estos bosques (Gentry 2001).

El impacto que los factores históricos y ecológicos han ejercido sobre la avifauna de estos bosques ha producido la evolución de una avifauna única, en la cual se encuentran distintos elementos restringidos geográficamente y ecológicamente. La evaluación del grado de restricción de diferentes taxones en estos bosques fue realizada mediante el cálculo de un índice de restricción, basado en índices de endemismo (Kerr, 1997; Crisp et al. 2001; Linder 2001). Esto reveló la existencia de tres componentes principales que componen la avifauna de estos bosques: un componente completamente restringido, un componente compartido con altitudes superiores y un componente compartido con altitudes inferiores. Aunque presentes a lo largo de la distribución de estos bosques en el Neotrópico, la importancia relativa de cada uno de estos elementos mostró variación a lo largo del gradiente latitudinal. La avifauna completamente restringida constituyó el 10% de la avifauna de estos bosques en Mesoamérica, sin embargo, su importancia relativa aumentó hasta >25% al sur de la Depresión de Nicaragua. Esta barrera separó también a los componentes que se encuentran compartidos con hábitats de elevaciones superiores e inferiores; mientras que en Mesoamérica el componente compartido con altitudes superiores fue el más importante, el componente de altitudes inferiores cobró mayor importancia al sur de esta misma barrera, en correspondencia con la composición de la vegetación en estos bosques. Lo anterior sugiere que ambos elementos bióticos han respondido de la misma manera a los distintos episodios de dispersión-vicarianza asociados con cambios climáticos, mismos que pudieron haber modificado la estructura de la biota en estos bosques al permitirles adquirir elementos bióticos de los hábitats adyacentes (Brumfield y Edwards 2007).

La influencia que estos factores han ejercido a lo largo del tiempo ha hecho que la avifauna de estos bosques se encuentre además formando agregados de diversidad de especies endémicas y de especies totales en sitios geográficamente localizados en este hábitat. La riqueza mostró dos máximos localizados en ambos extremos en Centroamérica, mientras que en Sudamérica mostró máximos al norte de Venezuela y el noreste de Colombia, desde el centro de Colombia al norte de Ecuador, el extremo sur de Ecuador y el noroeste de Perú, el centro y el sur de Perú. El endemismo mostró algunas similitudes notables: en Centroamérica se encontraron máximos en las sierras ubicadas al sureste de México y al sur de Costa Rica y el oeste de Panamá, mientras que en Sudamérica destacan la Sierra de Mérida, en Venezuela; un área localizada entre el centro de Colombia y el norte de Ecuador; el

sur de Ecuador y el noroeste de Perú, el centro y el sureste de Perú y finalmente, el centro de Bolivia. Estas coincidencias en la riqueza de especies totales y de especies endémicas están ampliamente correlacionadas con sitios en los cuales se encuentran barreras geográficas y ecológicas, como el área del Chocó, al suroeste de Colombia. Se ha sugerido que la variación producida por la distribución geográfica diferencial es consecuencia de las condiciones ecológicas prevalecientes a lo largo del gradiente, lo cual genera la existencia de áreas ecológicamente estables (Fjeldsá 2001), que además podrían promover lo antes mencionado con respecto a la persistencia de linajes antiguos, así como la generación de nuevas especies (Fjeldsá 1995). Estos sitios de alta estabilidad ecológica localizados mediante sistemas de percepción remota (Fjeldsá et al. 1999), se encuentran en regiones donde la cordillera andina muestra una fuerte curvatura o se encuentra intersectada por cañones profundos, lo cual produce el aislamiento necesario para la persistencia de una diversidad biótica, como el área de Cuzco en Perú o algunos sitios al sur de Ecuador (Fjeldsá 1995, 2001). Aunque estos análisis no han sido realizados en Mesoamérica o la parte norte de los Andes, la porción sur de la Sierra Madre Oriental en México o el sur de Colombia reúnen las condiciones necesarias para ser consideradas áreas de este tipo.

La alta diversidad de la avifauna de estos bosques se ve incrementada cada año con la llegada de especies que utilizan este hábitat (parcial o totalmente) durante su temporada no reproductiva. Sin embargo, las mismas condiciones ecológicas como la alta humedad, que han promovido la evolución de una de las avifaunas más diversas del mundo, parece ser responsable de la baja densidad de especies migratorias en este hábitat, al menos entre las especies migratorias neárticas (Terborgh 1989) que pasan la temporada no reproductiva en México y el norte de Centroamérica, principalmente. Distintos trabajos, en los cuales se ha estudiado la evolución del nicho entre las aves migratorias neárticas (Nakazawa et al. 2004; Martínez-Meyer et al. 2004), han mostrado dos tendencias en estas especies: aquellas que cambian de nicho ecológico entre la temporada reproductiva (“niche shifters”) y aquellas que mantienen el mismo en ambas temporadas (“niche followers”). Dado que un número importante de especies neárticas caracterizadas como “niche followers” se reproducen en los bosques de pino y pino-encino, mismos que reciben y conservan una menor cantidad de humedad con respecto a los bosques montanos húmedos, la importancia de estos últimos para las especies migratorias es mucho menor que la que los bosques de pino y pino-encino tienen durante la temporada no reproductiva. Por su parte, entre los “niche shifters” se encuentran especies que se reproducen en los bosques de abetos (*Picea*), se encuentran durante la temporada no reproductiva en bosques de tierras bajas, mismos que mantienen condiciones ecológicas distintas de sus contrapartes montanas. Aunque la mayor parte de las especies migratorias neárticas se encuentra en México y el norte de Centroamérica, un número pequeño de estas especies se encuentra en los bosques montanos andinos durante la temporada no reproductiva. Éstas pertenecen a especies que tienen áreas de reproducción boreal o al sureste de E. U., y cuya ruta migratoria principal es a lo largo de las tierras bajas del Golfo de México y Centroamérica (Kelly y Hutto 2005).

Algunas especies presentan movimientos migratorios desde la parte sur del continente americano hacia el norte del mismo. Estas especies se denominan migratorias australes (Chesser 1998, Jahn et al. 2004), y comparativamente, son más importantes en los bosques montanos húmedos que sus contrapartes neárticas. La mayor parte de estas especies se encuentran en bosques templados al sur de Argentina y Chile y pasan la temporada no reproductiva en áreas templadas del centro y norte de los Andes o en el área de las pampas (Stotz et al. 1996). Aunque se carece de estudios sobre la evolución del nicho en especies migratorias australes, algunas especies migran al norte hacia los bosques montanos húmedos del noroeste de Argentina, los cuales podrían presentar condiciones ecológicas ligeramente distintas al resto (Webster 1995), mientras que otras especies parten de estas áreas hacia los bosques montanos húmedos de Perú y Bolivia (p. e. *Turdus nigriceps*). La representación taxonómica de las aves migratorias en estos bosques muestra también diferencias entre las especies migratorias neárticas y las australes: mientras las primeras se encuentran constituidas principalmente por la familia Parulidae, las migratorias australes se encuentran constituidas por especies de la familia Tyrannidae, lo cual muy probablemente se encuentre relacionado con el número de especies en ambas familias y su distribución en ambos extremos del continente americano.

Finalmente, es necesario establecer de una red de áreas naturales destinadas a la protección de la avifauna de estos bosques, que es una de las más diversas del mundo (Fjeldså 2001). Con objeto de establecer prioridades de conservación, se han propuesto distintos criterios relacionados con el tamaño del área de distribución geográfica total y con los tamaños y tendencias poblacionales de las especies (BirdLife Internacional 2000), así como estrategias basadas en la protección de especies individuales y/ o sus hábitat. Sin embargo, estas estrategias podrían no incluir a distintas especies para las cuales se conocen áreas de distribución amplias, así como tendencias poblacionales estables. Entre los distintos métodos de análisis empleados en el establecimiento de prioridades de conservación destaca el análisis de complementariedad (Vane-Wright et al. 1991), el cual puede ser empleado para la protección de todas las especies de interés.

De manera interesante, el número de áreas identificadas como prioritarias para la conservación cambió al utilizar los datos procedentes de puntos de registro o áreas de distribución potencial, mientras que una aproximación en la cual se combinaron ambos conjuntos de datos identificó un número de áreas prioritarias intermedio. De manera interesante, las áreas identificadas se localizaron en sitios que muestran un alto recambio de especies (alta diversidad β) originado por la diversidad topográfica de las áreas (al incluir barreras geográficas importantes), que pueden permitir una alta cantidad de especies endémicas. Aunque en el ejercicio realizado el 100% de la avifauna de estos bosques quedó incluido dentro de alguno de los sitios identificados, los resultados de los análisis de priorización deben ser tomados con cuidado. Dado que la mayor parte de estos sitios se localizaron en los Andes debido a que el criterio primario de elección es la cantidad de especies, las especies ampliamente extendidas en estos bosques siempre quedan incluidas en

estos, por lo cual éstas ya no pueden ser tomadas en cuenta para la elección de otros sitios. Esta es la causa de la menor cantidad de áreas identificadas en Mesoamérica, sin embargo, estudios taxonómicos recientes han mostrado la diferenciación que las poblaciones de especies como *Aulacorhynchus prasinus* (Puebla-Olivares et al., en prensa) y *Chlorospingus ophthalmicus* (García-Moreno et al. 2004, Sánchez-González et al. 2007), mismas que quedarían sin protección al seguir de manera estricta los criterios de los análisis de complementariedad.

El conocimiento detallado de las áreas de distribución de las especies es fundamental no solo en el establecimiento de las prioridades de conservación de la avifauna de estos bosques (Fjeldsá 2001), sino además en el establecimiento de las relaciones históricas entre la avifauna de estos hábitat. Aunque este conocimiento probablemente no sea adquirido de manera detallada para una gran cantidad de taxones, los métodos de obtención de distribuciones potenciales son una alternativa que permite, mediante un modelo distribucional, la realización de análisis que permiten una visión integral de patrones históricos y ecológicos de la biota de distintos hábitats.

LITERATURA CITADA

- American Ornithologists' Union (A. O. U.). 1998. *Check-list of North American birds, 7th ed.* American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Arctander, P. y J. Fjeldså. 1994. Andean tapaculos of the genus *Scytalopus* (Aves, Rhinocryptidae): a study of speciation using DNA sequence data. Pp. 205-225. En: Loeschcke, V., J. Tomiuk y S. K. Jain (eds.) *Conservation Genetics*. Birkhäuser Verlag/ Basel.
- Axelrod, D. I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan geoflora. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 280-334.
- Brooks, D. R. y G. P. van Veller. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 30: 819-825.
- Brown, A. D. y M. Kappelle. 2001. Introducción a los bosques nublados del Neotrópico: una síntesis regional. Pp. 25-40. En: Kappelle, M. y A. D. Brown (Eds.). *Bosques nublados del Neotrópico*. INBio, Costa Rica.
- Brumfield, R. T. y S. V. Edwards. 2007. Evolution into and out of the Andes: A Bayesian analysis of historical diversification in *Thamnophilus* antshrikes. *Evolution* 61: 346-367.
- Brumfield, R. T. y J. V. Remsen Jr. 1996. Geographic variation and species limits in *Cinnycerthia* wrens of the Andes. *Wilson Bulletin* 108: 205-227.
- Carr, A. F. 1950. Outline for a classification of animal habitats in Honduras. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 94: 563-594.
- Chesser, R. T. 1998. Further perspectives on the breeding distribution of migratory birds: South American austral migrant flycatchers. *Journal of Animal Ecology* 67: 69-77.
- Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn (Eds.). 1995. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Clements, J. F. y N. Shany. 2001. *A field guide to the birds of Peru*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1999. "Uso de suelo y vegetación modificado por CONABIO". *Escala 1: 1 000 000*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36: 49-84.
- Cracraft, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: Hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany* 4: 211-227.
- Cracraft, J. y R. O. Prum. 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* 42: 603-620.
- Crisp, M. D., S. Laffan, H. P. Linder y A. Monro. 2001. Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* 28: 183-198.
- Escalante, P., A. G. Navarro y A. T. Peterson. 1993. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México. Pp. 279-304. En:

- Ramammorthy, T. P. *et al.* (eds.). *Diversidad Biológica de México, orígenes y distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Espinosa, D., J. J. Morrone, C. Aguilar y J. Llorente. 2000. Regionalización biogeográfica de México: provincias bióticas. Pp. 61- 94. En: Llorente, J., E. González y N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. II*. CONABIO-UNAM, México.
- ESRI (Environmental System Research Institute). 2000. *ArcView GIS Ver. 3.2a*. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California, USA.
- Fjeldså, J. 1995. Geographical patterns of neoendemic and older relict species of Andean forest birds: the significance of ecologically stable areas. Pp. 89-102 en Churchill, S., H. Balsu, E. Forero y J. L. Luteyn (Eds.). *Biodiversity and conservation of the Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Fjeldså J. 2001. Cartografiar la avifauna andina: Una base científica para establecer prioridades de conservación. In: Kappelle M, Brown AD, eds. *Bosques nublados del Neotrópico*. INBio, Santo Domingo de Heredia, 125-152.
- Fjeldså, J. y N. Krabbe. 1990. *Birds of the High Andes*. Apollo Books, Copenhagen.
- Fjeldså J., E. Lambin y B. Mertens. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography* 22: 63-78.
- García-Moreno, J. y J. Fjeldså. 1999. Re-evaluation of species limits in the genus *Atlapetes* based on mtDNA sequence data. *Ibis* 141: 199-207.
- García-Moreno, J. y J. Fjeldså. 2000. Chronology and mode of speciation in the Andean avifauna. Pp. 25-46 en Rheinwald, G. (Ed.). *Isolated Vertebrate Communities in the Tropics*. Bonn. Zool. Monogr. 46.
- García-Moreno, J., P. Arctander y J. Fjeldså. 1998. Pre-Pleistocene differentiation among Chat-tyrants. *Condor* 100: 629-640.
- García-Moreno, J., P. Arctander, y J. Fjeldså. 1999a. Strong diversification at the treeline among *Metallura* hummingbirds. *Auk* 116: 702-711.
- García-Moreno J, Navarro-Sigüenza AG, Peterson AT, Sánchez-González LA. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 186-196.
- Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Gentry, A. H. 1990. *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut

- Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. Pp. 103-126. En: Churchill, S. P. *et al.* (Eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests*. The New York Botanical Garden.
- Gentry, A.H. 2001. Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales. Pp. 103-126. En: Churchill, S. P. *et al.* (Eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests*. The New York Botanical Garden.
- Gentry, A. H. y C. Dodson. 1987. Contribution of non-trees to species richness of tropical rain forests. *Biotropica* 19: 149-156.
- Godman, F. D. 1915. *Biologia Centrali-Americana*. Introductory volume. Londres, Taylor & Francis.
- Goloboff P. 1994. *NONA: A tree searching program*. Program and documentation. Available at: <ftp.unt.edu.ar/pub/parsimony>.
- Graham, A. 1995. Development of affinities between Mexican/Central American and Northern South American lowland and lower montane vegetation during the Tertiary. Pp. 11-22. En: Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, H. y Luteyn, J. M. (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests*. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Graves, G. R. 1982. Speciation in the Carbonated Flower-Piercer (*Diglossa carbonaria*) complex of the Andes. *Condor* 84: 1- 14.
- Graves, G. R. 1985. Elevational correlates of speciation and intraspecific geographic variation in plumage in Andean forest birds. *Auk* 102: 556-579.
- Graves, G. R. 1988. Linearity of geographic range and its possible effect on the population structure of Andean birds. *Auk*: 47-52.
- Graves, G. R. 1991. Bergmann's rule near the equator: Latitudinal clines in body size of Andean passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 88: 2322-2325.
- Hernández-Baños, B. E., A. T. Peterson, A. G. Navarro S. y P. Escalante-Pliego. 1995. Bird faunas of the humid montane of Mesoamerica: biogeographic patterns and priorities for conservation. *Bird Conservation International* 5: 251-277.
- Hilty, S. L. 1997. Seasonal distribution of birds at a cloud-forest locality, the Anchicayá valley, in western Colombia. *Ornithological Monographs* 48: 321-343.
- Hilty, S. L. 2003. *Birds of Venezuela*. 2nd Ed. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Hilty, S. L. y W. L. Brown. 1986. *A guide to the Birds of Colombia*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Humphries, C. J. 1989. Any advance on assumption 2? *Journal of Biogeography* 16: 101-102.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography*. 2nd edn. Academia Press, London.
- Jahn, A. E., D. J. Levey y K. G. Smith. 2004. Reflections across hemispheres: a system-wide approach to new world bird migration. *Auk* 121: 1005-1013.

- Kappelle, M., A. M. Cleef y A. Chaverri. 1992. Phytogeography of Talamancan montane *Quercus* forests, Costa Rica. *Journal of Biogeography* 19: 299-315.
- Kelly, J. F. y Hutto, R. L. 2005. An east-west comparison of migration in North American Wood warblers. *Condor* 107: 197-211.
- Kerr, J. T. 1997. Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology* 11: 1094-1100.
- Krabbe, N. y T. S. Schulenberg. 1997. Species limits and natural history of *Scytalopus tapaculos* (Rhinocryptidae), with descriptions of the Ecuadorian taxa, including three new species. *Ornithological Monographs* 48: 47-88.
- Lauer, W. 1986. Die Vegetationszonierung der Neotropis und ihr Wandel seit der Eiszeit. *Ber. Deutsch. Bot. Ges* 99: 211-235.
- Loiselle, B. A. y Blake, J. G. 1991. Temporal variation in birds along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
- Luna V. I., L. Almeida, L. Villers y L. Lorenzo. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 48: 35-56.
- Luna V. I., S. Ocegueda y O. Alcántara. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*. 65: 31-62.
- Luna V., I., A. Velázquez y E. Velázquez. 2001. México. Pp. 183-229. En: Kappelle, M. y A. D. Brown (Eds.). *Bosques nublados del Neotrópico*. INBio, Costa Rica.
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson y A. Navarro-Sigüenza. 2004. Evolution of seasonal ecological niches in the *Passerina* buntings (Aves: Cardinalidae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 1151-1157.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. y W. H. Phelps Jr. 1967. The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 136: 275-324.
- Microsoft 2000. Access (9.0.2812). Microsoft 1992-1999.
- Miller, A. H. 1963. Seasonal activity and ecology of the avifauna of an American cloud forest. *University of California Publications in Zoology* 66: 1-78.
- Miranda, F. y A. J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of Eastern Mexico. *Ecology* 31: 313-333.
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone JJ. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone JJ. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales y Tesis SEA. No. 3. Zaragoza.

- Nakazawa, Y., Peterson, A. T., Martínez-Meyer, E. y Navarro-Sigüenza, A. G. 2004. Seasonal niches of Nearctic-Neotropical migratory birds: implications for the evolution of migration. *Auk* 121: 610-618.
- Nihei SS. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 33: 2099-2106.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano y H. Benítez-Díaz. 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* toucanets. *Wilson Bulletin* 113: 363-372.
- Nixon K. C. 1999. *WinClada Ver. 0.9.99*. K. C. Nixon, <http://www.cladistics.com>
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P. y Kassem, K. R. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *Bioscience* 51: 933-938.
- Parkes, K. C. 1954. A revision of the Neotropical finch *Atlapetes brunneinucha*. *Condor* 56: 129-138.
- Paynter, R. A. Jr. 1981. *Ornithological Gazetteer of Colombia*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Paynter, R. A. Jr. 1982. *Ornithological Gazetteer of Venezuela*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Paynter, R. A. Jr. 1992. *Ornithological Gazetteer of Bolivia*. 2nd Ed. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Paynter, R. A. Jr. 1993. *Ornithological Gazetteer of Ecuador*. 2nd Ed. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Paynter, R. A. Jr. 1995. *Ornithological Gazetteer of Argentina*. 2nd Ed. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Peterson, A. T., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- Porzecanski, A. L. y Cracraft, J. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): Using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography* 32: 261-275.
- Prance, G. T. 1977. Floristic inventory of the tropics: Where do we stand? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64: 659-684.
- Puebla-Olivares, F., E. Bonaccorso, A. Espinosa de los Monteros, K. E. Omland, J. Llorente, A. T. Peterson y A. G. Navarro. In press. Speciation in the emerald toucanet (*Aulacorhynchus prasinus*) complex. *Auk*
- Rahbek, C. y G. R. Graves. 2000. Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London* 267: 2259-2265.

- Remsen, J. V., Jr. 1984. High incidence of "leap-frog" pattern of geographic variation in Andean birds: Implications for the speciation process. *Science* 244: 171-173.
- Remsen, J. V., Jr. 1985. Community organization and ecology of birds of high elevation humid forest of the Bolivian Andes. *Ornithological Monographs* 36: 733-756.
- Remsen, J. V., Jr. y S. W. Cardiff. 1990. Patterns of elevational and latitudinal distribution, including a "niche switch," in some guans (Cracidae) of the Andes. *Condor* 92: 970-981.
- Remsen, J. V., Jr., A. Jaramillo, M. A. Nores, M. B. Robbins, T. S. Schulenberg, F. G. Stiles, J. M. C. da Silva, D. F. Stotz, and K. J. Zimmer. (Version: 27 May 2004). *A classification of the bird species of South America*. American Ornithologists' Union.
<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>
- Ridgely, R. S. y J. Gwynne. 1989. *A guide to the birds of Panama with Costa Rica, Nicaragua and Honduras*. 2nd Ed. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Robbins, M. B. y S. N. G. Howell. 1995. A new species of Pygmy-owl (Strigidae: *Glaucidium*) from the eastern Andes. *Wilson Bulletin* 107: 1-6.
- Robbins, M. B. y F. G. Stiles. 1999. A new species of Pygmy-owl (Strigidae: *Glaucidium*) from the pacific slope of the northern Andes. *Auk* 116: 305-315.
- Rojas-Soto, O. R., O. Alcántara-Ayala y A. G. Navarro. 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modeling approach. *Journal of Biogeography* 30: 449-461.
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. Pp. 437-481. En: A. A. Myers y P. S. Giller (eds.). *Analytical Biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, London.
- Roy, M. S., J. M. Cardoso, P. Arctander, J. García-Moreno y J. Fjeldså. 1997. The speciation of South american and African birds in montane regions. Pp. 325-343. En Mindell, D. P. (Ed.). *Avian Molecular Evolution and Systematics*. Academic Press.
- Rzedowsky, J. 1986. *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F.
- Rzedowsky, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15: 47-64.
- Sagástegui Alva, A. y M. O. Dillon. 1991. Inventario preliminar de la flora del Bosque Montesecco. *Amaldea* 1: 35-52.
- Sánchez-González, L. A. 2002. *Variación geográfica y límites de especies en las poblaciones de Chlorospingus ophthalmicus (Aves: Thraupidae) de Mesoamérica*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sánchez-González, L. A., Navarro-Sigüenza, A., Peterson, A. T. y García-Moreno, J. 2007. Taxonomy of *Chlorospingus ophthalmicus* in Mexico and northern Central America. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 127: 34-49.
- Stephens, L. y M. A. Traylor. 1983. *Ornithological Gazetteer of the Peru*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Stephens, L. y M. A. Traylor. 1985. *Ornithological Gazetteer of the Guianas*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.

- Stiles, F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs* 36: 757-787.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Sugden, A. M. y R. J. Robins. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests I. The distribution of epiphytic flora. *Biotropica* 11: 173-188.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- Terborgh, J. W. 1989. *Where have all the birds gone?* Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- van der Hammen, T. 1989. History of the montane forests of the northern Andes. *Plant Systematics and Evolution* 162: 109-114.
- van der Hammen, T. y Hooghiemstra, H. 2001. Historia y paleoecología de los bosques montanos andinos neotropicales. Pp. 63-85. En: Kappelle, M. y A. D. Brown (eds.). *Bosques nublados del Neotrópico*. Editorial INBio, Santo Domingo de Heredia.
- Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J., and Williams, P. H. (1991). What to protect? - systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55, 235-54.
- Vuilleumier, F. 1969a. Systematics and evolution in *Diglossa* (Aves, Coerebidae). *American Museum Novitates* 2381: 1-44.
- Vuilleumier, F. 1969b. Pleistocene speciation in birds living in the High Andes. *Nature* 223: 1179-1180.
- Vuilleumier, F. 1980. Speciation in Birds of the High Andes. Separatum Ex Actis XVII *Congressus Internationalis Ornithologici*, Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Berlin.
- Vuilleumier, F. 1984. Patchy distribution and systematics of *Oromanes fraseri* (Aves, ?Coerebidae) of Andean *Polylepis* woodlands. *American Museum Novitates* 2381: 1-17.
- Watson, D. M. y A. T. Peterson. 1999. Determinants of diversity in a naturally fragmented landscape: humid montane forests of Mesoamerica. *Ecography* 22: 582-589.
- Webster, G. L. 1995. The panorama of Neotropical Cloud forests. Pp. 53-77. En: Churchill, S. P. et al. (Eds.). *Biodiversity and conservation of Neotropical Montane forests*. The New York Botanical Garden.
- Wiedenfeld, D. A. 1997. Land of magnificent isolation: M. A. Carriker's explorations in Bolivia. *Ornithological Monographs* 48: 821-848
- Wijninga, V. M. 1995. A first approximation of montane forest development during the late Tertiary in Colombia. Pp. 23-34. En: Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, E. y Luteyn, J. M., eds. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane forests*. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas y K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 ma to present. *Science* 292: 686-693.

Apéndice 1. Avifauna de los bosques montanos húmedos del Neotrópico (Stotz *et al.* 1996).

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	ESTACIONALIDAD
Tinamiformes	Tinamidae	<i>Crypturellus obsoletus</i>	Residente
Tinamiformes	Tinamidae	<i>Crypturellus pitaritepui</i>	Residente
Tinamiformes	Tinamidae	<i>Nothocercus bonapartei</i>	Residente
Tinamiformes	Tinamidae	<i>Nothocercus julius</i>	Residente
Tinamiformes	Tinamidae	<i>Nothocercus nigrocapillus</i>	Residente
Tinamiformes	Tinamidae	<i>Tinamus osgoodi</i>	Residente
Tinamiformes	Tinamidae	<i>Tinamus tao</i>	Residente
Ciconiiformes	Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Accipiter collaris</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Accipiter cooperii</i>	Residente, migratorio neartico
Falconiformes	Accipitridae	<i>Accipiter gentilis</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Accipiter striatus</i>	Residente, migratorio neartico
Falconiformes	Accipitridae	<i>Accipiter superciliosus</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Buteo albigula</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Buteo albonotatus</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Buteo brachyurus</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Buteo jamaicensis</i>	Residente, migratorio neartico
Falconiformes	Accipitridae	<i>Buteo leucorrhous</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Buteo lineatus</i>	Migratorio neartico
Falconiformes	Accipitridae	<i>Buteo platypterus</i>	Migratorio neartico
Falconiformes	Accipitridae	<i>Chondrohierax uncinatus</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Harpagus bidentatus</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Harpophalioetus solitarius</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Leucopternis albicollis</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Leucopternis princeps</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Oroaetus isidori</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Spizaetus ornatus</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Spizaetus tyrannus</i>	Residente
Falconiformes	Accipitridae	<i>Spizastur melanoleucus</i>	Residente
Falconiformes	Falconidae	<i>Ibycter americanus</i>	Residente
Falconiformes	Falconidae	<i>Micrastur ruficollis</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Aburria aburri</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Chamaepetes goudotii</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Chamaepetes unicolor</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Crax alberti</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Crax alector</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Oreophasis derbianus</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Ortalis motmot</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Pauxi pauxi</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Pauxi unicornis</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Penelope argyrotis</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Penelope barbata</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Penelope dabbenei</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Penelope montagnii</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Penelope obscura</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Penelope ortonii</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Penelope perspicax</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Penelope purpurascens</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Penelopina nigra</i>	Residente
Galliformes	Cracidae	<i>Pipile cumanensis</i>	Residente
Galliformes	Meleagridae	<i>Meleagris gallopavo</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Cyrtonyx montezumae</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Cyrtonyx ocellatus</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Dactylortyx thoracicus</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Dendrortyx barbatus</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Dendrortyx leucophrys</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Dendrortyx macroura</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus atrifrons</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus balliviani</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus columbianus</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus dileucos</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus erythrops</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus guttatus</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus hyperythrus</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus leucolaemus</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus melanotus</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus melanotis</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus speciosus</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus strophium</i>	Residente
Galliformes	Odontophoridae	<i>Rhynchortyx cinctus</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Claravis mondetoura</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon albifacies</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon carrikeri</i>	Residente

Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon chiriquensis</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon costaricensis</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon frenata</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon goldmani</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon lawrencii</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon linearis</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon montana</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon saphirina</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon violacea</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Leptotila conoveri</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Leptotila megalura</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Metriopelia melanoptera</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Patagioenas fasciata</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Patagioenas goodsoni</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Patagioenas maculosa</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Patagioenas nigrirostris</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Patagioenas plumbea</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Patagioenas speciosa</i>	Residente
Columbiformes	Columbidae	<i>Patagioenas subvinacea</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Amazona dufresniana</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Amazona finschi</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Amazona mercenaria</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Amazona tucumana</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Amazona viridigenalis</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Ara chloroptera</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Ara militaris</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Aratinga acuticaudata</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Aratinga holochlora</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Aratinga mitrata</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Aratinga strenua</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Aratinga wagleri</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Bolborhynchus</i>	Residente
		<i>ferrugineifrons</i>	
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Bolborhynchus lineola</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Bolborhynchus orbyngnesius</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Hapalopsittaca amazonina</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Hapalopsittaca fuertesi</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Hapalopsittaca melanotis</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Hapalopsittaca pyrrhops</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Leptosittaca branickii</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Nannopsittaca panychlora</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Ognorhynchus icterotis</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pionopsitta haematotis</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pionopsitta pulchra</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pionopsitta pyrilia</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pionus chalcopterus</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pionus maximiliani</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pionus senilis</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pionus sordidus</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pionus tumultuosus</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Psilopsiagon aurifrons</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Psilopsiagon aymara</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura albipectus</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura calliptera</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura egregia</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura hoematotis</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura hoffmanni</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura leucotis</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura melanura</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura molinae</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura orcesi</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura picta</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura rhodocephala</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Pyrrhura viridicata</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Rhynchopsitta pachyrhyncha</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Rhynchopsitta terrisi</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Touit batavicus</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Touit costaricensis</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Touit dilectissimus</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Touit purpuratus</i>	Residente
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Touit stictopterus</i>	Residente
Cuculiformes	Cuculidae	<i>Dromococcyx pavoninus</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Aegolius acadicus</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Aegolius harrisii</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Aegolius ridgwayi</i>	Residente

Strigiformes	Strigidae	<i>Asio otus</i>	Residente, migratorio neartico
Strigiformes	Strigidae	<i>Asio stygius</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Bubo virginianus</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Ciccaba albitarsis</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Ciccaba huhula</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Ciccaba nigrolineata</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Ciccaba virgata</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium bolivianum</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium cobanense</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium costaricanum</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium gnoma</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium griseiceps</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium jardinii</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium minutissimum</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium nubicola</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium palmarum</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium parkeri</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium peruanum</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium sanchezi</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Lophostrix cristata</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Megascops albogularis</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Megascops clarkii</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Megascops colombianus</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Megascops guatemalae</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Megascops hoyi</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Megascops ingens</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Megascops koepckeae</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Megascops marshalli</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Megascops petersoni</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Micrathene whitneyi</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Otus barbarus</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Otus clarkii</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Otus flammeolus</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Otus kennicottii</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Otus trichopsis</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Pulsatrix melanota</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Strix fulvescens</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Strix occidentalis</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Strix varia</i>	Residente
Strigiformes	Strigidae	<i>Xenoglaux loweryi</i>	Residente
Caprimulgiformes	Steatornithidae	<i>Steatornis caripensis</i>	Residente
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Caprimulgus ridgwayi</i>	Residente
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Caprimulgus saturatus</i>	Residente
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Caprimulgus vociferus</i>	Residente, migratorio neartico
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Caprimulgus whitelyi</i>	Residente
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Chordeiles minor</i>	Residente, migratorio neartico
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Lurocalis rufiventris</i>	Residente
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Nyctiphrynus mcleodii</i>	Residente
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Nyctiphrynus ocellatus</i>	Residente
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Uropsalis lyra</i>	Residente
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Uropsalis segmentata</i>	Residente
Caprimulgiformes	Nyctibiidae	<i>Nyctibius griseus</i>	Residente
Caprimulgiformes	Nyctibiidae	<i>Nyctibius jamaicensis</i>	Residente
Caprimulgiformes	Nyctibiidae	<i>Nyctibius maculosus</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Aeronautes andecolus</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Aeronautes montivagus</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Aeronautes saxatalis</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Chaetura cinereiventris</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Chaetura vauxi</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Cypseloides cherriei</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Cypseloides cryptus</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Cypseloides fumigatus</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Cypseloides niger</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Cypseloides rothschildi</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Cypseloides storeri</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Panyptila sanctihieronymi</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Streptoprocne phelpsi</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Streptoprocne rutila</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Streptoprocne semicollaris</i>	Residente
Apodiformes	Apodidae	<i>Streptoprocne zonaris</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Abeillia abeillei</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Adelomyia melanogenys</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Aglaeactis aliciae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Aglaeactis castelnaudii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Aglaeactis cupripennis</i>	Residente

Apodiformes	Trochilidae	<i>Aglaeactis pamela</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Aglaiocercus coelestis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Aglaiocercus kingi</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Amazilia beryllina</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Amazilia chionogaster</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Amazilia cupreicauda</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Amazilia cyanifrons</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Amazilia cyanocephala</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Amazilia edward</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Amazilia franciae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Amazilia tobaci</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Amazilia viridicauda</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Amazilia viridigaster</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Androdon aequatorialis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Anthocephala floriceps</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Archilochus colubris</i>	Migratorio neartico
Apodiformes	Trochilidae	<i>Atthis ellioti</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Atthis heloisa</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Boissonneaua flavescens</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Boissonneaua jardini</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Boissonneaua matthewsii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Calliphlox amethystina</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Calliphlox bryantae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Calliphlox mitchellii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Calothorax lucifer</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Campylopterus duidae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Campylopterus ensipennis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Campylopterus excellens</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Campylopterus falcatus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Campylopterus hemileucurus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Campylopterus hyperythrus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Campylopterus phainopeplus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Campylopterus rufus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Campylopterus villaviscensio</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chaetocercus astreans</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chaetocercus bombus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chaetocercus heliodor</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chaetocercus jourdamii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chaetocercus mulsant</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chalcostigma ruficeps</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chalcostigma stanleyi</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chlorostilbon alicae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chlorostilbon olivaresi</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chlorostilbon poortmani</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chlorostilbon russatus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chlorostilbon stenurus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Chrysuronia oenone</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Coeligena bonapartei</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Coeligena coeligena</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Coeligena helianthea</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Coeligena iris</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Coeligena lutetiae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Coeligena phalerata</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Coeligena prunellei</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Coeligena torquata</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Coeligena violifer</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Coeligena wilsoni</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Colibri coruscans</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Colibri delphinae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Colibri thalassinus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Discosura conversii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Discosura popelairii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Doricha enicura</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Doryfera johannae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Doryfera ludovicae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Elvira chionura</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Elvira cupreiceps</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Ensifera ensifera</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eriocnemis alinae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eriocnemis glaucopoides</i>	Residente

Apodiformes	Trochilidae	<i>Eriocnemis godini</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eriocnemis luciani</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eriocnemis mirabilis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eriocnemis mosquera</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eriocnemis nigrivestis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eriocnemis vestita</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eugenes fulgens</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eupherusa cyanophrys</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eupherusa nigriventris</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eupherusa poliocerca</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eutoxeres aquila</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Eutoxeres condamini</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Goethalsia bella</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Haplophaedia assimilis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Haplophaedia aureliae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Haplophaedia lugens</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliangelus amethysticollis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliangelus exortis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliangelus mavors</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliangelus micraster</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliangelus regalis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliangelus strophianus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliangelus viola</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliangelus zusii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliodoxa branickii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliodoxa gularis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliodoxa imperatrix</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliodoxa jacula</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliodoxa rubinoides</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliodoxa schreibersii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Heliodoxa xanthogonys</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Hylorcharis leucotis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Hylonympha macrocerca</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Klais guimeti</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lampornis amethystinus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lampornis calolaema</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lampornis castaneiventris</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lampornis clemenciae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lampornis hemileucus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lampornis sybillae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lampornis viridipallens</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lamprolaima rhami</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lesbia nuna</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lesbia victoriae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Loddigesia mirabilis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lophornis brachylopha</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lophornis delattrei</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lophornis helenae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Lophornis pavoninus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Metallura aeneocauda</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Metallura baroni</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Metallura eupogon</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Metallura iracunda</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Metallura odomae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Metallura phoebe</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Metallura theresiae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Metallura tyrianthina</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Metallura williami</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Microchera albocoronata</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Ocreatus underwoodii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Opisthoprora euryptera</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Panterpe insignis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis augusti</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis bourcieri</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis griseogularis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis guy</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis koepckeae</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis longirostris</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis rufurumii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis striigularis</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis superciliosus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis syrmatorphorus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phaethornis yaruqui</i>	Residente

Apodiformes	Trochilidae	<i>Phlogophilus harterti</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Phlogophilus hemileucurus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Polytmus milleri</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Pterophanes cyanopterus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Ramphomicron dorsale</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Ramphomicron microrhynchum</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Schistes geoffroyi</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Selasphorus ardens</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Selasphorus flammula</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Selasphorus platycercus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Selasphorus rufus</i>	Migratorio neartico
Apodiformes	Trochilidae	<i>Selasphorus sasin</i>	Migratorio neartico
Apodiformes	Trochilidae	<i>Selasphorus scintilla</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Stellula calliope</i>	Residente, migratorio neartico
Apodiformes	Trochilidae	<i>Sternoclyta cyanopectus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Taphrospilus hypostictus</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Thalurania colombica</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Thalurania fannyi</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Thalurania furcata</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Thalurania ridgwayi</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Tilmatura dupontii</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Urochroa bougueri</i>	Residente
Apodiformes	Trochilidae	<i>Urosticte benjamini</i>	Residente
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Euptilotis neoxenus</i>	Residente
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Pharomachrus antisianus</i>	Residente
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Pharomachrus auriceps</i>	Residente
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Pharomachrus fulgidus</i>	Residente
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Pharomachrus mocinno</i>	Residente
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Trogon aurantiiventris</i>	Residente
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Trogon collaris</i>	Residente
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Trogon comptus</i>	Residente
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Trogon elegans</i>	Residente
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Trogon mexicanus</i>	Residente
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Trogon personatus</i>	Residente
Coraciiformes	Momotidae	<i>Aspatha gularis</i>	Residente
Coraciiformes	Momotidae	<i>Baryphthengus martii</i>	Residente
Coraciiformes	Momotidae	<i>Electron carinatum</i>	Residente
Coraciiformes	Momotidae	<i>Momotus aequatorialis</i>	Residente
Coraciiformes	Momotidae	<i>Momotus momota</i>	Residente
Piciformes	Bucconidae	<i>Eubucco bourcierii</i>	Residente
Piciformes	Bucconidae	<i>Eubucco versicolor</i>	Residente
Piciformes	Bucconidae	<i>Hapaloptila castanea</i>	Residente
Piciformes	Bucconidae	<i>Malacoptila fulvogularis</i>	Residente
Piciformes	Bucconidae	<i>Malacoptila mystacalis</i>	Residente
Piciformes	Bucconidae	<i>Micromonacha lanceolata</i>	Residente
Piciformes	Bucconidae	<i>Monasa morphoeus</i>	Residente
Piciformes	Galbulidae	<i>Galbula pastazae</i>	Residente
Piciformes	Capitonidae	<i>Capito wallacei</i>	Residente
Piciformes	Capitonidae	<i>Semnornis frantzii</i>	Residente
Piciformes	Capitonidae	<i>Semnornis ramphastinus</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Andigena cucullata</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Andigena hypoglauca</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Andigena laminirostris</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Andigena nigrirrostris</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Aulacorhynchus coeruleicinctis</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Aulacorhynchus derbianus</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Aulacorhynchus haematopygus</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Aulacorhynchus huallagae</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Aulacorhynchus prasinus</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Aulacorhynchus sulcatus</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Ramphastos ambiguus</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Ramphastos swainsonii</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Selenidera reinwardtii</i>	Residente
Piciformes	Ramphastidae	<i>Selenidera spectabilis</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Campephilus haematogaster</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Campephilus pollens</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Campephilus rubricollis</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Colaptes auratus</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Dryocopus lineatus</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Melanerpes formicivorus</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Picoides scalaris</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Picoides stricklandi</i>	Residente

Piciformes	Picidae	<i>Picoides villosus</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Piculus auricularis</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Piculus rivolii</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Piculus rubiginosus</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Picumnus dorbygnyanus</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Picumnus steindachneri</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Sphyrapicus nuchalis</i>	Migratorio neartico
Piciformes	Picidae	<i>Sphyrapicus ruber</i>	Migratorio neartico
Piciformes	Picidae	<i>Sphyrapicus varius</i>	Migratorio neartico
Piciformes	Picidae	<i>Veniliornis dignus</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Veniliornis frontalis</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Veniliornis fumigatus</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Veniliornis kirkii</i>	Residente
Piciformes	Picidae	<i>Veniliornis nigriceps</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Anabacerthia striaticollis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Anabacerthia variegaticeps</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Asthenes dorbignyi</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Asthenes heterura</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Asthenes ottonis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Asthenes pudibunda</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Asthenes urubambensis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Automolus roraimae</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Automolus rubiginosus</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Automolus ruficollis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cinclodes aricomae</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cinclodes excelsior</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cranioleuca albicapilla</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cranioleuca albiceps</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cranioleuca antisiensis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cranioleuca baroni</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cranioleuca curtata</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cranioleuca demissa</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cranioleuca erythrops</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cranioleuca hellmayri</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cranioleuca marcapatae</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cranioleuca subcristata</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Hellmayrea gularis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Hylocistis subulatus</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Leptasthenura andicola</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Leptasthenura fuliginiceps</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Leptasthenura pileata</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Leptasthenura striata</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Leptasthenura xenothorax</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Leptasthenura yanacensis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Margarornis bellulus</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Margarornis rubiginosus</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Margarornis squamiger</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Margarornis stellatus</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Phacellodomus striaticeps</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Philydor erythrocercum</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Philydor fuscipenne</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Philydor rufum</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Premnoplex brunescens</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Premnoplex tatei</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Premnornis guttuligera</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Pseudocolaptes</i>	Residente
		<i>boissonneautii</i>	
Passeriformes	Furnariidae	<i>Pseudocolaptes lawrencii</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Roraimia adusta</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Schizoeaca fuliginosa</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Schizoeaca harterti</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Schizoeaca helleri</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Schizoeaca vilcabambae</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Sclerurus albigularis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Sclerurus guatemalensis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Sclerurus mexicanus</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Siptornis striaticollis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Synallaxis azarae</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Synallaxis brachyura</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Synallaxis cabanisi</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Synallaxis castanea</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Synallaxis cinnamomea</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Synallaxis courseni</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Synallaxis fuscorufa</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Synallaxis macconnelli</i>	Residente

Passeriformes	Furnariidae	<i>Synallaxis subpudica</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Synallaxis unirufa</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Syndactyla guttulata</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Syndactyla ruficollis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Syndactyla subalaris</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Thripadectes flammulatus</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Thripadectes holostictus</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Thripadectes ignobilis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Thripadectes melanorhynchus</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Thripadectes rufobrunneus</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Thripadectes scrutator</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Thripadectes virgaticeps</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Thripophaga berlepschi</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Upucerthia serrana</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Xenerpestes minlosi</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Xenerpestes singularis</i>	Residente
Passeriformes	Furnariidae	<i>Xenops rutilans</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Campylorhamphus pucherani</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Campylorhamphus pusillus</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Dendrocincla homochroa</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Dendrocincla tyrannina</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes affinis</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes lacrymiger</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes leucogaster</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Sittasomus griseicapillus</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Xiphocolaptes promeropirhynchus</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Xiphorhynchus erythrogygius</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Xiphorhynchus ocellatus</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Xiphorhynchus pardalotus</i>	Residente
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Xiphorhynchus triangularis</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Batara cinerea</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Cercomacra nigrescens</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Cercomacra parkeri</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Cercomacra tyrannina</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Chamaeza campanisoma</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Chamaeza mollissima</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Chamaeza turdina</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Drymophila caudata</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Dysithamnus mentalis</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Dysithamnus occidentalis</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Dysithamnus plumbeus</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Formicarius nigricapillus</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Formicarius rufipectus</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria albigula</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria alleni</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria andicolus</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria bangsi</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria blakei</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria capitalis</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria carrikeri</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria chthonia</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria erythroleuca</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria erythrotis</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria excelsa</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria flavotincta</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria gigantea</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria griseonucha</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria guatemalensis</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria haplonota</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria hypoleuca</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria kaestneri</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria milleri</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria nuchalis</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria przewalskii</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria quitensis</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria ridgelyi</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria ruficapilla</i>	Residente

Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria rufocinerea</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria rufula</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria squamigera</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaria varia</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaricula cucullata</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaricula ferrugineipectus</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaricula flavirostris</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaricula lineifrons</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaricula loricata</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaricula nana</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaricula ochraceifrons</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Grallaricula peruviana</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Herpsilochmus axillaris</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Herpsilochmus motacilloides</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Herpsilochmus parkeri</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Herpsilochmus roraimae</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Herpsilochmus rufimarginatus</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Myrmeciza castanea</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Myrmeciza griseiceps</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Myrmeciza hemimelaena</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Myrmoborus leucophrys</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Myrmothera simplex</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Myrmotherula behni</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Myrmotherula grisea</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Myrmotherula haematonota</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Myrmotherula longicauda</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Myrmotherula pacifica</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Myrmotherula schisticolor</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Pyriglena leuconota</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Schistocichla leucostigma</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Terenura callinota</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Terenura sharpei</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Thamnistes anabatinus</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Thamnophilus aroyae</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Thamnophilus caerulescens</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Thamnophilus insignis</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Thamnophilus multistriatus</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Thamnophilus palliatus</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Thamnophilus ruficapillus</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Thamnophilus tenuipunctatus</i>	Residente
Passeriformes	Formicariidae	<i>Thamnophilus unicolor</i>	Residente
Passeriformes	Conopophagidae	<i>Conopophaga ardesiaca</i>	Residente
Passeriformes	Conopophagidae	<i>Conopophaga castaneiceps</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Acropternis orthonyx</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Myornis senilis</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus acutirostris</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus affinis</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus altirostris</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus argentifrons</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus atratus</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus bolivianus</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus canus</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus caracae</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus chocoensis</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus femoralis</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus fuscicauda</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus griseicollis</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus latebricola</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus latrans</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus macropus</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus magellanicus</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus meridanus</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus micropterus</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus panamensis</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus parkeri</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus parvirostris</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus robbinsi</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus sanctaemartae</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus schulenbergi</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus simonsi</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus spillmanni</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus superciliaris</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus unicolor</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus urubambae</i>	Residente

Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus vicinior</i>	Residente
Passeriformes	Rhynocryptidae	<i>Scytalopus zimmeri</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Anairetes agilis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Anairetes agraphia</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Anairetes alpinus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Anairetes flavirostris</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Anairetes nigrocrisatus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Anairetes parulus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Attila spadiceus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Cnemarchus erythropygius</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Colonia colonus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Conopias cinchoneti</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Contopus cinereus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Contopus cooperi</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Contopus fumigatus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Contopus lugubris</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Contopus nigrescens</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Contopus ochraceus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Contopus pertinax</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Contopus sordidulus</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Elaenia albiceps</i>	Residente, migratorio austral
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Elaenia dayi</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Elaenia frantzii</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Elaenia obscura</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Elaenia pallatangae</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Empidonax affinis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Empidonax atriceps</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Empidonax flavescens</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Empidonax fulvifrons</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Empidonax hammondi</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Empidonax minimus</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Empidonax oberholseri</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Empidonax occidentalis</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Hemitriccus</i>	Residente
		<i>cinnamomeipectus</i>	
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Hemitriccus granadensis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Hemitriccus griseipectus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Hemitriccus rufigularis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Hemitriccus spodiops</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Hirundinea ferruginea</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Knipolegus aterrimus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Knipolegus poecilurus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Knipolegus signatus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Lathrotriccus eulerei</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Legatus leucophaius</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Leptopogon rufipectus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Leptopogon superciliaris</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Leptopogon taczanowskii</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Lophotriccus pileatus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Mecocerculus calopterus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Mecocerculus hellmayri</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Mecocerculus leucophrys</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Mecocerculus minor</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Mecocerculus poecilocercus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Mecocerculus stictopectus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Mionectes macconnelli</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Mionectes olivaceus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Mionectes striaticollis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Mitrephanes olivaceus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiarchus cephalotes</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiobius villosus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myioborus albifacies</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiodynastes chrysocephalus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiodynastes hemichrysus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiopagis olallai</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiophobus cryptoxanthus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiophobus flavicans</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiophobus inornatus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiophobus lintoni</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiophobus ochraceiventris</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiophobus phoenicomitra</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiophobus pulcher</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiophobus roraimae</i>	Residente

Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiotheretes fumigatus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiotheretes fuscocorvus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiotheretes pernix</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiotheretes striaticollis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiorticcus ornatus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Ochthoeca</i>	Residente
		<i>cinnamomeiventris</i>	
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Ochthoeca diadema</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Ochthoeca frontalis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Ochthoeca fumicolor</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Ochthoeca jelskii</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Ochthoeca leucophrys</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Ochthoeca oenanthoides</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Ochthoeca pulchella</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Ochthoeca rufipectoralis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pachyramphus aglaiae</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pachyramphus albogriseus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pachyramphus castaneus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pachyramphus major</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pachyramphus validus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pachyramphus versicolor</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pachyramphus viridis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phyllomyias burmeisteri</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phyllomyias cinereiceps</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phyllomyias griseiceps</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phyllomyias plumbeiceps</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phyllomyias sclateri</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phyllomyias uropygialis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phyllomyias virescens</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phylloscartes chapmani</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phylloscartes flaviventris</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phylloscartes gualaquiza</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phylloscartes nigrifrons</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phylloscartes ophthalmicus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phylloscartes orbitalis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phylloscartes parkeri</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phylloscartes poecilotis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phylloscartes superciliaris</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phylloscartes venezuelanus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Phylloscartes ventralis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Piprites chloris</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Platyrinchus flavigularis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Platyrinchus mystaceus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Poecilotriccus luluae</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Poecilotriccus ruficeps</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Poecilotriccus russatus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Polioptila rufipennis</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pseudotriccus pelzelni</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pseudotriccus ruficeps</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pseudotriccus simplex</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pyrrhomyias cinnamomeus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Ramphotrigon megacephalum</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Rhynchocyclus brevirostris</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Rhynchocyclus fulvipectus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Tityra semifasciata</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Todirostrum cinereum</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Tyrannus vociferans</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Zimmerius bolivianus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Zimmerius chrysops</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Zimmerius cinereicapilla</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Zimmerius vilissimus</i>	Residente
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Zimmerius viridiflavus</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Ampelioides tschudii</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Ampelion rubrocristatus</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Ampelion rufaxilla</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Cephalopterus glabricollis</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Cephalopterus ornatus</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Cephalopterus penduliger</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Doliornis remseni</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Doliornis sclateri</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Lanius elegans</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Lipaugus fuscocinereus</i>	Residente

Passeriformes	Cotingidae	<i>Lipaugus streptophorus</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Lipaugus uropygialis</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Lipaugus weberi</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Lochmias nematura</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Phibalura flavirostris</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pipreola arcuata</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pipreola aureopectus</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pipreola chlorolepidota</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pipreola formosa</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pipreola frontalis</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pipreola intermedia</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pipreola jucunda</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pipreola lubomirskii</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pipreola pulchra</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pipreola riefferii</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pipreola whitelyi</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Procnias averano</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Procnias tricarunculata</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Pyroderus scutatus</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Rupicola peruvianus</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Rupicola rupicola</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Snowornis cryptolophus</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Snowornis subalaris</i>	Residente
Passeriformes	Cotingidae	<i>Zaratornis stresemanni</i>	Residente
Passeriformes	Oxyruncidae	<i>Oxyruncus cristatus</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Chiroxiphia boliviana</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Corapipo altera</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Corapipo leucorrhoea</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Lepidothrix coeruleocapilla</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Lepidothrix isidorei</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Lepidothrix suavissima</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Machaeropterus deliciosus</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Machaeropterus regulus</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Masius chrysopterus</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Pipra chloromeros</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Pipra cornuta</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Pipra pipra</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Schiffornis turdinus</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Xenopipo flavicapilla</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Xenopipo unicolor</i>	Residente
Passeriformes	Pipridae	<i>Xenopipo uniformis</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Cyclarhis nigrirostris</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Hylophilus olivaceus</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Hylophilus sclateri</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Hylophilus semibrunneus</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireo brevipennis</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireo carmioli</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireo cassinii</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireo flavifrons</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireo gilvus</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireo huttoni</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireo leucophrys</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireo masteri</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireo plumbeus</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireolanius eximius</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireolanius leucotis</i>	Residente
Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireolanius melitophrys</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Aphelocoma californica</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Aphelocoma ultramarina</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Aphelocoma unicolor</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Corvus corax</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanocitta stelleri</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanocorax dickeyi</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanocorax melanocyaneus</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanocorax yncas</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanolyca argentigula</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanolyca armillata</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanolyca cucullata</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanolyca mirabilis</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanolyca nana</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanolyca pulchra</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanolyca pumilo</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanolyca turcosa</i>	Residente
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanolyca viridicyanus</i>	Residente

Passeriformes	Hirundinidae	<i>Notiochelidon flavipes</i>	Residente
Passeriformes	Hirundinidae	<i>Notiochelidon murina</i>	Residente
Passeriformes	Hirundinidae	<i>Notiochelidon pileata</i>	Residente
Passeriformes	Hirundinidae	<i>Progne sinaloae</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Hirundinidae	<i>Progne subis</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Hirundinidae	<i>Tachycineta thalassina</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Paridae	<i>Baeolophus wollweberi</i>	Residente
Passeriformes	Paridae	<i>Poecile sclateri</i>	Residente
Passeriformes	Paridae	<i>Protonotaria citrea</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Aegithalidae	<i>Psaltriparus minimus</i>	Residente
Passeriformes	Sittidae	<i>Sitta carolinensis</i>	Residente
Passeriformes	Sittidae	<i>Sitta pygmaea</i>	Residente
Passeriformes	Certhiidae	<i>Certhia americana</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Campylorhynchus gularis</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Campylorhynchus jocosus</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Campylorhynchus megalopterus</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Campylorhynchus zonatus</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Cinnycerthia fulva</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Cinnycerthia olivascens</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Cinnycerthia peruana</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Cinnycerthia unirufa</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Cyphorhinus thoracicus</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Henicorhina leucophrys</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Henicorhina leucoptera</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Henicorhina leucosticta</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Henicorhina negreti</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Microcerculus ustulatus</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Odontorchilus branickii</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Thryomanes bewickii</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Thryorchilus browni</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Thryothorus eisenmanni</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Thryothorus euophrys</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Thryothorus genibarbis</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Thryothorus maculipectus</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Thryothorus rufalbus</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Thryothorus sclateri</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Thryothorus spadix</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Troglodytes monticola</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Troglodytes ochraceus</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Troglodytes rufociliatus</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Troglodytes rufulus</i>	Residente
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Troglodytes solstitialis</i>	Residente
Passeriformes	Sylviidae	<i>Regulus calendula</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Sylviidae	<i>Regulus satrapa</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Turdidae	<i>Catharus aurantiirostris</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Catharus dryas</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Catharus frantzii</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Catharus fuscater</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Catharus gracilirostris</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Catharus guttatus</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Turdidae	<i>Catharus mexicanus</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Catharus occidentalis</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Catharus ustulatus</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Turdidae	<i>Cichlopsis leucogenys</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Entomodestes coracinus</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Entomodestes leucotis</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Myadestes coloratus</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Myadestes melanops</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Myadestes occidentalis</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Myadestes ralloides</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Myadestes townsendi</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Turdidae	<i>Myadestes unicolor</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Platycichla flavipes</i>	Residente, migratorio austral
Passeriformes	Turdidae	<i>Platycichla leucops</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Ridgwayia pinicola</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Sialia mexicana</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Sialia sialis</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus assimilis</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus chiguanco</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus fulviventris</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus fuscater</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus ignobilis</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus infuscatus</i>	Residente

Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus migratorius</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus nigrescens</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus nigricaps</i>	Residente, migratorio austral
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus obsoletus</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus olivater</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus plebejus</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus reevei</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus rufitorques</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus rufiventris</i>	Residente
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus serranus</i>	Residente
Passeriformes	Mimidae	<i>Melanotis caerulescens</i>	Residente
Passeriformes	Mimidae	<i>Melanotis hypoleucus</i>	Residente
Passeriformes	Mimidae	<i>Toxostoma ocellatum</i>	Residente
Passeriformes	Bombycillidae	<i>Bombycilla cedrorum</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Ptilonotidae	<i>Phainoptila melanoxantha</i>	Residente
Passeriformes	Ptilonotidae	<i>Ptilonotus caudatus</i>	Residente
Passeriformes	Ptilonotidae	<i>Ptilonotus cinereus</i>	Residente
Passeriformes	Peucedramidae	<i>Peucedramus taeniatus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus basilicus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus belli</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus bivittatus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus chrysogaster</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus cinereicollis</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus conspicillatus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus coronatus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus culicivorus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus griseiceps</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus ignotus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus luteoviridis</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus melanogenys</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus nigrocristatus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus rufifrons</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus signatus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus trifasciatus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Basileuterus tristriatus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Cardellina rubrifrons</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Conirostrum albifrons</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Conirostrum cinereum</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Conirostrum ferrugineiventre</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Conirostrum rufum</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Conirostrum sitticolor</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Dendroica caerulescens</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Dendroica cerulea</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Dendroica chrysoparia</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Dendroica coronata</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Dendroica fusca</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Dendroica graciae</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Dendroica nigrescens</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Dendroica occidentalis</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Dendroica pinus</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Dendroica townsendi</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Dendroica virens</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Ergaticus ruber</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Ergaticus versicolor</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Euthlypis lachrymosa</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Geothlypis nelsoni</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Mniotilta varia</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Myioborus albifrons</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Myioborus brunnicaps</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Myioborus cardonai</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Myioborus castaneocapillus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Myioborus flavivertex</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Myioborus melanocephalus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Myioborus miniatus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Myioborus ornatus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Myioborus pariae</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Myioborus pictus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Myioborus torquatus</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Oporornis philadelphia</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Oporornis tolmiei</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Parula americana</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Parula gutturalis</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Parula pityayumi</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Parula superciliosa</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Seiurus motacilla</i>	Migratorio neartico

Passeriformes	Parulidae	<i>Setophaga ruticilla</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Vermivora celata</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Vermivora chrysoptera</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Vermivora crissalis</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Vermivora peregrina</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Vermivora ruficapilla</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Vermivora virginiae</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Wilsonia canadensis</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Wilsonia pusilla</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Parulidae	<i>Xenodacnis parina</i>	Residente
Passeriformes	Parulidae	<i>Zeledonia coronata</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Anisognathus igniventris</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Anisognathus lacrymosus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Anisognathus melanogenys</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Anisognathus notabilis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Anisognathus somptuosus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Bangsia arcaei</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Bangsia aureocincta</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Bangsia edwardsi</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Bangsia melanochlamys</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Bangsia rothschildi</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Buthraupis aureodorsalis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Buthraupis eximia</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Buthraupis montana</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Buthraupis wetmorei</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Calochaetes coccineus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorochrysa calliparaea</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorochrysa nitidissima</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorochrysa phoenicotis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorophonia callophrys</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorophonia cyanea</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorophonia flavirostris</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorophonia occipitalis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorophonia pyrrhophrys</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorornis riefferii</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorospingus canigularis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorospingus flavigularis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorospingus flavovirens</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorospingus inornatus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorospingus parvirostris</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorospingus pileatus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorospingus semifuscus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorospingus tacarcunae</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorothraupis olivacea</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chlorothraupis stolzmanni</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Chrysothlypis chrysomelas</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Cnemoscopus rubrirostris</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Creurgops dentatus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Creurgops verticalis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Cyanerpes caeruleus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Dacnis hartlaubi</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Dacnis venusta</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Delothraupis castaneiventris</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa albilatera</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa baritula</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa brunneiventris</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa caerulescens</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa carbonaria</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa cyanea</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa duidae</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa glauca</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa gloriosa</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa gloriosissima</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa humeralis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa indigotica</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa lafresnayii</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa major</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa mystacalis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa plumbea</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa sittoides</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Diglossa venezuelensis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Dubusia taeniata</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Habia cristata</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus atropileus</i>	Residente

Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus calophrys</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus frontalis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus goeringi</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus melanotis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus parodii</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus reyi</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus rufosuperciliaris</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus superciliaris</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus trifasciatus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus verticalis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Hemispingus xanthophthalmus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Iridophanes pulcherrimus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Iridosornis analis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Iridosornis jelskii</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Iridosornis porphyrocephalus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Iridosornis reinhardti</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Iridosornis rufivertex</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Mitrospingus oleagineus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Nephelornis oneilli</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Oreomanes fraseri</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Pipraeidea melanonota</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Piranga bidentata</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Piranga erythrocephala</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Piranga flava</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Piranga leucoptera</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Piranga ludoviciana</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Thraupidae	<i>Piranga rubriceps</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Sericossypha albocristata</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tachyphonus delatrii</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara argyrofenges</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara arthus</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara cabanisi</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara chrysotis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara cyanicollis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara cyanoptera</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara cyanotis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara dowii</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara florida</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara fucosa</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara guttata</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara gyrola</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara heinei</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara icterocephala</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara labradorides</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara meyerdeschauenseei</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara nigroviridis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara palmeri</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara parzudakii</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara phillipsi</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara punctata</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara ruficervix</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara rufigenis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara rufigula</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara vassorii</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara viridicollis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara vitriolina</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara xanthocephala</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Tangara xanthogastra</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Thlypopsis fulviceps</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Thlypopsis inornata</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Thlypopsis ornata</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Thlypopsis pectoralis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Thlypopsis ruficeps</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Thraupis bonariensis</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Thraupis cyanocephala</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Thraupis palmarum</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Trichothraupis melanops</i>	Residente
Passeriformes	Thraupidae	<i>Urothraupis stolzmanni</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Acanthidops bairdii</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Aimophila botterii</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Aimophila rufescens</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes albinucha</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes albofrenatus</i>	Residente

Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes canigenis</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes citrinellus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes flaviceps</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes forbesi</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes fulviceps</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes fuscoolivaceus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes latinuchus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes leucopis</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes leucopterus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes melanocephalus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes melanocephalus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes melanolaemus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes melanopsis</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes nationi</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes pallidiceps</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes pallidinucha</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes personatus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes pileatus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes rufigenis</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes rufinucha</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes schistaceus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes seebohmi</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes semirufus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes terborghi</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Atlapetes tricolor</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Buarremon atricapillus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Buarremon brunneinucha</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Buarremon torquatus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Buarremon virenticeps</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Catamblyrhynchus diadema</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Catamenia analis</i>	Residente, migratorio austral
Passeriformes	Emberizidae	<i>Catamenia homochroa</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Catamenia inornata</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Cyanocopsa parellina</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Haplospiza rustica</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Junco phaeonotus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Junco vulcani</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Lysurus castaneiceps</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Lysurus crassirostris</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Melozone biarcuatum</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Melozone leucotis</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Oreothraupis arreonops</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Oriturus superciliosus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Pezopetes capitalis</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Phrygilus atriceps</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Phrygilus fruticeti</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Phrygilus gayi</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Phrygilus punensis</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Pipilo albicollis</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Pipilo maculatus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Pipilo ocai</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Poospiza alticola</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Poospiza baeri</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Poospiza boliviana</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Poospiza caesar</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Poospiza erythrophrys</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Poospiza garleppi</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Poospiza hypochondria</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Poospiza rubecula</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Pselliophorus luteoviridis</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Pselliophorus tibialis</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Spizella passerina</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Emberizidae	<i>Sporophila luctuosa</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Sporophila nigricollis</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Tiaris fuliginosus</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Xenospiza baileyi</i>	Residente
Passeriformes	Emberizidae	<i>Zonotrichia capensis</i>	Residente
Passeriformes	Cardinalidae	<i>Amaurospiza concolor</i>	Residente
Passeriformes	Cardinalidae	<i>Pheucticus aureoventris</i>	Residente
Passeriformes	Cardinalidae	<i>Pheucticus chrysogaster</i>	Residente
Passeriformes	Cardinalidae	<i>Pheucticus chrysopleus</i>	Residente
Passeriformes	Cardinalidae	<i>Pheucticus ludovicianus</i>	Migratorio neartico
Passeriformes	Cardinalidae	<i>Pheucticus melanocephalus</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Cardinalidae	<i>Pheucticus tibialis</i>	Residente
Passeriformes	Cardinalidae	<i>Saltator atripennis</i>	Residente
Passeriformes	Cardinalidae	<i>Saltator cinctus</i>	Residente

Passeriformes	Cardinalidae	<i>Saltator maximus</i>	Residente
Passeriformes	Cardinalidae	<i>Saltator rufiventris</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Cacicus chrysonotus</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Cacicus chrysopterus</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Cacicus holosericeus</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Cacicus leucoramphus</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Cacicus uropygialis</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Hypopyrrhus pyrohypogaster</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Icterus abeillei</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Icterus chrysater</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Icterus graduacauda</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Icterus maculialatus</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Icterus parisorum</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Icterus wagleri</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Macroagelaius imthurni</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Macroagelaius subalaris</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Molothrus aeneus</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Psarocolius angustifrons</i>	Residente
Passeriformes	Icteridae	<i>Psarocolius atrovirens</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Carduelis atriceps</i>	Residente, migratorio neartico
Passeriformes	Carduelidae	<i>Carduelis crassirostris</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Carduelis cucullata</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Carduelis magellanica</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Carduelis notata</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Carduelis olivacea</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Carduelis pinus</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Carduelis psaltria</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Carduelis spinescens</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Carduelis uropygialis</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Carduelis xanthogastra</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Coccothraustes abeillei</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Coccothraustes vespertinus</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Euphonia anneae</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Euphonia cyanocephala</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Euphonia elegantissima</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Euphonia mesochrysa</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Euphonia xanthogaster</i>	Residente
Passeriformes	Carduelidae	<i>Loxia curvirostra</i>	Residente

Apéndice 2. Colecciones científicas utilizadas en este proyecto.

COLECCIÓN	PAÍS
Natural History Museum (British Museum)	Inglaterra
American Museum Natural of History	Estados Unidos
Academy of Natural Sciences of Philadelphia	Estados Unidos
Bell Museum (University of Minnesota)	Estados Unidos
Carnegie Museum of Natural History	Estados Unidos
California Academy of Sciences	Estados Unidos
Denver Museum Natural of History	Estados Unidos
Delaware Museum of Natural History	Estados Unidos
Florida Museum of Natural History	Estados Unidos
Fort Hays State College	Estados Unidos
Field Museum	Estados Unidos
Iowa State University	Estados Unidos
University of Kansas	Estados Unidos
Los Angeles County Museum	Estados Unidos
Louisiana State University Museum of Zoology	Estados Unidos
Museum of Comparative Zoology (Harvard University)	Estados Unidos
Moore Laboratory of Zoology	Estados Unidos
University of Michigan	Estados Unidos
Museum of Vertebrate Zoology (Berkeley University)	Estados Unidos
University of Nebraska	Estados Unidos
San Diego Natural History Museum	Estados Unidos
Southwestern College	Estados Unidos
Texas A&M University	Estados Unidos
University of Arizona	Estados Unidos
University of California Los Angeles	Estados Unidos
University of Oklahoma	Estados Unidos
Western Foundation of Vertebrate Zoology	Estados Unidos
United States National Museum	Estados Unidos
Peabody Museum (Yale University)	Estados Unidos
Museo de Ciencias Naturales de Madrid	España
Museum of Natural History of Paris	Francia
Leiden Natuurhistorische Museum	Holanda
Canadian Museum of Nature	Canadá
Royal Ontario Museum	Canadá
University of British Columbia	Canadá
Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo	México
Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM	México