



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**ANÁLISIS DE LA RELACIÓN ABUNDANCIA-TAMAÑO
DEL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN DE ALGUNAS AVES
MONTANAS DE MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGA

P R E S E N T A :

ROSA DANIELA TOVILLA SIERRA



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ.
CO-DIRECTOR DE TESIS: M. en C. VICENTE RODRÍGUEZ CONTRERAS

2009



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.

Hoja de Datos del Jurado.

1. Datos del alumno
Tovilla
Sierra
Rosa Daniela
56 64 51 29
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
300190601
2. Datos del tutor
Dr.
Luis Antonio
Sánchez
González
3. Datos del co-tutor
M en C
Vicente
Rodríguez
Contreras
4. Datos del sinodal 1
Dr.
Héctor Takeshi
Arita
Watanabe
5. Datos del sinodal 2
Dra.
María del Coro
Arizmendi
Arriaga
6. Datos del sinodal 3
Dr.
Adolfo Gerardo
Navarro
Sigüenza
7. Datos del trabajo escrito
Análisis de la Relación Abundancia-Tamaño del área de Distribución de algunas
aves montanas de México
64 p
2009

Para mi familia:

Mamá, Sadie y Papá,

Alexander, Sarah Jessica y mi nuevo sobrinito, porque su sola existencia ilumina mi camino y me inspiran a seguir, los quiero mucho.

AGRADECIMIENTOS

Gracias Mamá por apoyarme siempre y respetar cada una de las decisiones que he tomado en mi vida, por todo el amor y comprensión, por todos los sacrificios hechos, y por estar siempre a mi lado, pareciera que la distancia geográfica es mucha pero la cercanía del corazón esa es la que importa.

Gracias Sadie por ser la mejor hermana del mundo porque siempre he contado contigo, tus consejos y ánimos siempre me han llevado adelante, por darme dos sobrinos hermosos y por confiar en mí, por apoyar tantas necesidades y locuras, Te quiero mucho y siempre te extraño.

Papá gracias por tu confianza, apoyo y amor, siempre me reconforta saber que estás en el mismo país que yo, tu interés en las plantas me condujeron desde muy temprano hacia la Biología.

Muchas muchas gracias a Luis Antonio Sánchez González, por haber dirigido mi tesis, por la confianza y la amistad brindada, por toda la paciencia, por toda la experiencia compartida, tu amor hacia las aves me inspiró mucho más ha seguir trabajando con ellas y a esforzarme cada día más.

Gracias a Vicente Rodríguez Contreras, por la co-tutoría de mi tesis, por el entusiasmo y la confianza que pusiste en mi trabajo desde el momento en que te comenté la idea que quería desarrollar, fuiste una pieza fundamental para este trabajo, gracias por tu amistad también.

Agradezco profundamente a mis sinodales por sus valiosos comentarios y revisiones, Dr. Héctor Arita, Dr. Adolfo Navarro y Dra. M. del Coro Arizmendi.

A toda mi familia porque cada uno de ustedes ha contribuido de alguna forma en mi crecimiento personal, mis abuelitos en especial me han enseñado mucho cada uno a su manera, todos mis tíos y tías, Ramón Palomares, Gaby, Moy, Frida y todos mis primos los Sierra y los Piña, por todas esas tardes tan divertidas en el Kiosco y por aquellas innumerables vacaciones que pasamos juntos en Guanajuato, sin ustedes la vida no sería tan divertida y tan loca, gracias por las risas, por los ánimos, por todas las experiencias compartidas y simplemente por haber coincidido conmigo en esta familia tan extraña pero que quiero tanto.

Tía Lidia y Tío Pepe su compañía estos últimos años me ha ayudado mucho, gracias por dejarme formar parte de su vida.

Cada uno de mis amigos ha contribuido de forma muy especial en mi vida y han estado siempre en el momento preciso, mis hermanitos de la prepa Dany, Karla, Pau, Julio, Fer y Peter. Mis queridos amigos de la facultad, Itzel, Tania, Day, Ingrid, Laila, Claudia, Sara, Christian, Hugo, Blas, Lulu, Abraham, seguro faltan nombres...además claro de mis amigos y compañeros del Uníversum.

A mis amigos y compañeros del taller, fue muy agradable compartir y aprender con ustedes y de ustedes. También a cada uno de los profesores del taller.

Mis compañeros y amigos del MZFC han hecho el camino mucho más fácil brindándome su amistad, consejos y experiencia, al equipo ya no tan pollo, Gala y Marco, su amistad es invaluable, dos de los viajes más divertidos de mi vida han sido a su lado, el primero a Sinaloa donde además de aprender muchísimo conocí personas increíbles y el segundo de ellos a Campeche donde sobretodo me divertí mucho. Anahí gracias por toda la asesoría en la parte estadística, a veces creí superar los límites de tu paciencia, César gracias por los consejos, el apoyo psicológico y sobretodo tu amistad. Erick gracias por las bromas y los momentos amenos, Gordillo gracias por todo el apoyo brindado en todos los aspectos.

Gracias Adolfo por tantas enseñanzas, consejos y por enviarme con los dos mejores tutores que pude haber tenido.

A Fanny Rebón por brindarme el primer acercamiento al trabajo curatorial con aves.

Gracias a Mike Braun por permitirme participar en la salida a la FVT del 2008, y a Hernán Vázquez Miranda por invitarme a la misma, sobra mencionar que eres un gran amigo. A todos los que me ayudaron en mi trabajo de campo desde la primera salida, Luis Antonio Sánchez, Octavio Rojas, Laila, Mauricio.

Gracias Rubén por toda tu ayuda, asesoría y ánimos en campo, y no solo en campo siempre he contado contigo ya sea con las gráficas, en el Distance y en muchos momentos difíciles.

A todos los maestros que me han formado.

A Sievert y Vanya Rohwer gracias por todo el conocimiento y experiencia compartidos en campo.

A mi querida Facultad de Ciencias y a mi también muy querida Prepa 5.

Y sobre todo gracias a la UNAM mi casa de estudios desde la preparatoria es un orgullo ser universitaria.

Este trabajo fue realizado como parte del Taller: “Faunística, Sistemática y Biogeografía de los Vertebrados Terrestres de México”, dirigido por el Dr. Adolfo Navarro Sigüenza e impartido por los integrantes del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM. Parte del mismo se llevó a cabo con ayuda del proyecto PAPIIT IN-208906.

"Practicar la ciencia consiste en buscar patrones que se repiten y no simplemente en acumular hechos; y practicar la ciencia de la ecología geográfica consiste en buscar patrones de la vida de las plantas y los animales que pueden ser dibujados en un mapa"

Robert MacArthur (1972)

*En mi pago de Raco
en el campo de la zanja
cuando se siembran penas
se cosecha la esperanza.*

*Cuando yo pase cerca
de tu ranchito, raqueña
aunque pase al galope
vidita 'i hácame seña.*

*En el corral de pirca
zumba mi lazo
así me zumba el alma
vidita 'i cuando te abrazo.*

*Yo soy gaúcho curtido
mato las penas cantando
igual que las charrascas
en el sunchal de mi campo.*

*Cuando voy a la loma
se me hace que subo al cielo
a buscar una estrella vidita 'i
para tu pelo.*

La Raqueña (Zamba argentina)

Atahualpa Yupanquí

CONTENIDO

RESUMEN.....	3
1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES.....	4
1.1 Sistemática de las Aves de México.....	9
2. OBJETIVOS.....	12
3. MÉTODOS.....	13
3.1 Área de estudio.....	13
3.2 Selección de especies.....	16
3.3 Abundancia relativa y Estimado global de población.....	17
3.4 Área de distribución.....	20
3.5 Análisis de datos.....	21
4. RESULTADOS.....	23
4.1 Frecuencia de especies por abundancia y por área de distribución.....	23
4.2 Relación abundancia/Estimado global de población-tamaño del área de distribución.....	25
4.3 Variación de las abundancias a lo largo de la FVT.....	29
4.4 Diferencias por concepto de especie.....	32
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN.....	33
6. LITERATURA CITADA.....	45

ÍNDICE DE FIGURAS, CUADROS Y ANEXOS

Figura 1. Patrones hipotéticos de abundancia dentro del área de estudio.....	8
Figura 2. Área de estudio.....	16
Figura 3. Frecuencia de especies según abundancia y área de distribución.....	24
Figura 4. Relación inter-específica de los estimados globales de población-tamaño del área de distribución.....	26
Figura 5. Relación inter-específica abundancia-tamaño del área de distribución para especies biológicas.....	27
Figura 6. Relación inter-específica abundancia-tamaño del área de distribución para especies filogenético-evolutivas.....	28
Figura 7. Variación de abundancias a través de la FVT.....	30
Figura 8. Comparación de abundancias relativas entre localidades.....	31
Cuadro 1. Características de las localidades de estudio.....	15
Anexo 1. Tabla de características de las especies biológicas analizadas.....	56
Anexo 2. Tabla de características de las especies filogenético-evolutivas analizadas.....	61
Anexo 3. Tabla de las abundancias relativas de las especies biológicas (AOU1998) incluidas en el análisis en cada localidad.....	63

RESUMEN

La macroecología estudia patrones generales de las especies, abarcando escalas geográficas y temporales mayores. En varios estudios macroecológicos en que se analiza la relación existente entre las abundancias relativas y las áreas de distribución de las especies, se ha encontrado una tendencia a una correlación positiva entre éstas. En este estudio se analizó la relación entre el área de distribución de varias especies de aves montañas mexicanas con sus valores poblacionales estimados y sus abundancias relativas locales a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana. Se encontró que la relación entre el área de distribución y los datos globales de población fue positiva, mientras que la correlación fue negativa entre el área de distribución y las abundancias relativas locales, tanto para las especies biológicas como para las especies filogenético-evolutivas, observando que para éste ensamblaje en particular no influye significativamente el concepto de especie bajo el que se realice el análisis. Las correlaciones resultantes pueden explicarse apoyándose en distintas hipótesis, como son el óptimo ecológico y los requerimientos mínimos, la disponibilidad de recursos, la selección del hábitat y los mecanismos de dinámica de meta poblaciones entre otros.

1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

La macroecología es una disciplina alternativa a la Ecología convencional que estudia las relaciones entre organismos y su ambiente a partir de caracterizar y explicar los patrones estadísticos de abundancia, distribución y diversidad, sin embargo ésta no sustituye a los estudios tradicionales. Difiere de la mayor parte de la ecología reciente y actual en su énfasis sobre el análisis de los patrones estadísticos más que sobre la manipulación experimental. Además su enfoque abarca escalas espaciales y temporales mayores, y está basada en la premisa de que una forma de entender la estructura y dinámica de sistemas ecológicos complejos es descubrir y explicar sus propiedades holistas emergentes, es decir las propiedades de estructura y dinámica que en conjunto poseen dichos sistemas, por ejemplo su dinámica poblacional u organización de la comunidad (Brown, 1995).

Las variables utilizadas en los estudios macroecológicos son características ecológicamente relevantes de los organismos, como son por ejemplo la abundancia, el tamaño corporal y el tamaño y la configuración de la distribución geográfica. Se necesita tener muestras extensas de individuos, poblaciones o especies para analizarlas. Gran parte de la investigación macroecológica se ha enfocado sobre variables tales como densidad poblacional, área de distribución geográfica y masa corporal, mismos que influyen en el uso del espacio y recursos nutricionales (Brown, 1995).

La abundancia, el área de distribución y el tamaño corporal, son atributos de las especies que con frecuencia se encuentran correlacionados de la siguiente forma: a) Las especies más abundantes tienen áreas de distribución más amplias que las especies menos abundantes (Hanski, 1982; Brown, 1984; Gaston y Lawton, 1990; Hanski *et al.*, 1993; Gaston, 1994a). b) Las especies de mayor tamaño corporal son en promedio menos abundantes que las especies de menor tamaño corporal, a su vez las especies con un tamaño corporal intermedio son en promedio más abundantes que las especies de mayor talla y que las especies pequeñas (Peters y Wassenberg, 1983; Damuth, 1987, 1991; Blackburn *et al.*, 1993; Cotgreave, 1993; Blackburn y Lawton, 1994). c) Las especies de mayor tamaño

tienen en promedio áreas de distribución más grandes en comparación a las especies de menor tamaño (Reaka, 1980; Brown y Maurer, 1987; Arita *et al.*, 1990).

Gaston y Blackburn (1996) encontraron que en los patrones espaciales de los tamaños de las áreas de distribución de las aves del Nuevo Mundo existe una relación triangular entre la abundancia, el tamaño corporal y el área de distribución, en la que las aves con menor tamaño corporal tienen mayor abundancia y mayor área de distribución que las especies con un tamaño corporal mayor.

El área de distribución de las especies es un reflejo complejo y dinámico de la localización geográfica de todos los individuos que conforman sus poblaciones. Las unidades reales de distribución son individuos, y son dinámicas en espacio y tiempo, varían sus distancias entre uno y otro, se mueven alrededor, se dispersan hacia zonas previamente desocupadas, desaparecen de lugares donde estaban presentes anteriormente y cambian conforme ocurren nacimientos y muertes, todas estas características propias de los individuos finalmente tendrán un efecto significativo en la delimitación de las áreas de distribución (Brown, 1995). La concentración promedio de individuos tiende a decrecer del centro de su área hacia los márgenes, mientras que el tamaño de los huecos sin habitar muestra el patrón opuesto (Whittaker, 1956, 1960, 1967; Whittaker y Niering, 1965; Hengeveld y Haeck, 1982; Brown, 1984). La abundancia o la densidad de la población es solamente una representación superficial de la distribución espacial de los individuos. A su vez, la densidad poblacional local indica el número de individuos que coexisten en un área definida y que son mantenidos por ésta (Brown, 1995) gracias a sus atributos ecológicos.

El concepto de nicho proporciona una manera de caracterizar atributos ecológicos importantes para las especies (Brown, 1995). El concepto de nicho ecológico empezó a desarrollarse desde principios del siglo XX, sin embargo fue Grinnell (1917) el primero en aportar una definición clara de éste, además de incorporarlo bajo un marco teórico biogeográfico. Su concepto destaca los límites en el hábitat y la distribución geográfica de las especies (Schoener, 1989; Díaz, 2006). Según Grinnell (1917), se entiende por nicho ecológico el conjunto de factores ambientales y de condiciones bióticas y abióticas bajo las

cuales las poblaciones de una especie pueden sobrevivir por un tiempo indefinido sin inmigración. Años más tarde, Hutchinson (1957) desarrolló el concepto de nicho hipervolumétrico, el cual se define como la suma de todos los factores del medio ambiente que actúan sobre los organismos y puede ser representado cuantitativamente en términos de una combinación multidimensional de las variables bióticas y abióticas requeridas por un individuo para su sobrevivencia y reproducción, o por una población para subsistir (Schoener, 1989; Brown, 1995). Se define como nicho fundamental el intervalo total de posibilidades dentro del espacio ecológico donde la población puede persistir, mientras que la porción del nicho fundamental ocupado por la especie en el espacio geográfico, se llama nicho efectivo (Hutchinson, 1957).

Rapoport (1982) observó en un estudio acerca de la palma argentina *Copernicia alba*, que cuando ésta se acercaba hacia los márgenes de su distribución geográfica se volvía menos abundante y que su distribución espacial era más irregular, por lo que las áreas sin habitar aumentaron de tamaño. Brown (1984) sugirió una explicación a éste patrón de variación en la abundancia en el área geográfica con base en tres supuestos:

1. La abundancia y distribución reflejan la respuesta de poblaciones locales a condiciones locales.
2. La abundancia local y distribución reflejan qué tanto los ambientes locales cumplen los requisitos hutchinsonianos de nicho de cada especie.
3. Las variables ambientales que afectan la abundancia y distribución tienden a estar autocorrelacionados sobre el espacio, de tal forma que sitios muy cercanos tienden a presentar características abióticas y bióticas más similares entre sí (incluyendo interacciones interespecíficas) que con sitios más distantes.

De acuerdo con la macroecología es posible observar una correlación positiva entre la abundancia relativa local y varias medidas de la distribución espacial a gran escala: las especies abundantes tienden a estar ampliamente distribuidas y las raras tienden a tener áreas de distribución restringidas (Brown, 1995). Esta correlación se puede entender de la siguiente forma: las especies generalistas o de nicho amplio pueden tolerar una amplia

gama de condiciones físicas, utilizar muchos tipos de recursos y sobrevivir con la presencia de muchos competidores o depredadores. Por su parte, las especies de nicho estrecho o especialistas toleran sólo condiciones abióticas limitadas y tienen la capacidad de utilizar sólo unos pocos tipos de recursos y/o alta sensibilidad a varios competidores, depredadores, parásitos y enfermedades. Las mismas características que permiten a las especies generalistas existir en muchos hábitat diferentes sobre una amplia área de distribución también les permiten alcanzar densidades poblacionales relativamente altas en muchos de esos lugares. Por el contrario, los requerimientos restringidos de las especies especialistas ocasionan el que estén confinadas a unos pocos tipos de hábitat y dentro de un área geográfica limitada, y estas mismas restricciones de requerimientos físicos y de recursos, así como de su susceptibilidad a competidores o depredadores, les impedirán ser abundantes incluso en aquellos lugares donde las condiciones sean las más favorables (Brown, 1995).

Distintos estudios sobre la relación entre la abundancia y el área de distribución de las especies, han demostrado que esta relación es positiva en la mayoría de los casos (Blackburn y Gaston, 1996; Blackburn y Gaston, 2002; Gaston *et al.*, 1997; Gaston *et al.*, 1998; Gaston y Fangliang, 2002). Sin embargo existen excepciones a este patrón (Gaston y Lawton, 1990; Reif *et al.*, 2006). Éstos se encuentran relacionados con cambios discontinuos en una o más variables limitantes del nicho, que pueden provocar cambios rápidos en la abundancia. Por ejemplo, cambios abruptos ya sea en condiciones abióticas o la presencia de otras especies pueden cambiar el ambiente de favorable a completamente desfavorable, provocando un borde pronunciado en el área de distribución. La variación multimodal en uno o más factores ambientales pueden provocar múltiples picos y valles en la abundancia a lo largo del área geográfica (Figura 1). El patrón espacial de abundancia puede aparecer como regular, si la variación ambiental es periódica, o irregular, si la variación ambiental es más compleja. La variación espacial en abundancia y distribución no necesariamente refleja respuestas a condiciones locales, por ejemplo cuando el área de distribución de una especie se contrae o expande rápidamente, o cuando las tasas de dispersión son muy altas, los individuos pueden inundar sitios desfavorables, por el

contrario cuando las tasas de dispersión son muy bajas, los individuos no pueden colonizar sitios favorables (Brown, 1995).

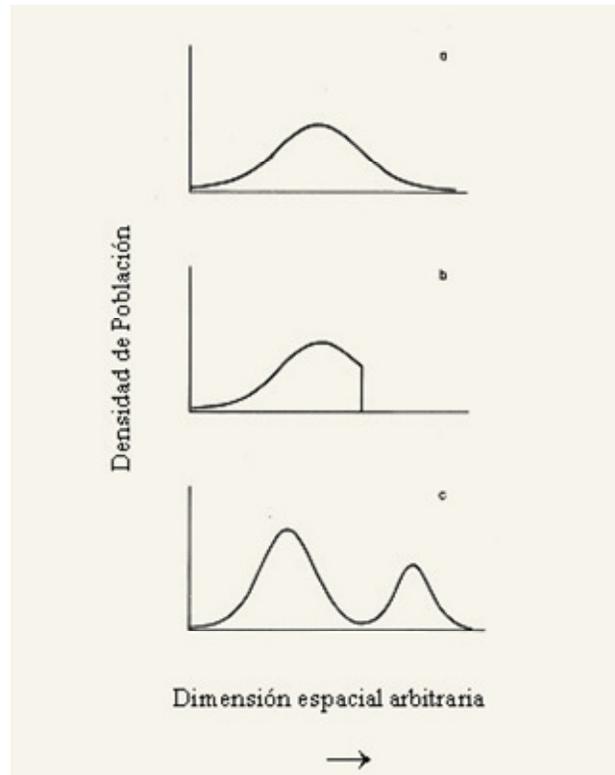


Figura 1: Patrones hipotéticos de abundancia dentro del área de distribución. a) Una distribución unimodal de forma normal, que se esperaría cuando los parámetros del nicho varían como gradientes continuos, con autocorrelación espacial a todas las escalas. b) Una distribución truncada, que se esperaría si hay una variación abrupta, discontinua en sólo un parámetro de nicho importante. c) Una distribución multimodal, de esperarse cuando parámetros importantes de nicho exhiben un patrón de variación espacial periódico o irregular (Tomado de Brown, 1995).

Sin embargo, no en todos los casos se presenta una relación positiva entre la abundancia y el área de distribución de las especies; se ha observado que en áreas que tienen una marcada diferenciación de los tipos de hábitat con respecto a las áreas circundantes, (ambientes

aislados parecidos a islas) como lo son algunas áreas montanas con respecto a tierras bajas, éste patrón no se cumple e incluso se invierte (Gaston y Lawton, 1990; Reif *et al.*, 2006). Reif *et al.*, (2006), sugirieron que éstas excepciones a la relación positiva entre la abundancia y el tamaño del área de distribución en ambientes aislados puede deberse a que en general no hay mucha riqueza de especies, por lo que la competencia interespecífica se reduce y los individuos pueden aprovechar más sus recursos (MacArthur *et al.*, 1972). Por otra parte se supone que el ambiente de una comunidad aislada se mantiene siempre estable, por lo cual las especies endémicas han tenido más tiempo para adaptarse a las condiciones ambientales locales que las especies de amplia distribución y de reciente arribo a los hábitats aislados (Thiollay, 1997). Finalmente, las especies de amplia distribución que han colonizado una isla recientemente pueden tener bajas abundancias porque están expuestas a un ambiente nuevo y desconocido, que ya se encuentra ocupado por las especies locales bien adaptadas (Jones *et al.*, 2001).

1.1 Sistemática de las Aves de México.

México es uno de los países con mayor diversidad biológica en el mundo (Navarro-Siguënza y Sánchez-González, 2003). A nivel mundial, la avifauna mexicana ocupa entre el décimo y décimo segundo lugar, ya que alberga aproximadamente 1076 especies pertenecientes a 471 géneros, 87 familias y 22 órdenes (A.O.U. 1998). A nivel de Mesoamérica, México es el país con más especies de aves endémicas, ya que alrededor del 10% de la avifauna es endémica (González-García y Gómez de Silva, 2003). En cuanto a la estacionalidad, 313 de las 338 aproximadamente especies de aves migratorias neárticas, pasan hasta la mitad o dos tercios de su ciclo de vida en el país (Rappole *et al.*, 1993).

Las especies son las unidades de análisis para la macroecología, deben ser identificables operacionalmente para que representen unidades relativamente comparables de organización biológica y que los individuos y las poblaciones reconocidas como pertenecientes a la misma especie estén más cercanamente relacionadas entre ellas que con otras especies reconocidas. Es por eso que actualmente el concepto biológico es utilizado en los estudios macroecológicos además de que es el más comúnmente aplicado en las

diferentes ramas de la biología, ya que establece unidades aisladas reproductivamente comparables (Brown, 1995). De acuerdo con Mayr (1963), este concepto se basa en que las especies están formadas de poblaciones con una realidad y cohesión genética, lo cual establece que los miembros de una especie poseen las características para conformar una unidad reproductiva, ecológica y genética; por lo tanto, “las especies son grupos de poblaciones naturales de entrecruza que se reproducen aisladamente de otros grupos. A pesar de esto, se le han hecho varias objeciones referentes a que es poco funcional y práctico, ya que los límites del intercambio genético no siempre son claros (p. e. en alopatría) y no es aplicable a todos los grupos (Grant, 1989).

Los criterios para delimitar a las especies dentro de las poblaciones naturales no son universales por lo que se han desarrollado diferentes definiciones en torno a lo que se conoce como especie (Valencia, 1999). El concepto de especie ha sido definido principalmente por criterios tipológicos o morfológicos y reproductivos, y en la actualidad existen alrededor de 22 definiciones diferentes, sin embargo los más utilizados en estudios de aves, son los conceptos, tipológico, biológico, evolutivo y filogenético (Haffer, 1997; Peterson y Navarro-Sigüenza, 1999).

Cracraft (1987) y Ereshefsky (1989) definieron la especie bajo el concepto filogenético como un grupo irreducible de organismos, en los cuales hay un patrón parental de ancestría y descendencia que es característico y significativamente distinto del de otros grupos, así las especies son taxones basales diferenciados. Este concepto considera como especies a grupos que actualmente reciben el nombre de poblaciones o de razas (Valencia, 1999). Bajo el concepto evolutivo, una especie es un linaje (una secuencia ancestro-descendiente de poblaciones) que evoluciona separadamente de otras especies y con sus propias tendencias y su propio papel evolutivo unitario (Simpson, 1961). Wiley (1978) lo modificó ligeramente, y se refiere a él como “el único linaje de poblaciones ancestro-descendientes que mantienen su identidad ajena a otros linajes y tiene sus propias tendencias evolutivas y destino histórico”. Este concepto resuelve el problema de especie biológica que no se puede aplicar a organismos con reproducción asexual.

El uso de los distintos conceptos de especie puede cambiar significativamente los patrones de riqueza y distribución de las especies endémicas, debido a que algunos grupos de poblaciones pueden ser consideradas especies auténticas, bajo enfoques alternativos (Peterson y Navarro-Sigüenza, 1999). Es posible que al trabajar con uno u otro concepto de especie, los patrones macroecológicos puedan modificarse, ya que el número de especies reconocidas aumentará o disminuirá, y como consecuencia, el área de distribución mostrará modificaciones, lo cual puede tener como consecuencia el incremento de especies endémicas, o de distribución restringida.

Algunos autores consideran que México cuenta con aproximadamente de 95 a 104 especies de aves endémicas si se utiliza el concepto de especie biológica (Howell y Webb, 1995 y A.O.U. 1998). Navarro-Sigüenza y Peterson (2004) desarrollaron una taxonomía alternativa a la ya existente utilizando el concepto de especie filogenético-evolutiva para la avifauna y obtuvieron 323 especies filogenéticas-evolutivas a partir de 135 especies biológicas, de las cuales 122 resultaron especies endémicas “nuevas” para el país, totalizando 222 especies endémicas.

Las especies endémicas tienen un área de distribución más restringida que las especies de amplia distribución, por lo tanto de acuerdo al patrón macroecológico, se esperaría fuesen menos abundantes que las otras (Gaston y Blackburn, 1996). Sin embargo Reif *et al.*, (2006) mostraron que las abundancias de las aves endémicas de las montañas Bamenda en el Occidente de África fueron más altas que las abundancias de las especies de amplia distribución, y que localmente los tamaños de las áreas donde se distribuyen fueron mayores para las especies de aves montañas endémicas, lo que muestra una relación negativa entre éstas, que es contrario a los postulados macroecológicos.

La macroecología ha tenido un rápido desarrollo en los últimos años y actualmente es una disciplina que se encuentra en crecimiento, y que sigue siendo enriquecida con distintos estudios (Arita y Rodríguez, 2001), sin embargo aún son pocos los estudios de este tipo realizados en México. El objetivo de este estudio fue encontrar los patrones macroecológicos referentes a la abundancia y el área de distribución de una parte de una

comunidad de aves montanas de la Faja Volcánica Transmexicana, en una escala continental y en una escala local. Además, observar la influencia que puede llegar a tener el concepto de especie bajo el que se realicen los análisis.

2. OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar la relación entre la abundancia y el tamaño del área de distribución de una parte de una comunidad de aves montanas de la Faja Volcánica Transmexicana y una localidad de la Sierra de Juárez de Oaxaca, bajo dos diferentes conceptos de especie.

Objetivos particulares

- ❖ Recopilar en una base de datos la información referente a tamaño del área de distribución, estimado global de la población continental y abundancia relativa para cada especie biológica y filogenético-evolutiva.
- ❖ Analizar la relación entre el tamaño de las áreas de distribución y las abundancias relativas de las especies que conforman la comunidad de aves montanas.
- ❖ Analizar la relación entre el tamaño de las áreas de distribución y los estimados globales de población de las especies. Además ver si la relación se mantiene usando los valores de abundancia relativa (locales) o los estimados globales de población (continentales).
- ❖ Analizar la variación de las abundancias relativas a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana. Además de analizar la influencia que puede tener la historia geológica del área de estudio en la abundancia de las especies.
- ❖ Analizar la variación entre las áreas y las abundancias de las especies biológicas y las especies filogenético-evolutivas.

3. MÉTODOS

3.1 Área de estudio.

El área de estudio elegida para este trabajo fue la Faja Volcánica Transmexicana (FTV). Está constituida por un conjunto de cordilleras y volcanes de diferentes edades que forman una faja transversal que se extiende desde el Océano Pacífico (Cabo Corrientes, Nayarit) hasta el Golfo de México (Sierra de Chinconquiaco, Veracruz). Se localiza entre los 18°30' - 21°45' latitud norte y los 97°22' - 106°30' longitud oeste, con altitudes que van desde los 1500 hasta los 3000 metros sobre el nivel medio del mar, y su extensión superficial es de aproximadamente 155,156 km². La provincia es más ancha en su porción occidental (130 km) y más angosta en su extremo oriental, donde diverge de la Sierra Madre Oriental (Carso Huasteco) y la Sierra de Oaxaca (Sierra de Juárez). En su extremo noroeste se separa de la Sierra Madre Occidental por el curso del río Grande de Santiago. En el suroeste alcanza su mayor extensión meridional con el Volcán de Colima. Esta faja de volcanes, aún activa, se ha formado durante los últimos 19 millones de años a lo largo de cuatro grandes episodios de vulcanismo relevantes, aunque las elevaciones más prominentes que la caracterizan están asociadas con la historia de los últimos tres millones de años (Ferrusquía-Villafranca, 2007). Debido a su ubicación latitudinal, a su cercanía con el mar en sus extremos occidental y oriental, y a su compleja orografía que favorece variaciones altitudinales importantes, además de que es un área muy compleja en origen y ambiente, la FVT presenta 30 tipos climáticos diferentes que pertenecen a los cuatro grandes grupos climáticos reconocidos para México, bajo el sistema de Köppen modificado por García (1988), por esta razón es posible encontrar muchos tipos de vegetación, aunque predominan los bosques de coníferas y de encinos, y en menor proporción se encuentran pastizales, matorrales subalpinos, bosques mesófilos, vegetación ribereña, matorrales xerófilos, selvas bajas caducifolias, además de tierras urbanas y de cultivo (Hernández y Carrasco, 2007).

Los muestreos se llevaron a cabo a lo largo de la FVT, tratando de cubrir toda la longitud de la misma, además de incluir una localidad en la Sierra de Juárez en Oaxaca, los tipos de vegetación predominantes en los que se trabajó fueron el bosque de pino y el bosque

de pino encino, y una pequeña fracción de bosque mesófilo de montaña en Oaxaca. Todo el trabajo de campo se llevó a cabo en bosques montanos. Las localidades en las cuales se realizaron los muestreos dentro de la FVT son las siguientes (Figura 2):

- ❖ México, Puebla, Cerro Citlaltépec a 6 km NE de Acajete. 19°08'55.5" N, 97°55'32.1" W, a 2561 msnm.
- ❖ México, Jalisco, Mpio. Autlán, Sierra de Cacoma, Las Neverías. 19°50'59.8" N, 104°27'8.9" W, a 2150 msnm.
- ❖ México, Jalisco, Mpio. Zapotlán El Grande, El Floripondio (Cerca al Nevado de Colima). 19°37.308' N, 103°37.473' W, a 2756 msnm.
- ❖ México, Michoacán, Mpio. Uruapan, "Rancho La Nogalera". 19°29.48' N, 102°00.426' W, a 1998 msnm.
- ❖ México, Michoacán, Mpio. Morelia, Ichaqueo. 19°34'39.3" N, 101°08'49.8", a 2482 msnm.
- ❖ México, Michoacán, Contepec. 19°57'52.9" N, 100°09'30.4" W, a 2700 msnm.

También se incluyó en el estudio una localidad fuera de la FVT, ésta se encuentra en la Sierra de Juárez, Oaxaca. En la localidad el clima es Templado subhúmedo, C(w2), con una temperatura media anual de 12 a 18°C (García 1998), el tipo de vegetación predominante es el Bosque de pino y el Bosque de pino-encino, además de algunos elementos de Bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978) (Figura 2):

- ❖ México, Oaxaca, Mpio. Ixtlán de Juárez, Bravera a 11 km de San Juan Yagila. 17°29.211' N, 96°22.387' W, aproximadamente a 2500 msnm.

Cuadro 1: Características de las localidades de estudio.

Localidad	Características de la vegetación	Fecha de muestreo	Número de puntos de conteo	Número de especies observadas en los puntos de conteo por localidad
Acajete	El tipo de vegetación predominante en este sitio fue el Bosque de Encino, con muy pocos elementos de pino, la altura de los árboles no rebasó los 20 metros.	23-26 de mayo del 2008.	10 puntos de conteo.	24 especies
Neverías	En esta localidad el tipo de vegetación predominante fue el Bosque de Pino-Encino, la altura de los árboles va de los 15 a los 20 metros.	29-31 de mayo del 2008.	10 puntos de conteo.	42 especies
El Floripondio	La vegetación presente en este lugar fue el Bosque de Pino-Encino con algunos elementos de <i>Abies</i> , y la altura de los árboles osciló entre los 15 y los 30 metros.	2-4 de junio del 2008.	10 puntos de conteo.	37 especies
Uruapan	En esta localidad el muestreo se llevó a cabo dentro de un rancho en el cual hay un manchón grande de bosque de Pino-Encino, sin embargo en los alrededores del manchón y dentro del rancho hay varios huertos de nuez y aguacate. La altura de los árboles va de los 25 a los 30 metros.	8-13 de junio del 2008 (el 10 de junio se suspendió el muestreo por lluvia).	10 puntos de conteo.	35 especies
Ichaqueo	Esta localidad predomina el Bosque de Pino con algunos elementos de Encino, la los árboles alcanzan una altura de 30 metros.	15-17 de junio del 2008.	11 puntos de conteo	33 especies
Contepec	Este sitio se caracterizó por el Bosque de Encino con varios elementos de <i>Abies</i> , la altura de los árboles va de los 15 a los 30 metros.	20-24 de junio del 2008.	10 puntos de conteo.	36 especies
Yagila	El tipo de vegetación predominante es el Bosque de pino y el Bosque de pino-encino, además de algunos elementos de Bosque mesófilo de montaña, la altura de los árboles va de los 10 a los 35 metros.	10-12 de abril del 2008.	18 puntos de conteo.	24 especies

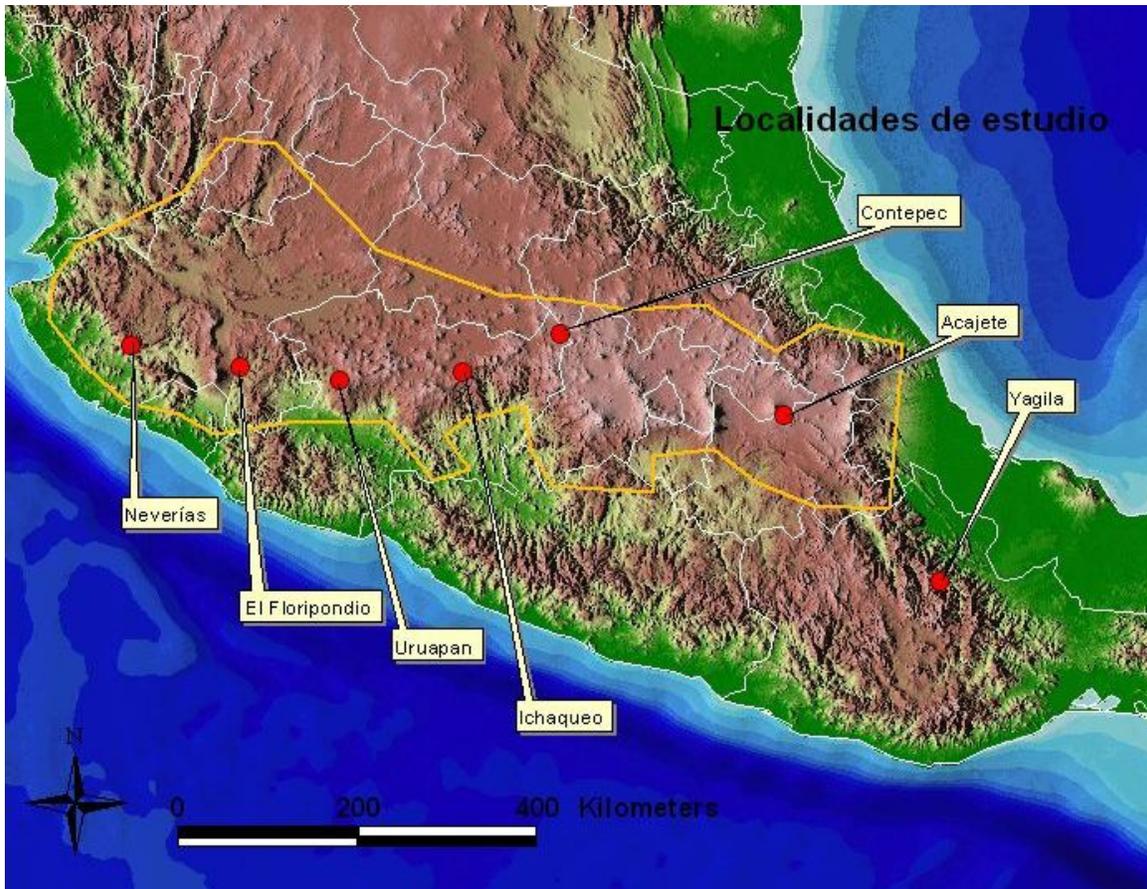


Figura 2: Área de estudio: Localidades en las cuales se llevaron a cabo los muestreos (detalles en cuadro 1).

3.2 Selección de especies.

La selección de las especies para este trabajo se realizó a partir de la lista de las aves de la Faja Volcánica Transmexicana (Navarro-Sigüenza *et al.*, 2007). Los análisis se realizaron únicamente con las especies residentes y se excluyeron las rapaces, además de aquellas que vuelan muy por encima del dosel del bosque (p. e. Vencejos) porque los mismos individuos tienen una alta probabilidad de ser detectados en más de un punto de conteo ya que pueden desplazarse a través de distancias mayores (Gregory *et al.*, 2004). Se eligieron únicamente aquellas que habitan en el bosque mesófilo de montaña, en el bosque de pino y en el bosque de pino encino (Stotz *et al.*, 1996). A partir de las 133 especies seleccionadas (AOU, 1998), se obtuvo su equivalencia en la propuesta taxonómica para las aves de México de Navarro y Peterson (2004), con lo que el número

de especies en este estudio aumentó a 146. En campo se registraron 60 especies y 63 especies además fueron seleccionadas porque se contó con su estimado global de población.

Finalmente, las especies analizadas fueron aquellas para las que se obtuvieron registros en campo y/o aquellas de las cuales se pudo obtener un estimado global a nivel continental de su población, con lo que quedaron 61 especies filogenético-evolutivas y 88 especies biológicas.

3.3 Abundancia relativa y Estimado global de población.

Para estimar la abundancia relativa por especie, se hicieron muestreos en las localidades de estudio. El primero de ellos se realizó en San Juan Yagila en la Sierra de Juárez, Oaxaca, en el mes de abril, los muestreos posteriores se llevaron a cabo a lo largo de la FVT de mayo a junio del 2008. El método empleado en los muestreos fue el de puntos de conteo de radio indefinido, modificado a partir del conteo por puntos de radio fijo (Ralph *et al.*, 1996; Gregory *et al.*, 2004), que es un método eficaz en todo tipo de terrenos y hábitats. Este método permite estudiar los cambios anuales en las poblaciones de aves en puntos fijos, las diferentes composiciones específicas según el tipo de hábitat, y los patrones de abundancia de cada especie. Los conteos realizados consistieron en establecer una serie de puntos fijos a lo largo de un transecto o de una parcela, en cada punto se registró todas las especies de aves vistas y/o escuchadas por un período de tiempo determinado en un radio indefinido. Se recomienda que el tiempo de conteo en cada punto no exceda los 10 minutos. Para facilitar la comparación entre estudios de aves terrestres es recomendable visitar cada punto un mínimo de dos veces y un máximo de cuatro, esto permite obtener estimaciones más exactas sobre áreas determinadas. La distancia mínima entre cada punto de conteo debe de ser de 200 metros, para evitar que las aves contadas en puntos anteriores vuelvan a contarse (Ralph *et al.*, 1996; Gregory *et al.*, 2004). Se eligió este método y no el de conteo en transectos lineales porque es más apropiado en hábitats con vegetación cerrada y permite identificar aves silenciosas y tímidas, además de que permite hacer conteos en lugares que pueden ser de difícil acceso. (Ralph *et al.*, 1996; Gregory *et al.*, 2004).

Otro factor muy importante a considerar es la estimación de distancia que hay entre el observador y el ave. Se puede tomar la distancia absoluta, que es la distancia estimada desde el centro del punto de conteo o desde la línea del transecto hacia las aves vistas o escuchadas, o hacer la estimación por medio de bandas, en este caso es necesario decidir la distancia específica de las bandas (puntos de radio fijo). Esta distancia es una medida muy útil pues proporciona información acerca de la detectabilidad de las especies en cada tipo de hábitat y permite hacer estimados de densidad y abundancia relativa (Gregory *et al.*, 2004).

Los conteos se iniciaron a partir de las 7:00 AM y finalizaron entre 10:00 AM y 11:00 AM, los puntos fueron ubicados a una distancia mínima entre ellos de 200 m. Se registraron todas las aves detectadas tanto visual como auditivamente durante cinco minutos en cada uno de ellos, y se tomó la distancia absoluta para cada una de ellas (Ralph *et al.*, 1996; Gregory *et al.*, 2004). En total se establecieron 18 puntos en San Juan Yagila y 61 puntos de conteo a lo largo de la FVT, 10 en cada localidad a excepción de Ichaqueo donde se establecieron 11 puntos, cada punto se intentó visitar al menos en tres ocasiones, aunque cada localidad se visitó solo una vez. (Gregory *et al.*, 2004).

Una vez finalizado el trabajo de campo las abundancias fueron obtenidas con ayuda del programa Distance 5.0 (versión 5.0; Thomas *et al.*, 2006), el cual estima la abundancia y la densidad. Este programa está fundamentado en la Teoría del muestreo de distancia, que señala que hay una marcada tendencia en la disminución de la detectabilidad de los individuos conforme aumenta la distancia de éstos respecto a los puntos de conteo, por lo que se pueden obtener estimados de densidad a partir de la distancia asociada al número de registros que se tienen. Todas las funciones de probabilidad utilizadas en los métodos de muestreo de distancia implican modelos de probabilidad para encontrar la distribución espacial de los animales en el proceso de detección (Buckland *et al.*, 1993, 2004).

Para analizar los datos se trabajó con el CDS Engine o muestreo convencional de distancia por sus siglas en inglés. Este método evita usar los modelos de probabilidad utilizando un estimador empírico de varianza y obteniendo intervalos de confianza que

asumen una densidad log-normal, aunque también utiliza convencionalmente modelos de probabilidad y de máxima similitud únicamente en el análisis de los datos de distancia. Además del muestreo convencional de distancia, Distance 5.0 cuenta con el muestreo multivariado de distancia (MCDS) y con el muestreo de marcado y recaptura de distancia (MRDS) (Buckland *et al.*, 2004; Thomas *et al.*, 2006).

Los estimados globales de población, se obtuvieron de la base de datos de Partners in flight (PIF) (<http://www.partnersinflight.org/>). Compañeros en Vuelo (PIF) surgió en 1990 a partir de una iniciativa conjunta de gobiernos federales, estatales, provinciales y territoriales de Canadá México y EUA, la industria, organizaciones no gubernamentales, investigadores entre otros, cuyo objetivo común es la conservación de las aves terrestres de América del Norte. PIF sigue una serie de pasos que tienen una sólida base científica para el establecimiento y evaluación de diversas medidas de conservación, sus principales objetivos son ayudar a las especies en riesgo, mantener comunes a las especies nativas y migratorias y mantener acciones conjuntas entre organizaciones privadas y públicas para generar recursos que puedan ser dirigidos hacia la conservación y manejo de especies en peligro. Todo esto se ha logrado a través de un plan de manejo a nivel continental y a nivel regional y local basado en Regiones para la Conservación de aves (BCR por sus siglas en inglés), la información generada se ha organizado en una base de datos que incluye estimaciones del tamaño de la población (PS) (Rich *et al.*, 2004; Panjabi *et al.*, 2005). En los últimos años PIF se ha involucrado en un gran esfuerzo para generar planes de manejo a nivel continental y regional, para ello ha conjuntado varios programas de monitoreo que se llevan a cabo constantemente y cuyos datos recabados se han reunido en una gran base de datos que es organizada y manejada por el Rocky Bird Observatory y el comité de científicos del PIF. Como parte del Plan de conservación de las aves terrestres de América del Norte (Rich *et al.* 2004), PIF estimó los tamaños globales de población para 448 especies de aves terrestres, ellos usaron los datos obtenidos a partir de los muestreos de aves durante la época reproductiva o BBS por sus siglas en inglés (Breeding Bird Survey) durante la década de los noventa, llevados a cabo en Estados Unidos y en Canadá. Los estimados de abundancia basados en BBS fueron calculados de la siguiente forma: Para cada ruta del BBS recorrida en condiciones meteorológicas aceptables los conteos de todos los años fueron promediados para así obtener un conteo promedio para

toda la década de los noventa por cada especie registrada en cada ruta. Las especies contadas fueron promediadas para todas las rutas del BBS en cada polígono geopolítico (definido por la intersección de una BCR y un estado). Los índices de abundancia fueron calculados para cada polígono geopolítico multiplicando los promedios de conteo por cada tiempo y área de la ruta del BBS y fueron divididos entre el área teórica cubierta por una ruta del BBS. Los índices de abundancia para cada estado fueron calculados por la simple adición de todos los polígonos que conforman un estado. De igual forma se calcularon los índices de abundancia para cada BCR. Los índices de abundancia para cada estado fueron convertidos en estimados de población.

A partir de los datos de área de distribución, abundancia relativa y estimado global de población, se construyó una base de datos donde además se incluyó información como el intervalo altitudinal, su estatus de riesgo, y el endemismo para cada especie biológica (Stotz *et al.*, 1996). También se construyó una base de datos donde se incluyó la información correspondiente a abundancia relativa, área de distribución y además se obtuvieron los valores equivalentes de intervalo altitudinal, estatus de riesgo y endemismo (Stotz *et al.*, 1996), para cada especie de acuerdo a Navarro-Sigüenza y Peterson (2004).

3.4 Área de distribución.

Gaston (1991, 1994b, 1996) consideró que el área de distribución es un atributo heredable para el cual existe más de una forma de medir su extensión. Tres de ellas son; a) el área de ocupancia, que es el número de sitios donde se encuentra la especie, b) el área de ocurrencia que es el área total o continua donde se encuentra y c) la extensión latitudinal o distancia lineal entre los dos puntos extremos de la distribución latitudinal de una especie (Gaston, 2003). En este estudio se tomó en cuenta al área de ocurrencia (km²) como área de distribución para cada especie.

El área de distribución de cada especie fue calculada a partir de los mapas de distribución de NatureServe disponibles en internet (Ridgely *et al.*, 2003). Estos mapas fueron desplegados y analizados con el Sistema de Información Geográfica (SIG) Arc

View 3.2 y se utilizó la herramienta UMC utilities para medir las áreas. Se excluyeron aquellos “shapes” que representaban áreas en las cuales las aves no se distribuyen todo el año, es decir que solo se utilizaron las áreas en las que las especies son residentes permanentes, por lo que no se trabajó con aves migratorias. Debido a que la forma de la Tierra es semejante a un elipsoide de revolución (figura que se obtiene al hacer girar un elipse sobre su eje menor), la superficie no se puede trasladar a un plano sin someterla a deformaciones de diversos tipos (angulares, lineales o areales) (Franco y Valdez, 2003). La proyección es una forma de minimizar estas deformaciones y se ayuda de una figura geométrica, que permite trasladar la superficie terrestre al plano (Sistema de proyección). Para tener un valor más preciso y en metros cuadrados (m^2), además de eliminar en parte la distorsión causada cuando se representa la forma curva e irregular del planeta en un plano, se utilizó la proyección homolográfica de Mollweide; en ésta la escala es constante en el ecuador y disminuye hacia los polos, sus meridianos son curvas elípticas y las áreas son iguales pero presentan una acusada deformación en los bordes y en los polos (Franco y Valdez, 2003). El valor obtenido de la superficie total del área de distribución se encontraba en m^2 , posteriormente se hizo la conversión a km^2 .

3.5 Análisis de datos.

Los datos fueron estandarizados con un logaritmo natural para ajustar los valores de áreas, ya que las superficies totales de las áreas de distribución estaban dadas entre miles y millones de km^2 . Se realizó un análisis de correlación de Pearson para evaluar la relación entre el área de distribución y las abundancias relativas de las especies biológicas; el área de distribución y las abundancias de las especies filogenético-evolutivas, y el área de distribución y el estimado global de población de las especies biológicas (Brown, 1995; Blackburn *et al.*, 1997; Reif *et al.*, 2006).

Para facilitar la apreciación de la distribución de las especies se elaboraron gráficas de dispersión de las mismas contra los tamaños de las áreas de distribución y sus abundancias. Con el fin de observar la variación de las abundancias a lo largo de la FVT se hizo una

gráfica de dispersión con las especies y sus abundancias por localidad (Brown 1995; Blackburn *et al.*, 1997; Reif *et al.*, 2006).

Para comprobar si existen diferencias significativas entre las abundancias de las distintas localidades se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) de una sola vía. Se decidió hacer este análisis porque con él se puede encontrar variación debida a solo un factor, y en este caso sólo se buscaba encontrar la variación entre los grupos debido a la abundancia relativa. Para este análisis se descartaron las abundancias relativas que fueron obtenidas a partir de registros únicos en campo, es decir especies que solo se observaron una sola vez en el área de estudio, pues eran poco informativos. Antes de llevar a cabo la prueba de ANOVA se normalizaron los datos aplicándoles el logaritmo natural, ya que estos no se ajustaron a una distribución normal cuando se aplicó la prueba de Kolmororov-Smirnov ($z = 3.923$). Posteriormente se hizo la Prueba de Tukey para detectar aquellas localidades en las que había más diferencia respecto a la abundancia relativa (Townend, 2002).

Debido a que la relación abundancia-tamaño del área de distribución se podría ver afectada por el concepto de especie de acuerdo al cual se realizó el análisis de correlación, se llevó a cabo una prueba de t, entre las áreas de distribución de las especies biológicas y las especies filogenético-evolutivas, y una prueba de t entre las abundancias de las especies biológicas y las especies filogenético evolutivas. Para llevar a cabo esta prueba los datos no se transformaron. Esta prueba se utiliza para ver si existen diferencias significativas entre dos muestras independientes. La prueba de t determina qué tan diferente son los promedios de los dos grupos, tomando en consideración la variabilidad que hay en los datos (Townend, 2002). Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el paquete estadístico SPSS 17.0. (SPSS Inc., 2008).

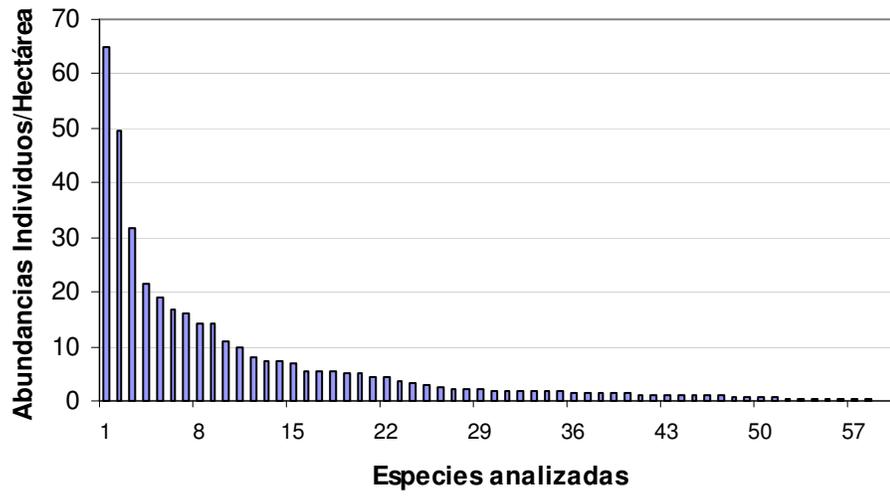
4. RESULTADOS

Las 88 especies biológicas de aves analizadas se encuentran distribuidas en 27 familias y siete órdenes. De estas 88 especies 13 son endémicas y dos son cuasiendémicas (Howell y Webb, 1995; Stotz, 1996), dos especies se encuentran amenazadas y dos bajo protección especial según la NOM-ECOL 059 (DOF 2002). De las 61 especies filogenético-evolutivas incluidas en el estudio 15 son endémicas y 5 son cuasiendémicas (Anexos 1 y 2).

4.1 Frecuencia de especies por abundancia y por área de distribución.

Alrededor del 83% de las especies tiene una abundancia relativa que no sobrepasa los 10 individuos por hectárea, un 12% presenta una abundancia que va desde los 11 hasta los 30 individuos por hectárea y solo un 5% de ellas sobrepasa los 30 individuos por hectárea (Figura 3a). En cuanto a las áreas de distribución, 71% de las aves ocupan menos de cinco millones de km^2 en su distribución geográfica, 19% ocupan un área de distribución que va desde los cinco millones hasta 15 millones de km^2 y un 9% ocupa un área que va desde los 15 millones hasta los 25 millones de km^2 (Figura 3b). Lo anterior indica que la mayoría de las especies tienen abundancias relativas pequeñas y áreas de distribución que no sobrepasan los cinco millones de km^2 .

a)



b)

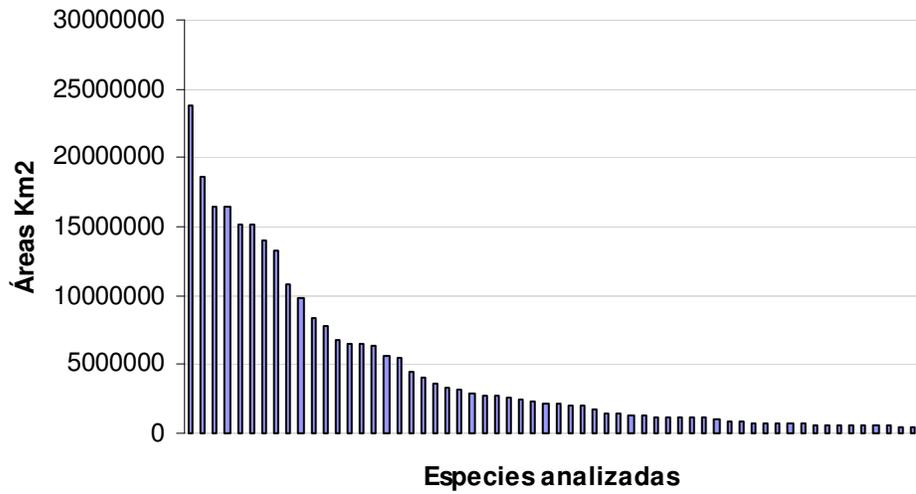


Figura 3: Frecuencia de especies según su abundancia a nivel local (a) y el tamaño de su área de distribución a nivel continental (b).

4.2 Relación abundancia/Estimado global de población-tamaño del área de distribución.

Se encontró que la relación estimada de población global-tamaño del área de distribución para las especies biológicas, fue positiva (Pearson $r = 0.60$, $N = 63$, $P < 0.01$) (Figura 4), lo que indica que a nivel continental las especies analizadas que cuentan con áreas de distribución más grandes tienden a tener estimados globales de población más grandes que las especies que tienen áreas de distribución más pequeñas.

La relación abundancia relativa-tamaño del área de distribución para las especies biológicas fue negativa pero no significativa (Pearson $r = -0.12$, $N = 60$, $P = 0.37$) (Figura 5), lo cual indica que a nivel local no existe una relación o ésta es variable. Las especies con áreas de distribución más grandes presentan valores pequeños de abundancia relativa y las especies más restringidas tienen altos valores de abundancia; sin embargo el valor de P indica que la prueba no es significativa por lo que no hay una relación entre la abundancia y el área de distribución. Finalmente la relación abundancia-tamaño del área de distribución observada para las especies filogenético-evolutivas fue también negativa pero no significativa (Pearson $r = -0.09$, $N = 61$, $P = 0.49$) (Figura 6), por lo que para este conjunto de especies tampoco hay una relación entre estas variables a nivel local.

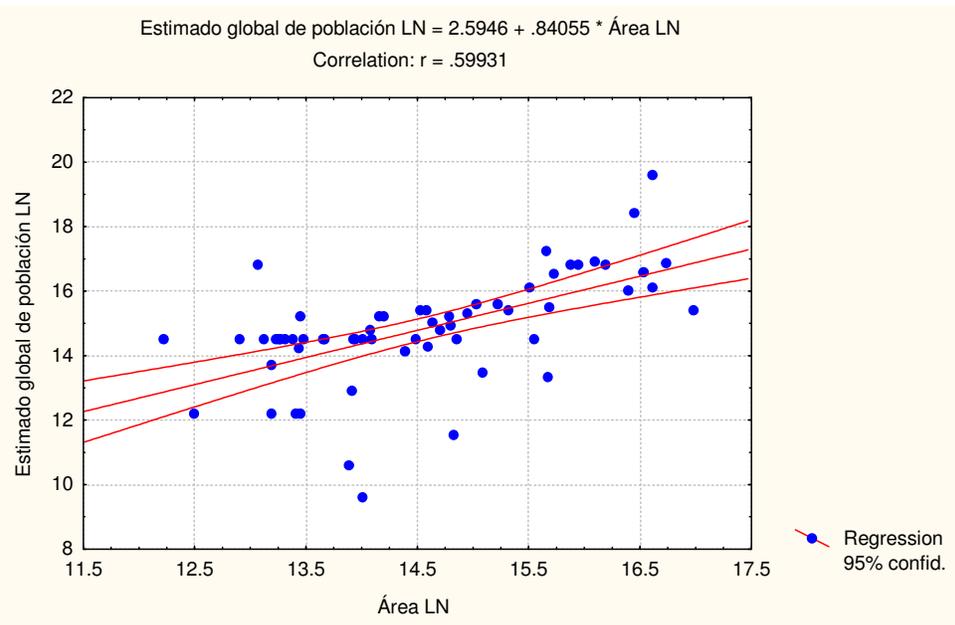


Figura 4: Relación inter específica de los estimados globales de población-tamaño del área de distribución para las aves montanas de la FVT a nivel continental, bajo el concepto de especie biológica.

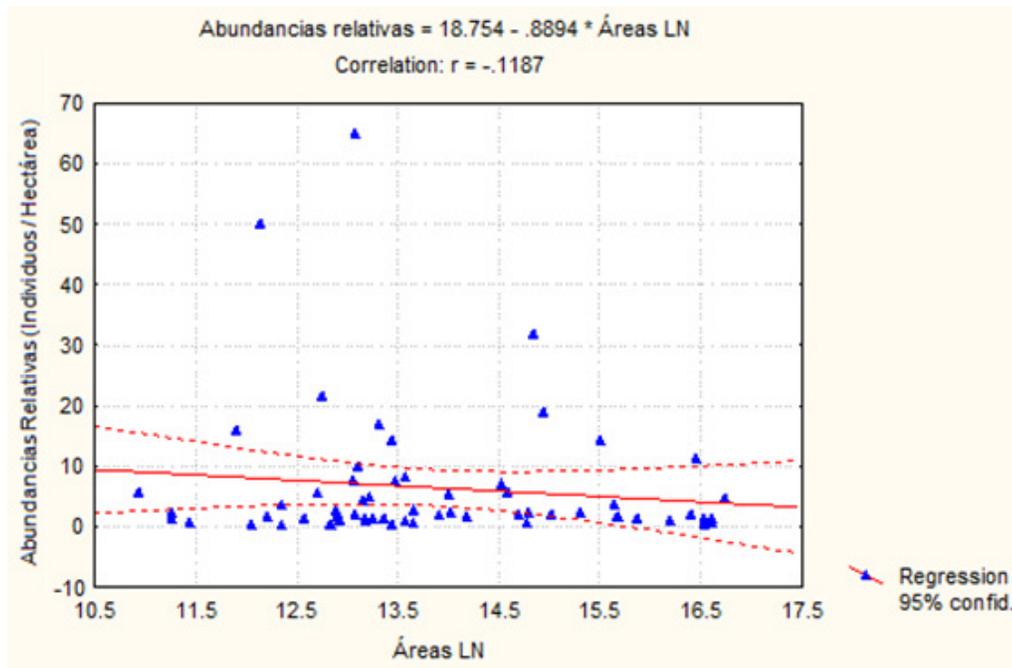


Figura 5: Relación inter específica de las abundancias-tamaño del área de distribución para las aves montanas de la FVT analizadas a nivel local, bajo el concepto de especie biológica.

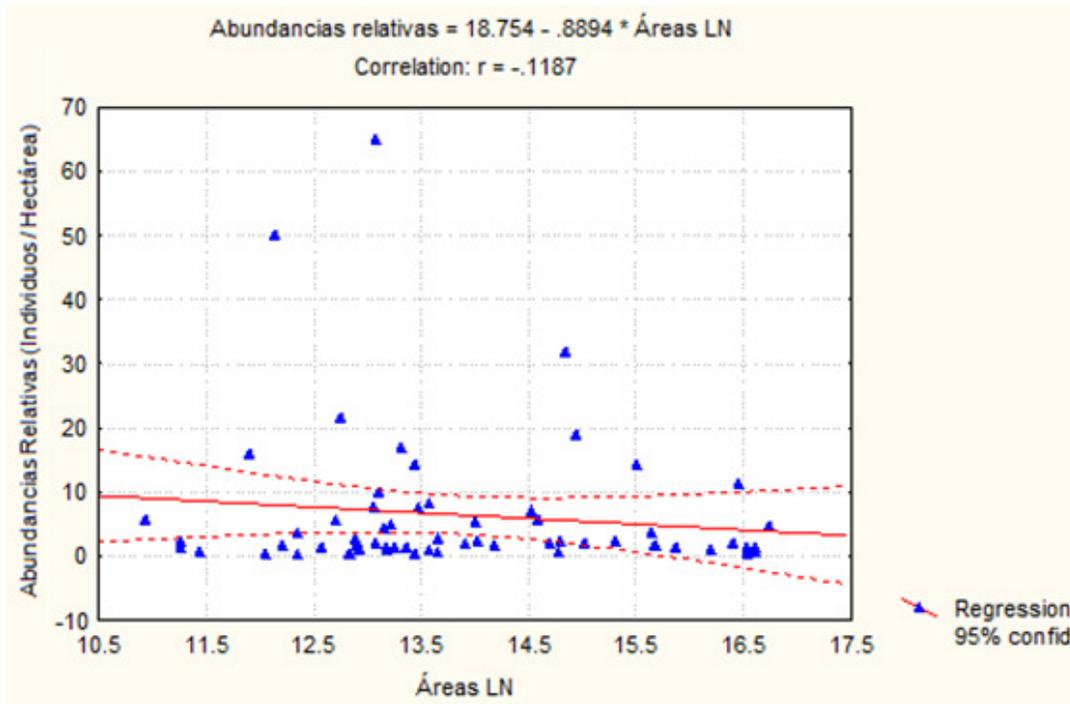
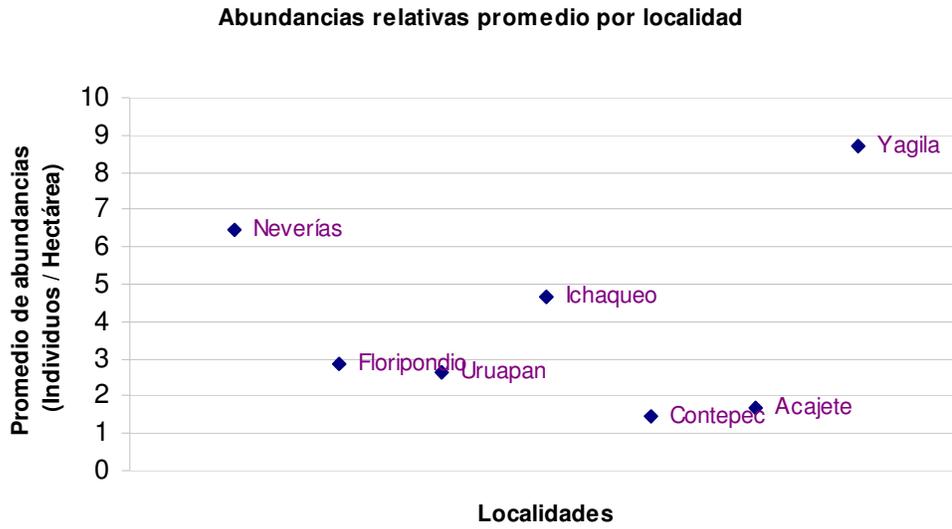


Figura 6: Relación inter específica de las abundancias-tamaño del área de distribución para las aves montanas de la FVT analizadas a nivel local, bajo el concepto de especie filogenético-evolutiva.

4.3 Variación de las abundancias a lo largo de la FVT.

Se observó una diferencia entre las abundancias relativas de las especies a lo largo de la FVT. Las localidades en las que se registraron el promedio de las abundancias más altas fueron Yagila y Neverías, mientras que las localidades con abundancias promedio más bajas fueron Acajete, y Contepec (Figura 7a). Cuando se compararon las medianas de las abundancias relativas por localidad se observó que las abundancias más altas se encontraron en Yagila, mientras que entre las otras localidades no hay alta variación (Figura 7b). Los promedios de abundancias entre localidades muestran una variación significativa (ANOVA, Grados de libertad = 146; $F = 3.21710522$, $P = 0.005442524$) (Figura 8a), y la prueba posterior de Tukey muestra que Yagila es diferente significativamente a Acajete, Uruapan y a Contepec, y no difiere significativamente respecto a Neverías, El Floripondio e Ichaqueo, mientras que las otras localidades no difieren significativamente entre si (Figura 8b). Yagila se localiza en la Sierra de Juárez en Oaxaca al Este de la FVT, Acajete es la localidad que se encuentra en el extremo Este de la FVT dentro de la zona de estudio, Uruapan, Ichaqueo y Contepec se encuentran en la parte central de la FVT, Neverías y Floripondio son las localidades más al Oeste de la zona de estudio.

a)



b)

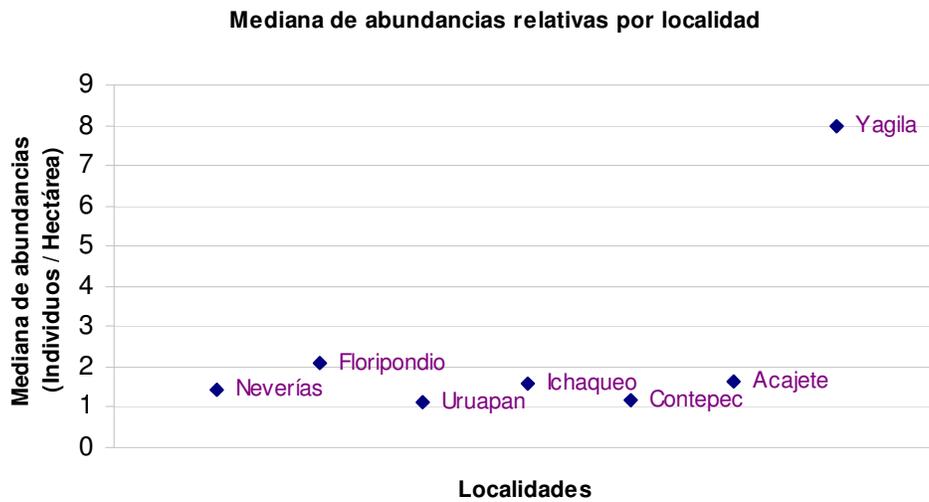


Figura 7: Variación en la abundancia entre localidades (las localidades siguen un orden de Oeste a Este), a) promedio de abundancias, b) mediana de abundancias.

a)

ANOVA

	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	Media cuadrada	F	Sig
Entre grupos	5.597	6	.933	3.217	.005
Intragrupos	40.594	140	.290		
Total	46.191	146			

b)

	Yagila	Acajete	Neverías	El Floripondio	Uruapan	Ichaqueo	Contepec
Yagila	–						
Acajete	0.013	–					
Neverías	0.099	0.880	–				
El Floripondio	0.059	0.936	1.000	–			
Uruapan	0.008	1.000	0.893	0.951	–		
Ichaqueo	0.054	0.976	1.000	1.000	0.987	–	
Contepec	0.002	1.000	0.631	0.631	0.994	0.795	–

Figura 8: Comparación de abundancias relativas entre localidades: a) ANOVA una vía y b) Valores de significancia de la Prueba de Tukey ($\alpha \leq 0.05$), valores significativos marcados con negritas.

4.4 Diferencias por concepto de especie.

La comparación que se hizo entre las áreas de las especies biológicas y las áreas de las especies filogenético-evolutivas, muestra que no hay una diferenciación estadística significativa entre éstas (Prueba de t, $t = 1.327439759$, $P = 0.18690428$); mientras que la comparación que se hizo entre las abundancias de las especies biológicas y las abundancias de las especies filogenético evolutivas, no indicó una diferencia significativa (Prueba de t, $t = 0.02867145$, $P = 0.97717466$). Lo anterior sugiere que para este conjunto de especies el concepto de especie bajo el que se trabaje no influye en los resultados. Sin embargo para analizar esto más a fondo sería conveniente ver si hay diferencias entre las relaciones abundancia relativa/estimado global de población-tamaño del área de distribución que tiene cada grupo de especies (biológicas y filogenético-evolutivas).

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

En repetidas ocasiones se ha observado que la relación abundancia-tamaño del área de distribución de las especies es positiva (Gaston *et al.*, 1997), sobre todo cuando se trabaja en una escala global o con datos de poblaciones (Harley 1998), sin embargo esa regla no se cumple bajo ciertas condiciones (Reif *et al.*, 2006). En el presente estudio los resultados se ajustaron a la regla pero solo de manera parcial: la relación fue positiva cuando se relacionaron los valores de población globales con el tamaño del área de distribución, es decir cuando se hizo el análisis a una escala continental. Es decir que a nivel continental las especies analizadas que cuentan con áreas de distribución más grandes tienden a tener estimados globales de población más grandes que las especies que tienen áreas de distribución más pequeñas. Por otra parte, la relación entre la abundancia relativa por especie y los tamaños de las áreas de distribución resultó negativa, aunque no estadísticamente significativa (es decir que no se observó un patrón definido), tanto para las especies biológicas como para las especies filogenético-evolutivas. Lo cual sugiere que a nivel local las especies con áreas de distribución más grandes pueden presentar valores pequeños de abundancia, por lo que es posible decir que los patrones macroecológicos generales no siempre se comportan de la misma forma al trabajar con escalas locales.

Al igual que en este trabajo en algunos otros no se ha encontrado una relación positiva entre los tamaños de las áreas de distribución y las abundancias relativas de diferentes taxones, se ha reportado una relación negativa aunque no estadísticamente significativa, por lo que se puede decir que no hay un patrón. Una de las razones para esta agrupación de los datos podría deberse a una insuficiencia (o una muestra poco representativa) de datos de campo (Gaston *et al.*, 1997). Aún así cada ensamblaje de comunidades tiene características únicas y se comporta de manera diferente, aunque la relación área de distribución-abundancia sea positiva en la mayoría de los casos. Existen algunas explicaciones para una correlación positiva: Gaston *et al.* (1997), propusieron diferentes mecanismos para explicar este fenómeno, dos de ellos sugieren que tal relación se genera por la simple distribución espacial teórica que tienen los individuos, así como por la

subestimación de las áreas de distribución de las especies (Harley, 1998; Gaston *et al.*, 1998), y por la no independencia de los datos (Gaston *et al.*, 1997). Por ejemplo, las posibles relaciones filogenéticas entre las especies de la comunidad de aves estudiada podrían no constituir datos independientes para el análisis. Dado que muchas de las especies pueden estar compartiendo ancestros, los grados de libertad disponibles para las pruebas estadísticas se incrementarían, lo cual aumenta la posibilidad de que la relación sea significativa estadísticamente. Para aminorar este efecto es conveniente utilizar en los análisis un control filogenético, que no fue empleado en este trabajo, ya que no se cuenta con la filogenia resuelta de muchas de las especies. Este efecto por sí solo no explica la forma de la relación estudiada, pero si puede complementar las posibles explicaciones biológicas (Gaston *et al.*, 1997).

El siguiente mecanismo que explica el tipo de correlación tiene que ver con la posición que las especies ocupen dentro de su área de distribución, tanto en su espacio geográfico como en su espacio ecológico (óptimo ecológico y requerimientos mínimos). Se ha observado que las abundancias cambian de acuerdo al sitio donde se lleve a cabo el muestreo, por ejemplo las abundancias de *Hylocharis leucotis*, *Psaltriparus minimus* y *Pheucticus melanocephalus* variaron a lo largo de la zona de estudio en este trabajo (Anexo 3). Conforme las especies se acercan al límite de su distribución geográfica su abundancia disminuye y su distribución geográfica se vuelve más irregular (Rapoport, 1982); si el muestreo se hizo cerca de los extremos de la distribución geográfica de varias de las especies, es muy probable que las abundancias resultantes no sean constantes, es decir si el área de estudio se sobrelapa con el centro del área de distribución de una especie su abundancia será relativamente alta, y si por el contrario el área de estudio se sobrelapa con el borde del área de distribución de la misma especie su abundancia será relativamente baja, por lo que la relación entre la abundancia y el área de distribución será positiva (Brown *et al.*, 1995., Gaston *et al.*, 1997), sin embargo no en todos los casos se observa esta variación en la abundancia a lo largo de toda el área de distribución, por lo que es difícil de apreciar este efecto (Brown *et al.*, 1995), por ejemplo a lo largo de la FVT en este trabajo las abundancias de *Trogon mexicanus* y *Myadestes occidentalis* fueron constantes (Anexo 3). Díaz-Porras (2006) encontró que existe una fuerte relación entre la distancia al centroide del nicho ecológico, y la abundancia de las especies a través de

sus áreas de distribución geográfica. Esto explica que la abundancia de las especies está determinada principalmente por la cercanía de sus poblaciones hacia los óptimos de las variables de nicho ecológico relevantes para su sobrevivencia. El óptimo ecológico de las especies puede o no coincidir con el centro geográfico de la distribución de las mismas. Se entiende como centroide el lugar en el espacio ecológico del nicho hipervolumétrico, donde se encuentran las condiciones óptimas (variables bióticas y abióticas) para que una especie pueda persistir sin necesidad de inmigración (Maguire, 1973; Hutchinson, 1978).

En este trabajo se observó una diferencia en las abundancias a lo largo del área de estudio, dentro de la FVT fueron más bajas en el Este y más altas en el Oeste, según la hipótesis de Brown (1984, 1995) tal variación puede deberse a la posición que ocupan las especies observadas dentro de su área de distribución definida tanto en el espacio ecológico (óptimo ecológico y requerimientos mínimos) como en el espacio geográfico (Brown, 1984, 1995; Díaz-Porras, 2006). Sin embargo ésta diferencia en las abundancias relativas no fue significativa estadísticamente dentro de la FVT, y si lo fue respecto a Yagila donde las abundancias fueron más altas. Por lo que no es posible asumir que tal variación se deba a la posición de las especies de aves muestreadas dentro de su área de distribución, en parte porque la FVT es una unidad homogénea continua y porque la diferencia en las abundancias se observó longitudinalmente, no latitudinalmente (Efecto Rapoport). Por otra parte la perturbación en los sitios de muestreo coincide con la variación en las abundancias, los sitios menos conservados tuvieron abundancias más bajas (Acajete, Contepec, Ichaqueo). A pesar de que se tienen muy pocos sitios de muestreo, éstos se encuentran distribuidos a lo largo de toda la FVT.

Los resultados obtenidos en este trabajo denotan que a nivel local la relación abundancia-tamaño del área de distribución no es positiva, sin embargo tampoco es negativa porque no es estadísticamente significativa, se podría decir que no hay una relación. Lo anterior concuerda con los resultados obtenidos por Reif *et al.*, (2006) y por Jankowski y Rabenold (2007). Posiblemente al aumentar el esfuerzo de muestreo en el área de estudio la relación negativa se confirme, lo que sugeriría que la correlación negativa entre las variables abundancia y tamaño del área de distribución pudiera ser constante en zonas montañas. Aunque también es posible que la correlación resulte ser positiva, sin embargo

las zonas montanas son ambientes aislados donde los procesos son diferentes y las abundancias relativas también difieren, al menos es las montañas que se encuentran en los trópicos, el endemismo es muy alto, por lo que se esperaría la correlación fuera negativa. Se ha observado que cuando el medio cambia abruptamente ya sea ambientalmente geográficamente, o por la presencia o ausencia de competidores biológicos, la relación puede llegar a invertirse (Gaston y Lawton, 1990). Sin embargo Kattan (1992) encontró que las especies de distribución restringida de la Cordillera Central de Colombia tienen abundancias relativas bajas y viceversa, es decir que la correlación fue positiva. La relación positiva entre la abundancia y el tamaño del área de distribución encontrada por Kattan (1992) podría deberse al efecto Rapoport, según el cual la diversidad y el número de microendemismos aumenta en latitudes menores, tal efecto en parte se explica porque cuando aumenta la densidad de especies aumenta la competencia interespecífica lo cual conduce a una reducción en el área de distribución (Rapoport, 1975). El presente estudio se llevó a cabo en una latitud mucho mayor y se trabajó con un menor número de especies. Brown (1984) menciona que el nicho ecológico está ampliamente relacionado espacialmente con la variación ambiental, por lo que la correlación entre la abundancia y el tamaño del área de distribución será siempre positiva. Esto es porque las especies con una amplia tolerancia ambiental son capaces de aprovechar una mayor diversidad de recursos y de sobrevivir en más lugares con algún grado de perturbación, lo cual les permite ampliar su área de distribución y tener altas densidades locales y viceversa. Sin embargo no siempre la amplitud del nicho y la abundancia están correlacionadas positivamente, es muy difícil observar este patrón, en parte porque el hábitat ocupado por una especie indudablemente cambia de acuerdo a la escala espacial (Wiens *et al.*, 1987; Blackburn y Gaston, 2002). Actualmente no existe un estudio donde se compruebe que la amplitud del nicho tenga un efecto directo sobre la abundancia y el tamaño del área de distribución, debido a la dificultad que implica el determinar el área de distribución de las especies y su nicho ecológico que muchas veces se subestima o se sobrestima (Gaston *et al.*, 1997).

La relación entre la abundancia y el tamaño del área de distribución de las especies en una escala continental tiende a ser positiva, sin embargo al hacer el mismo análisis en una escala local la relación abundancia-tamaño del área de distribución, se ha visto que ésta

puede llegar a ser negativa (Reif *et al.*, 2006). Una manera de explicar éste resultado es que una de las variables que es el tamaño del área de distribución permanece constante. En el caso específico de éste trabajo se correlacionó el tamaño poblacional global contra el tamaño del área de distribución en una escala continental, la relación positiva confirma el patrón macroecológico, pero cuando el análisis incluyó el tamaño del área de distribución y las abundancias relativas, es decir se hizo en una escala local, el patrón parece haberse invertido aunque no se puede asegurar porque los valores de significancia en las pruebas estadísticas fueron marginalmente no significativas, eso puede ser porque aunque las especies con áreas de distribución restringida tienen bajos números poblacionales a nivel global, localmente son muy exitosos, por lo que sus abundancias relativas son más altas en comparación con las especies de amplia distribución, aún cuando estas últimas presentan números poblacionales elevados (Blake y Loiselle, 2000; Bohórquez, 2002; Laverde-R *et al.*, 2005; Martínez-Morales, 2007).

A nivel local la variación en las abundancias relativas a lo largo de la FVT puede deberse a factores ecológicos y ambientales, además de la tolerancia de cada especie, su plasticidad y oportunismo, es decir la capacidad que tenga cada especie para aprovechar los recursos disponibles (Brown, 1984; MacArthur, 1960; Price y Nickolas, 1984). Existen especies que pueden distribuirse y ser abundantes en ambientes perturbados, por ejemplo *Turdus assimilis* es una especie que se observó en cinco de las siete localidades de estudio, y las localidades en las que fue más abundante fueron las más perturbadas y corresponden a Ichaqueo y Uruapan, lo cual sugiere que es una especie con una amplia tolerancia a la perturbación por actividades humanas y al deterioro ambiental. *Corvus corax* por otra parte también fue una especie que presentó su abundancia relativa más alta en una de las localidades con más deterioro ambiental (Ichaqueo), lo cual sugiere que es una especie que tiene la capacidad de aprovechar de forma eficiente distintos recursos en diferentes lugares, independientemente del nivel de perturbación de la zona, además de beneficiarse de la urbanización.

Las abundancias relativas de las especies endémicas a lo largo de la FVT también variaron de una localidad a otra. Cinco de las especies de distribución restringida tuvieron sus abundancias relativas más altas en Neverías y en El Floripondio (*Dendrortyx*

macroura, *Lepidocolaptes leucogaster*, *Catharus occidentalis*, *Buarremon virenticeps*, *Ergaticus ruber*), estas localidades se localizan al Oeste de la Zona de estudio, y fueron en las que se observaron los bosques más conservados y con menor deterioro ambiental debido a las actividades humanas, en la FVT. En Yagila que es la única localidad ubicada en la Sierra de Juárez, Oaxaca, y que se localiza al Este de la zona de estudio, se registraron dos de las especies endémicas incluidas en el análisis *Empidonax affinis* y *Atlapetes albinucha*, que presentaron sus abundancias relativas más altas en este lugar, aunque *Atlapetes albinucha* no se distribuye al oeste de la zona de estudio. Aproximadamente 48% de todas las aves registradas en campo tuvieron abundancias relativas más altas en los bosques del oeste de la FVT y en Yagila, que es donde se encuentran los bosques mejor conservados y en la última el aprovechamiento que se hace en el lugar por parte de las comunidades parece que es moderado. Esta variación en las abundancias relativas a lo largo de la zona de estudio sugiere que en general las especies en este estudio prefieren concentrarse en bosques montanos sin un alto grado de perturbación, o que son más exitosas en estos lugares. En general se observó que donde las especies endémicas son muy abundantes, las especies de amplia distribución no lo son. Reif *et al.*, (2006) describen una hipótesis por medio de la cual es posible explicar porque las especies endémicas tienen altas abundancias y las especies de amplia distribución tienen bajas abundancias en zonas montanas. Esta hipótesis se nombró “tiempo de adaptación”, según la cual en las montañas las condiciones climáticas son muy estables, lo que les ha permitido persistir a los bosques montanos por largos periodos de tiempo, y por consecuencia las especies de aves que viven en este tipo de ambientes han tenido mucho tiempo para adaptarse a las condiciones locales. Este tiempo de adaptación al mismo tiempo no permite a las especies de amplia distribución que han llegado recientemente a las zonas montanas tener altas abundancias ya que no están bien adaptadas.

La disponibilidad de recursos también puede estar influenciando la relación entre la abundancia y el tamaño del área de distribución de las especies. Hanski *et al.*, (1993) mostraron que las especies que son localmente abundantes y de amplia distribución utilizan recursos que de igual manera son abundantes a nivel local y que se distribuyen ampliamente, mientras que las especies que son localmente raras y de distribución

restringida hacen uso de recursos con similares niveles de abundancia y distribución. Esta hipótesis explica la relación abundancia-tamaño del área de distribución de un ensamblaje de especies (consumidores) con base en la relación abundancia-tamaño del área de distribución sus recursos (hospederos) (Hodgson, 1986). Tanto la hipótesis de la amplitud del nicho como la hipótesis de utilización de recursos aportan una explicación lógica acerca de la relación positiva entre la abundancia y el área de distribución, en muchos casos no serán excluyentes y se complementarán, en especial si las especies analizadas son generalistas y tienden de igual manera a explotar los recursos más abundantes y más ampliamente distribuidos. Estos mecanismos pueden ser útiles para explicar porque la relación entre los estimados globales de población y el tamaño del área de distribución resultó positiva en este trabajo, además de que también puede explicar el porque hay más abundantes que otras en un mismo sitio.

La selección del hábitat de cada especie se verá influenciada por su abundancia y esto a su vez tendrá un efecto en su capacidad para aumentar el tamaño de su área de distribución, las especies tenderán a ocupar más hábitats cuando sus densidades son altas, entonces, las especies más abundantes que tiendan a ocupar más hábitats tendrán distribuciones más amplias, independientemente de la amplitud del nicho y de la disponibilidad de recursos (Gaston *et al.*, 1997, aunque este mecanismo estará limitado por la utilización de los recursos que haga cada especie. Una especie que solo utilice recursos de distribución muy restringida no podrá expandir su área de distribución, aunque sea muy abundante localmente (Reif *et al.*, 2006).

Algunos modelos de dinámica de metapoblaciones pueden explicar la correlación entre el área de distribución y la abundancia relativa, uno de ellos es la capacidad de carga y el otro es el efecto de rescate (Gaston *et al.*, 1997). El primer modelo asume que los ambientes donde viven las diferentes especies que forman parte de un ensamblaje tienen diferentes capacidades de carga localmente, y que las especies que tienen grandes tamaños de población a nivel local, tienen una tasa baja de extinción y/o una alta tasa de colonización, al contrario de las especies que tienen tamaños poblacionales menores localmente. La capacidad de carga establece una relación dinámica entre la abundancia local y la distribución regional. A diferencia de la hipótesis de la amplitud de recursos,

este modelo asume que todos los parches de distribución son iguales, y que todas las especies tienen la capacidad de ocupar todos los parches, y no se ve influenciada necesariamente por la capacidad de aprovechamiento de los recursos. La hipótesis de efecto de rescate no asume diferencias en la capacidad de carga entre las diferentes especies, pero afirma que la migración disminuye la probabilidad de que las poblaciones lleguen a extinguirse, y que la tasa de migración por parche aumenta la proporción de parches ocupados, por lo que la relación entre la abundancia local y el número de parches ocupados resultará ser positiva. Según la hipótesis de capacidad de carga, la abundancia local afectará el área de distribución, pero el área de distribución no afectará la abundancia local, en cambio el modelo de efecto de rescate afirma que tanto la abundancia local como el área de distribución tienen un efecto uno sobre el otro (Gaston *et al.*, 1997), ambos mecanismos pueden complementarse para explicar la relación abundancia-tamaño del área de distribución, pues no son excluyentes, pero no son suficientes para explicar una relación positiva entre éstas variables.

En este trabajo se encontró que hay una relación positiva entre los estimados globales de población y los tamaños de las áreas de distribución. Los procesos descritos anteriormente tienen relevancia para este estudio ya que explican porque se da una relación positiva o negativa entre las variables analizadas. No se tienen datos acerca de los recursos utilizados por las especies ni se calculó el nicho ocupado por cada una de ellas, sin embargo en un estudio posterior sería conveniente tomar en cuenta estos factores para poder dar una explicación más exacta del porque resultó una relación positiva.

No es posible asumir que un mecanismo en particular está teniendo efecto o explica del todo el porque la relación abundancia-tamaño del área de distribución es positiva o negativa, pues es muy difícil observar cada efecto por si sólo. Posiblemente es la suma de varios factores y circunstancias lo que genera este tipo de correlación, además de que la escala espacial influye significativamente: entre más grande sea la escala será más difícil observar los mecanismos antes mencionados. Una forma para facilitar la observación de éstos puede ser reducir el análisis a un grupo taxonómico en particular, es decir utilizar un método de comparación filogenético (Gaston *et al.*, 1997).

También es importante tomar en cuenta que el medio en el que se encuentran las localidades donde se llevó a cabo el muestreo, además de tener cambios abruptos por ser zonas montañas, está siendo aprovechado por las comunidades que habitan en ella, lo cual genera cambios en el uso de suelo y provoca que las especies restrinjan aún más su área de distribución en los parches de vegetación restantes, con lo cual aumenta la competencia tanto ínter específica como intra específica (Brown, 1995).

Una posible causa por lo que la relación abundancia-tamaño del área de distribución es negativa es que las especies con áreas de distribución más pequeñas se concentran en áreas específicas, que generalmente se encuentran aisladas, hacen un mejor aprovechamiento de los recursos disponibles del lugar tanto alimenticios como de hábitat desplazando a las especies con áreas de distribución más grandes, que son generalistas por lo cual pueden hacer uso de otros recursos y habitar además otras áreas donde haya menos competencia, es decir que los mejores recursos disponibles en ambientes aislados ya están siendo utilizados, lo que sugiere que el tiempo de adaptación juega un papel importante (Reif *et al.*, 2006). Las abundancias más altas se localizaron en la parte occidente de la FVT y en la localidad de la Sierra Norte de Oaxaca, y fue en estos lugares donde se observaron los bosques más conservados y con menos influencia humana, por el contrario los bosques más perturbados se observaron en el Este de la FVT, y fue ahí donde las abundancias de aves fueron más bajas. Yagila se encuentra al Este del área de estudio, pero es importante mencionar que no forma parte de la misma provincia biogeográfica y morfológica que la FVT por lo que su historia geológica y sus componentes bióticos son diferentes (Ferrusquía-Villafranca, 1990, 1993; Morrone, 2005).

La manera en que la biota se distribuye actualmente está directamente relacionada con la historia geológica de cada región (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2005). En el caso de la FVT los bosques montanos tuvieron una ocupación diferencial. Dado que la Sierra Madre Oriental empezó a desarrollarse a partir del Eoceno y por lo tanto es de formación anterior a la Sierra Madre Occidental que se originó a partir del Oligoceno temprano, los bosques mesófilos de montaña que se encontraban en ella comenzaron a dispersarse hacia

la FVT de este a oeste, por el contrario los bosques de coníferas tuvieron una ocupación en la FVT a partir de la Sierra Madre Occidental en dirección oeste a este. Por lo que este último tipo de vegetación presenta bosques más antiguos en el oeste. Cabe mencionar que la mayor parte de los muestreos efectuados en este estudio se llevaron a cabo en bosques de pino y bosques de pino encino, por lo que se puede inferir que las localidades de la zona oeste muestreadas en la FVT (Neverías, El Floripondio) tienen bosques de coníferas más antiguos que las localidades de la zona este (Acajete) (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2005). Lo anterior influye en el tiempo que han tenido las especies de aves que se distribuyen en los bosques montanos para adaptarse a las condiciones presentes en cada tipo de vegetación (Reif *et al.*, 2006).

La FVT tuvo una formación geológica más reciente, que se dió a partir del Cenozoico Medio hasta el Tardío en dirección W a E, mientras que la Sierra de Juárez donde se encuentra la localidad de Yagila, se formó antes a partir del Mioceno Medio al Reciente, lo que nos sugiere que sus bosques montanos han estado aislados tanto geográficamente como ambientalmente por más tiempo que los bosques de la FVT (Centeno-García, 1989, 2004; Ferrusquía-Villafranca, 1993). La variación en las abundancias también puede estar siendo influenciada por la historia geológica del área de estudio. La zona oeste tiene una edad más antigua que la zona del este (Ferrusquía-Villafranca, 2007), lo cual en teoría permite a las especies restringidas a esta parte tener un mayor tiempo de adaptación y hacer un mejor aprovechamiento de los recursos disponibles que las especies que se encuentran más ampliamente distribuidas (Reif *et al.*, 2006). De diez especies endémicas analizadas, seis se distribuyen altitudinalmente por arriba de los 1200 msnm (Anexo 1), y de éstas, cuatro tuvieron abundancias relativas más altas en las Localidades de Neverías y El Floripondio, por lo que para estas especies en particular (*Dendrortyx macroura*, *Catharus occidentalis*, *Ergaticus ruber*, *Buarremon virenticeps*) el tiempo de adaptación debido a la historia geológica del lugar parece tener una repercusión en sus abundancias. El caso de *Aphelocoma ultramarina* (Anexo 1, Anexo 3) es diferente, ya que su densidad relativa más alta se observó en Ichaqueo, por lo que para esta especie es muy posible que el tiempo de adaptación no tenga un efecto evidente, aunque su abundancia en esta localidad no difiere significativamente a la observada en Neverías. Tres especies endémicas se distribuyen desde tierras bajas hasta los 4000 msnm, por lo que se podrían

considerar de amplia distribución, éstas tuvieron sus abundancia relativas más altas en Neverías y El Floripondio (*Lepidocolaptes leucogaster*, *Campylorhynchus megalopterus*, *Melanotis caerulescens*) (Anexo 1, Anexo 3), por distribución altitudinal se podría considerar a *C. megalopterus* como una especie ampliamente distribuida, sin embargo ésta tiene una distribución geográfica que se restringe a la FVT (Navarro-Sigüenza *et al.*, 2007), y que como ya se dijo presentó un valor de abundancia más alto en una localidad del Oeste, que es la zona más antigua formación geológica en ésta, por lo que se puede decir que en esta localidad han tenido mayor tiempo de adaptación lo que podría generar una mayor abundancia con respecto a otras especies de amplia distribución altitudinal y geográfica.

Ninguna de las especies incluidas en el estudio tiene una distribución geográfica tan restringida para poder comprobar lo anterior, en un estudio posterior sería conveniente incluir especies con una diferencia mucho más marcada entre sus áreas distribución, por ejemplo especies con distribución restringida a zonas montanas, especies con una distribución más amplia y especies de amplia distribución. Todas las áreas de distribución fueron medidas a nivel continental, a esta escala sería muy difícil obtener datos tan precisos como la distribución de cada especie por parches dentro de tipos de vegetación, además de que las distribuciones que se tomaron en cuenta son de NatureServe y solo en algunos casos éstas son presentadas a detalle.

En los estudios macroecológicos la generalidad ha sido trabajar bajo el concepto de especie biológica, sin embargo éste presenta algunos problemas pues en muchas de las especies (en particular para especies alopatricas) no es claro el límite del intercambio genético y en consecuencia, los límites de especies para muchos complejos taxonómicos (Grant, 1989). Los resultados en este trabajo mostraron que no hay una diferencia significativa si el análisis se lleva a cabo bajo un enfoque filogenético-evolutivo o bajo el concepto usado tradicionalmente, el número de especies no aumentó significativamente, y el tamaño de las áreas de distribución tampoco se modificó. Esto puede ser consecuencia de las especies que se eligieron para el análisis, la mayoría de las especies filogenético-evolutivas incluían al área de estudio dentro de su área de distribución y sólo una se restringió a ella.

Los estudios macroecológicos proporcionan patrones generales acerca de la distribución y la abundancia de las especies, tanto a nivel inter específico como intra específico y proporcionan estrategias más efectivas para la conservación de las mismas, pues es fácil identificar especies más vulnerables a la extinción y seleccionar áreas prioritarias para la conservación (Brown, 1995). Actualmente se protegen aquellos lugares donde se concentran más especies, y se no se toma mucho en cuenta la abundancia o densidad que cada una de ellas ocupe en dichos lugares. Esto no asegura su supervivencia porque es muy posible que con bajos números de población locales éstas no puedan mantenerse, se deben de tomar en cuenta ambos factores, tanto riqueza como abundancia (Arita *et al.*, 1997; Arita y Rodríguez, 2003; Reif *et al.*, 2006). En este estudio se encontró que la mayoría de las especies tienen áreas de distribución que van desde 56000 km² hasta casi 25000000 km², sin embargo tanto sus tamaños poblacionales como sus abundancias locales son relativamente bajos, por lo que en un momento su riesgo de extinción podría aumentar, el mismo patrón se observa al utilizar un concepto de especie diferente como lo es el filogenético-evolutivo, e incluso el riesgo aumenta pues el tamaño de las áreas de distribución disminuye para cada especie (Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004).

6. LITERATURA CITADA

A. O. U. (American Ornithologists' Union). 1998. *Check-list of North American Birds*. 7a. edición. American Ornithologists' Union, Washington, D. C.

A. O. U. (American Ornithologists' Union). 2000. Forty-second supplement to the A.O.U. Check-list of North American Birds. *Auk* 117: 847-858.

Arita, H. T., Robinson, J. G. y K. H. Redford. 1990. Rarity in neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conservation Biology* 4: 181-192.

Arita, H. T., Figueroa, F., Frisch, A., Rodríguez, P y K. Santos del Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology* 11: 92-100.

Arita, H. T. y P. Rodríguez. 2001. *Ecología Geográfica y Macroecología*. En Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos y aplicaciones. Llorente, J. y J. J. Morrone (Eds). Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM 63-80.

Blackburn, T. M., Brown, V. K., Doube, B. M., Greenwood, J. J. D., Lawton, J. H. y N. E. Stork. 1993. The relationship between body size and abundance in natural animal assemblages. *Journal of Animal Ecology* 62: 519-528.

Blackburn, T. M. y J. H. Lawton. 1994. Population abundance and body size in animal assemblages. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B* 343: 33-39.

Blackburn, T. M., y K. J. Gaston. 1996. Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World. *Philosophical transactions: Biological Sciences* 351: 897-912.

Blackburn, T. M., y Gaston, K. J., Quinn, R. M., Arnold, H y R. D. Gregory. 1997. Of mice and wrens: the relation between abundance and geographic range size in British mammals and birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B* 352: 419-427.

Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 2002. Scale in macroecology. *Global Ecology & Biogeography* 2: 185- 189.

Blake, J. H., y B. A. Loiselle. 2000. Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *Auk* 117: 663- 686.

Bohórquez, C. I. 2002. La Avifauna de la Vertiente oriental de los Andes de Colombia. Tres evaluaciones en elevación subtropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 26: 419-442. |

Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* 124: 255- 279.

Brown, J. H., y B. A. Maurer. 1987. Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *American Naturalist* 130:1-17.

Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press. Chicago, IL. 397 pp.

Brown, J. H. y D. W. Mehlman y G. C. Stevens. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology* 76: 2028-2043.

Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P. y Laake, J.L. 1993. *Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. Chapman and Hall, London, reprinted 1999 by RUWPA, University of St. Andrews, Scotland.

Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L. y L. Thomas (Eds). 2004. *Advanced Distance Sampling*. Oxford University Press, London.

Centeno-García, E. 1989. Evolución tectónica de la Falla de Oaxaca durante el Cenozoico. Tesis de maestría en Ciencias (Geología), Facultad de Ciencias, UNAM. 97 pp.

Centeno-García, E. 2004. *Configuración geológica del Estado*. En Biodiversidad de Oaxaca. García-Mendoza, A., Ordoñez, M. y M. Briones-Salas (Eds). México. 29-42.

Cracraft, J. 1987. Species concepts and the ontology of evolution. *Biology and Philosophy* 2: 329-346.

Cotgreave, P. The relationship between body size and population abundance in animals. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 244-248.

Damuth, J. 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: The independence of body mass and population energy-use. *Biological Journal of the Linnean Society* 31: 193-246.

Damuth, J. 1991. Of size and abundance, *Nature* 551: 268-269.

Díaz-Porras, D. F. 2006. *El nicho ecológico y la abundancia de las especies*. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, UNAM. 111 pp.

Ereshefsky, M. 1989. Where is the species? Comments on the phylogenetic species concepts. *Biology and Philosophy* 4: 89-96.

Ferrusquía-Villafranca, I. 1990. *Regionalización biogeográfica*. Mapa IV.8.10. In Atlas Nacional de México, vol. III, Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F.

Ferrusquía-Villafranca, I. 1993. *Geology of Mexico: A Sinopsis*. En Biological diversity of Mexico: origins and distributions. Ramamoorthy, P. T., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (Eds). Oxford Univ. Press. Nueva York 3-117.

Ferrusquía-Villafranca, I., González-Guzmán, L. I. y Cartron, J. E. 2005. *Northern Mexico's landscape, Part I: The Physical Setting and Constraints on Modeling Biotic Evolution*. En Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico. Cartron, J. E., Ceballos, G. y R. S. Felger (Eds). Oxford Univ. Press. United States of North America 11-28.

Ferrusquía-Villafranca, I. 2007. *Ensayo sobre la caracterización y significación biológica*. En Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa. (Eds). UNAM. México 7-23.

Franco, S. M. y M. E. Valdez. 2003. *Principios básicos de cartografía y cartografía automatizada*. UAEM. México Edo. De México 25-26.

García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática Köpen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 1ª Edición, Offset Larios. México, D. F.

García, E. 1998. Climas (Clasificación de Köppen, modificado por García) *Comisión Nacional para el Uso y Aprovechamiento de la Biodiversidad (CONABIO)* Escala 1:1000000. México.

Gaston, K. J. 1991. How large is a species geographic range? *Oikos* 61: 434-438.

Gaston, K. J. 1994a. *Rarity*. Chapman & Hall. London.

Gaston, K. J. 1994b. Measuring geographic range sizes. *Ecography*. 172, 198-205.

Gaston, K. J. 1996. Species-range-size distributions: patterns, mechanism and implications. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 197-201.

Gaston, K. J. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press. New York 266 pp.

Gaston, K. J. y T. M. Blackburn. 1996. Global scale macroecology: Interaction between population size, geographic range size and body size in the Anseriformes. *The Journal of Animal Ecology* 65: 701-714.

Gaston, K. J., T. M. Blackburn, y J. H. Lawton. 1997. Interspecific Abundance-Range Size Relationships: An appraisal of Mechanisms. *The Journal of Animal Ecology* 66: 579-601.

Gaston, K. J., T. M. Blackburn, y J. H. Lawton. 1998. Aggregation and Interspecific Abundance- Occupancy Relationships. *The Journal of Animal Ecology* 67: 995-999.

Gaston, K. J. y H. Fangliang. 2002. The distribution of species range size: a stochastic process. *The Royal Society* 269: 1079- 1086.

Gaston, K. J. y J. H. Lawton. 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos* 58: 329-335.

González, F. y H. Gómez de Silva. 2003. *Especies endémicas: riqueza, patrones de distribución y retos para su conservación*. En Conservación de aves, Experiencias en México. Gómez, H y A. Oliveras. (Eds). CIPAMEX. México 150- 194.

Grant, V., 1989. *Especiación vegetal*. Limusa, México 587 pp.

Gregory, R. D., Gibbons, D. W. y P. F. Donald. 2004. *Bird census and survey techniques*. En Bird Ecology and Conservation. A Handbook of Techniques. Sutherland, W. J., Newton, I y Green, R. E. (Eds). Oxford University Press. Londres 386 pp.

Grinnell, J. 1917. Field test of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 51: 115-128.

Haffer, J. 1997. *Species concepts and species limits in ornithology*. En *Handbook of the birds of the world*. del Hoyo, J., Elliott, A. y Sargatal, J. (Eds). Lynx Ediciones, Barcelona.

Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: The core and satellite species hypothesis. *Oikos* 3838: 210-221.

Hanski, I., J. Kouki, J. y A. Halkka. 1993. *Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species*. En *Historical and Geographical Determinants of Community Diversity*. Ricklefs, R y D. Schuller (Eds). University of Chicago Press, Chicago 108-116.

Harley, S. 1998. A positive relationship between local abundance and regional occupancy is almost inevitable (but not all positive relationships are the same). *The Journal of Animal Ecology* 67: 992-994.

Hengeveld, R. y J. Haack. 1982. The distribution of abundance, I. Measurements, *Journal of Biogeography* 9: 303-316.

Hernández, M. E. y G. A. Carrasco. 2007. *Rasgos climáticos más importantes*. En *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa. (Eds). UNAM. México 57-72.

Hodgson, J. C. 1986. Commonness and rarity in plants with special reference to the Sheffield flora. Part I: The identity, distribution and habitat characteristics of the common and rare species. *Biological Conservation* 23: 199-252.

Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-442.

Hutchinson, G. E. 1978. *What is a niche?* En: An introduction to population ecology. Yale University Press 152-212.

Jankowsky, J. E. y K. N. Rabenold. 2007. Endemism and local rarity in birds of neotropical montane rainforest. *Biological Conservation* 138: 453-463.

Jones, M.J., M. S. Sullivan, S. J. Marsden, y M. D. Linsley. 2001. Correlates of extinction risk of birds from two Indonesian islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 65-79.

Kattan, G.H. 1992. Rarity and vulnerability – the birds of the Cordillera Central of Colombia. *Conservation Biology* 6: 64-70.

Laverde-R, O., F. G. Stiles, y C. Múnera-R. 2005. Nuevos registros e inventario de la avifauna de la Serranía de las Quinchas, un área importante para la conservación de las aves (AICA) en Colombia. *Caldasia* 27: 247-265.

MacArthur, R. H. 1960. On the relative abundance of species. *The American Naturalist* 94: 25-36.

MacArthur, R.H., Diamond, J.M. y J. R. Karr. 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology* 53: 330-342.

Maguire, B. Jr. 1973. Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *American Naturalist* 107: 213-246.

Martínez-Morales, M. A. 2007. Avifauna del bosque mesófilo de montaña del noreste de Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 149-162.

Mayr, E. 1963. *Populations, Species and Evolution and Abridgmen of Animal Species and Evolution*. Harvard University Press. Cambridge. Massachusetts 10-20.

Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207-252.

Navarro-Sigüenza, A. G. y L. A. Sánchez-González. 2003. *La diversidad de las aves*. En Conservación de aves, Experiencias en México. Gómez, H y A. Oliveras. (Eds). CIPAMEX. México 24-85.

Navarro-Sigüenza, A. G. y A. T. Peterson. 2004. An alternative species of the birds of Mexico. *Biota Neotropica*. 4: 1-32.

Navarro-Sigüenza, A. G., A. Lira-Noriega, Peterson, A. T., A. Oliveras, A. y Gordillo-Martínez, A. 2007. *Diversidad, endemismo y conservación de las aves*. En Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa. (Eds). UNAM. México 461- 483.

Panjabi, A. O., E. H. Dunn, P. J. Blancher, W. C. Hunter, B. Altman, J. Bart, C. J. Beardmore, H. Berlanga, G. S. Butcher, S. K. Davis, D. W. Demarest, R. Dettmers, W. Easton, H. Gomez de Silva Garza, E. E. Iñigo-Elias, D. N. Pashley, C. J. Ralph, T. D. Rich, K. V. Rosenberg, C. M. Rustay, J. M. Ruth, J. S. Wendt, and T. C. Will. 2005. The Partners in Flight handbook on species assessment. Version 2005. Partners in Flight Technical Series No 3. Rocky Mountain Bird Observatory website: <http://www.rmbo.org/pubs/downloads/Handbook2005.pdf>

Peters, R. H. y K. Wassenberg. 1983. The effect of body size on animal abundances. *Oecología* 60: 89-96.

Peterson, A. T. y A. G. Navarro-Sigüenza. 1999. *Alternate species concepts as bases for determining priority conservation areas*. En Conservación de aves, Experiencias en México. Gómez, H y A. Oliveras. (Eds). CIPAMEX. México 427-431.

Price. M. V. y M. W. Nickolas. 1984. On the relative abundance of species: Postfire changes in a coastal sage scrub rodent community. *Ecology* 65: 1161-1169.

Ralph, C. John., Geupel, Geoffrey R., Pyle, Peter., Martin, Thomas E., DeSante, David F., Milá, Borja. 1996. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany,CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture 46 pp.

Rappole, J. H., E. S. Morton, T. E. Lovejoy III y J. L. Ruos. 1993. Aves migratorias neárticas en los neotrópicos. Conservation and Research Center, National Zoological Park, Smithsonian Institution. Washington, D. C.

Rapoport, E. H. 1975. Areografía. Estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica. México 214 pp.

Rapoport, E. H. 1982. *Areography: Geographical strategies of species*. Pergamon, Oxford.

Reaka, M.L. 1980. Geographic range, life history patterns, and body size in a guild of coral dwelling mantis shrimps. *Evolution* 34: 1019-1030.

Reif, J., D. Hořák, O. Sedláček, J. Riegert, M. Pešata, Z. Hrázský, Š. Janeček, y D. Storch. 2006. Unusual abundance-range size relationship in an Afrotropical bird community: the effect of geographical isolation? *Journal of Biogeography* 33: 1959-1968.

Rich, T. D., Beardmore, C. J., Berlanga, H., Blancher P. J., Bradstreet, M. S. W., Butcher, G. S., Demarest, D. W., Dunn, E. H., Hunter, W. C., Iñigo-Elias, E. E., Kennedy, J. A., Martell, A. M., Panjabi, A. O., Pashley, D. N., Rosenberg, K. V., Rustay, C. M., Wendt, J. S. y T. C. Will. 2004. Partners in Flight North American Landbird Conservation Plan. Cornell Lab of Ornithology. Ithaca, NY.

Ridgely, R. S., Allnutt, T. F., Brooks, T., McNicol, D. K., Mehlman, D. W., Young, B. E. y J. R. Zook. 2003. Digital Distribution Maps of the Birds of the Western Hemisphere, Version 1.0. NatureServe, Arlington, Virginia. NatureServe: <http://www.natureserve.org/>

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. 432 pp.

SEMARNAT (Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo 1-85.

Simpson, G. G. 1961. *Principles of animal Taxonomy*. Columbia University Press. USA 152-155.

SPSS for Windows, Rel. 17.0.1. 2008. Chicago: SPSS Inc.

Stotz, D., J. Fitzpatrick, T. Parker III y D. Moskovitz. 1996. *Neotropical Birds*. The University of Chicago Press. USA 132-291.

Schoener, T. W. 1989. *The ecological niche*. En: J. M. Cherrett (Ed.) Ecological Concepts: The contribution to an understanding of the natural world. Blackwell Scientific, Oxford, England 79-113.

Thomas, L., Laake, J.L., Strindberg, S., Marques, F.F.C., Buckland, S.T., Borchers, D.L., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Hedley, S.L., Pollard, J.H., Bishop, J.R.B. and Marques,

T.A. 2006. *Distance 5.0. Release "x"1*. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK. <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>

Thiollay, J.M. 1997. Distribution and abundance patterns of bird community and raptor populations in the Andaman archipelago. *Ecography* 20: 67–82.

Townend, J. 2002. *Practical Statistical for Environmental and biological Scientists*. John Wiley & Sons. Ltd. England. UK 276 pp.

Valencia, S. A. 1999. *El problema del concepto de especie*. En La Evolución biológica. Nuñez-Farfán, J. y L. E. Eguiarte (Comps). Ciencias. México 189-202.

Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains, *Ecological Monographs* 22: 1-44.

Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, *Ecological Monographs* 30: 279-338.

Whittaker, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation, *Biological Reviews* 42: 207- 269.

Whittaker, R. H. y W. A. Niering. 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: A gradient analysis of the south slope, *Ecology* 46: 429- 452.

Wiens, J. A., J. T. Rotenberry y B. Van Horne. 1987. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effect of spatial scale. *Oikos* 48: 132-147.

Wiley, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology* 27: 17-16.

Anexo 1: Tabla de características de las especies biológicas incluidas en el estudio (AOU 1998). Contiene, familia, rango altitudinal, en el que se distribuyen las especies (L= Tierras bajas), si son endémicas (M) o cuasiendémicas (Q) (Stotz *et al.*, 1996), su estatus en la NOM O59 (A = amenazado, Pr = protección especial), el estimado de población global del PIF (Partners in flight), y el tamaño de las áreas de distribución.

Familia	Especie Biológica	Estatus	Nom-059	Rango altitudinal	Abundancia Relativa	Estimado de población global PIF	Áreas km2
Odontophoridae	<i>Dendrortyx macroura</i>	M		1800/ 3700+	0.424		94037.8354
	<i>Cyrtonyx montezumae</i>			1100/ 3100		1,500,000	688364.1704
Columbidae	<i>Patagioenas fasciata</i>			900/ 3600	0.497	4,000,000	2624287.711
Strigidae	<i>Otus flammeolus</i>			1350/ 3100		40,000	1075088.827
	<i>Megascops kennicottii</i>			L/ 2200		700,000	3580819.757
	<i>Megascops trichopsis</i>			600/ 2950		200,000	670527.3666
	<i>Bubo virginianus</i>			L/ 4400		5,000,000	23819229.85
	<i>Glaucidium gnoma</i>			1200/ 4000		100,000	2743547.085
	<i>Strix occidentalis</i>		A	1250/ 2500		15,000	1220715.877
	<i>Strix varia</i>		Pr	1300/ 3100		600,000	6434522.696
	<i>Aegolius acadicus</i>			1900/ 3100		2,000,000	5650462.247
Trochilidae	<i>Colibri thalassinus</i>			1400/ 3000	7.958		795282.1301
	<i>Hylocharis leucotis</i>			900/ 3100+	4.942	2,000,000	558488.4845
	<i>Amazilia beryllina</i>			600/ 2200	16.788	2,000,000	608853.7139
	<i>Lampornis amethystinus</i>			1300/ 3400	49.736		190116.521

	<i>Lampornis clemenciae</i>		1500/ 3400	9.778	2,000,000	498195.0982
	<i>Eugenes fulgens</i>		1300/ 3300	2.598	2,000,000	856624.267
	<i>Calothorax lucifer</i>	M	1200/ 2500		200,000	536906.8854
	<i>Selasporus platycercus</i>		1900/ 3750		4,000,000	696128.3011
Trogonidae	<i>Trogon mexicanus</i>		1200/ 3100	0.179		375898.9667
	<i>Trogon elegans</i>		L/ 2500	0.134	200,000	697273.7767
Picidae	<i>Melanerpes formicivorus</i>		L/ 3300	1.473	4,000,000	1468248.237
	<i>Picoides scalaris</i>		L/ 2600	31.831	2,000,000	2820523.47
	<i>Picoides villosus</i>		950/ 3450	1.768	9,000,000	13263314.04
	<i>Colaptes auratus</i>		L/ 3500	0.963	16,000,000	15099917.62
Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes leucogaster</i>	M	950/ 4000	1.229		291988.7942
Tyrannidae	<i>Mitrephanes phaeocercus</i>		600/ 3600	1.147		646889.6403
	<i>Contopus pertinax</i>		900/ 3400	0.392	2,000,000	857804.8232
	<i>Empidonax affinis</i>	M	1800/ 4000	64.961		481589.9642
	<i>Empidonax occidentalis</i>		1250/ 3400	1.874	2,600,000	2433066.621
	<i>Myiarchus tuberculifer</i>		L/ 3400	0.776	20,000,000	10821290.44
	<i>Tyrannus vociferans</i>		900/ 2200		4,000,000	1408543.186
Insertae sedis	<i>Pachyramphus aglaiae</i>		L/ 1250		2,000,000	1318219.754
Vireonidae	<i>Vireo plumbeus</i>		1000/ 3100		2,700,000	1294375.315
	<i>Vireo huttoni</i>		900/ 3400	5.093	2,000,000	1215928.163
	<i>Vireo gilvus</i>		1100/ 2500		22,000,000	9790989.298
	<i>Vireolanius melitophrys</i>		1350/ 3000	0.342		171340.3904
Corvidae	<i>Cyanocitta stelleri</i>		900/ 3600	18.863	4,400,000	3101443.734
	<i>Cyanocorax yncas</i>		L/ 2800		2,000,000	580413.7585

	<i>Aphelocoma californica</i>			L/ 3300		3,400,000	2283831.5
	<i>Aphelocoma ultramarina</i>	M		1200/ 3400	1.393	2,000,000	573237.077
	<i>Aphelocoma unicolor</i>		A	1300/ 3300	15.915		148492.5972
	<i>Corvus corax</i>			L/ 4200	0.226	16,000,000	15137803.33
Paridae	<i>Poecile sclateri</i>			1500/ 3900	1.572	2,000,000	202267.7063
	<i>Baeolophus wollweberi</i>	M		1200/ 2700		900,000	533241.6344
Aegithalidae	<i>Psaltriparus minimus</i>			1200/ 3600	5.398	5,000,000	2161367.423
Sittidae	<i>Sitta carolinensis</i>			1250/ 3600	0.442	10,000,000	16452857.65
	<i>Sitta pygmaea</i>			1700/ 3900		2,000,000	1949936.689
Certhiidae	<i>Certhia americana</i>			1700/ 4000	1.572	5,400,000	6535324.123
Troglodytidae	<i>Campylorhynchus megalopterus</i>	M		200/ 3200	2.21		77922.23016
	<i>Campylorhynchus gularis</i>	M		450/ 2500	0.318		235573.4969
	<i>Thryomanes bewickii</i>			L/ 2900	1.725	6,000,000	3368840.954
	<i>Henicorhina leucophrys</i>			900/ 3000	7.461		715635.0118
	<i>Troglodytes aedon</i>			L/ 4600	4.441	21000000	18631600
Sylviidae	<i>Regulus satrapa</i>			2300/ 3700	3.537	30,000,000	6301974.675
Turdidae	<i>Sialia sialis</i>			700/ 3000	14.324	10,000,000	5456158.962
	<i>Sialia mexicana</i>			1200/ 4000		1,400,000	1782563.735
	<i>Myadestes occidentalis</i>		Pr	900/ 3050	0.694		530214.7997
	<i>Catharus aurantirostris</i>			400/ 2300	0.65		793646.0382
	<i>Catharus occidentalis</i>	M		1500/ 3700	0.81		414619.6301
	<i>Turdus assimilis</i>			L/ 3100	1.245		529826.1666
	<i>Turdus migratorius</i>			1200/ 4000	1.032	320,000,000	16452857.65

Mimidae	<i>Melanotis caerulescens</i>	M	L/ 3200	1.813		485089.7154
Ptilonidae	<i>Ptilonys cinereus</i>		1100/ 3200	4.399		525512.9772
Peucedramidae	<i>Peucedramus taeniatus</i>		1700/ 3100	14.147		694482.6588
Parulidae	<i>Parula pitiayumi</i>		L/ 2600		20,000,000	8389712.888
	<i>Parula superciliosa</i>		900/ 3400	1.525		404263.9621
	<i>Dendroica graciae</i>		600/ 2800		2,000,000	1118408.277
	<i>Ergaticus ruber</i>	M	2100/ 3200	3.378		233115.5004
	<i>Myioborus pictus</i>		1100/ 3100+		2,000,000	1126580.045
	<i>Myioborus miniatus</i>		600/ 2500	2.219		1241867.821
	<i>Basileuterus rufifrons</i>		L/ 2800		2,000,000	644900.2345
	<i>Basileuterus belli</i>		1300/ 3100	5.368		334927.2355
Thraupidae	<i>Piranga flava</i>		600/ 3000	1.989	400,000	1108479.794
	<i>Piranga bidentata</i>		800/ 2800	2.785	2,000,000	400260.889
Emberizidae	<i>Atlapetes albinucha</i>	M	900/ 2300	5.305		56733.70283
	<i>Atlapetes pileatus</i>		1300/ 3400	21.626		349364.5385
	<i>Buarremon virenticeps</i>	M	1500/ 3000+	1.052		79122.29342
	<i>Spizella passerina</i>		L/ 3800	11.014	100,000,000	14003361.72
	<i>Junco phaenotus</i>	Q	1200/ 4300	7.455	20,000,000	473919.6672
Cardinalidae	<i>Pheucticus melanocephalus</i>		1200/ 3400	1.996	4,900,000	4521414.977
Icteridae	<i>Molothrus aeneus aeneus</i>		L/ 2200	7.074	5,000,000	2036484.046
	<i>Icterus graduacauda</i>	Q	L/ 2100		200,000	266123.714
	<i>Icterus parisorum</i>		L/ 2600		1,600,000	2187157.295
Fringillidae	<i>Loxia curvirostra</i>		800/ 4100		15,000,000	6789378.592
	<i>Carduelis pinus</i>		1800/ 4000	1.203	20,000,000	7809344.961

<i>Carduelis psaltria</i>	L/ 3100	2.084	3,000,000	2680260.698
<i>Coccothraustes vespertinus</i>	1500/ 3500		6,000,000	4085351.037

Anexo 2: Tabla de características de las especies filogenético-evolutivas incluidas en el estudio (Navarro y Peterson 2004). Contiene, rango altitudinal, en el que se distribuyen las especies (L= Tierras bajas), si son endémicas (M) o cuasiendémicas (Q) (Navarro y Peterson 2004), y el tamaño de las áreas de distribución.

Familia	Especie Filogenético-evolutiva	Estatus	Rango altitudinal	Abundancia Relativa	Áreas km2
Odontophoridae	<i>Dendrortyx macroura</i>	M	1800/ 3700+	0.424	94037.8354
Columbidae	<i>Patagioenas fasciata</i>		900/ 3600	0.497	2624287.711
Trochilidae	<i>Colibri thalassinus</i>		1400/ 3000	7.958	795282.1301
	<i>Hylocharis leucotis</i>		900/ 3100+	4.942	558488.4845
	<i>Amazilia beryllina</i>	M	600/ 2200	16.788	608853.7139
	<i>Lampornis amethystinus</i>	M	1300/ 3400	49.736	190116.521
	<i>Lampornis clemenciae</i>		1500/ 3400	9.778	498195.0982
	<i>Eugenes fulgens</i>	Q	1300/ 3300	2.598	856624.267
	<i>Trogon mexicanus</i>		1200/ 3100	0.179	375898.9667
Trogonidae	<i>Trogon ambiguus</i>		L/ 2500	0.134	559689.1669
	<i>Melanerpes formicivorus</i>		L/ 3300	1.473	1468248.237
Picidae	<i>Picoides scalaris</i>		L/ 2600	31.831	2820523.47
	<i>Picoides jardinii</i>	Q	950/ 3450	1.768	1342914.639
	<i>Colaptes cafer</i>		L/ 3500	0.963	1742056.018
Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes leucogaster</i>	M	950/ 4000	1.229	291988.7942
Tyrannidae	<i>Mitrephanes phaeocercus</i>		600/ 3600	1.147	646889.6403
	<i>Contopus pertinax</i>		900/ 3400	0.392	857804.8232
	<i>Empidonax affinis</i>	M	1800/ 4000	64.961	481589.9642
	<i>Empidonax occidentalis</i>		1250/ 3400	1.874	2433066.621
	<i>Myiarchus tuberculifer</i>		L/ 3400	0.776	10821290.44
Vireonidae	<i>Vireo huttoni</i>		900/ 3400	5.093	1215928.163
	<i>Vireolanius melitophrys</i>		1350/ 3000	0.342	171340.3904
Corvidae	<i>Cyanocitta coronata</i>	M	900/ 3600	18.863	149323.3503
	<i>Aphelocoma ultramarina</i>	M	1200/ 3400	1.393	88124.62816
	<i>Aphelocoma unicolor</i>		1300/ 3300	15.915	137131.5716
Paridae	<i>Corvus sinuatus</i>		L/ 4200	0.226	1574416.018
	<i>Poecile sclateri</i>		1500/ 3900	1.572	202267.7063
Aegithalidae	<i>Psaltriparus melanotis</i>	Q	1200/ 3600	5.398	592989.0865
Sittidae	<i>Sitta carolinensis</i>		1250/ 3600	0.442	16452857.65
Certhiidae	<i>Certhia americana</i>		1700/ 4000	1.572	6535324.123
Troglodytidae	<i>Campylorhynchus megalopterus</i>	M	200/ 3200	2.21	58795.9279
	<i>Campylorhynchus gularis</i>	M	450/ 2500	0.318	235573.4969
	<i>Thryomanes bewickii</i>		L/ 2900	1.725	3368840.954
	<i>Henicorhina leucophrys</i>		900/ 3000	7.461	715635.0118
	<i>Troglodytes brunneicollis</i>		L/ 4600	4.441	531338.0554
Sylviidae	<i>Regulus satrapa</i>		2300/ 3700	3.537	6301974.675
Turdidae	<i>Sialia sialis</i>		700/ 3000	14.324	5456158.962
	<i>Myadestes occidentalis</i>		900/ 3050	0.694	530214.7997
	<i>Catharus aurantiirostris</i>		400/ 2300	0.65	793646.0382
	<i>Catharus occidentalis</i>	M	1500/ 3700	0.81	233068.1617

	<i>Turdus assimilis</i>	M	L/ 3100	1.245	284533.5543
	<i>Turdus migratorius</i>		1200/ 4000	1.032	16255331.61
Mimidae	<i>Melanotis caerulescens</i>	M	L/ 3200	1.813	484740.5913
Ptilonidae	<i>Ptilonys cinereus</i>		1100/ 3200	4.399	525512.9772
Peuceudramidae	<i>Peucedramus taeniatus</i>		1700/ 3100	14.147	694482.6588
Parulidae	<i>Parula superciliosa</i>		900/ 3400	1.525	404263.9621
	<i>Ergaticus ruber</i>	M	2100/ 3200	3.378	167586.0937
	<i>Myioborus miniatus</i>		600/ 2500	2.219	1241867.821
	<i>Basileuterus belli</i>		1300/ 3100	5.368	334927.2355
Thraupidae	<i>Piranga hepatica</i>	Q	600/ 3000	1.989	955052.3717
	<i>Piranga bidentata</i>		800/ 2800	2.598	230340.6017
	<i>Piranga sanguinolenta</i>		800/ 2800	2.984	169920.2872
Emberizidae	<i>Atlapetes albinucha</i>	M	900/ 2300	5.305	36832.86507
	<i>Atlapetes pileatus</i>		1300/ 3400	21.626	349364.5385
	<i>Buarremon virenticeps</i>	M	1500/ 3000+	1.052	79122.29342
	<i>Spizella passerina</i>		L/ 3800	11.014	15081490.28
	<i>Junco phaenotus</i>	Q	1200/ 4300	7.455	433445.846
Cardinalidae	<i>Pheucticus melanocephalus</i>		1200/ 3400	1.996	4521414.977
Icteridae	<i>Molothrus aeneus</i>		L/ 2200	7.074	2393765.015
Fringillidae	<i>Carduelis pinus</i>		1800/ 4000	1.203	7651081.644
	<i>Carduelis psaltria</i>		L/ 3100	2.084	2275789.077

Anexo 3: Tabla de abundancias relativas de las especies biológicas (AOU 1998) incluidas en el análisis en cada localidad.

Especie	Neverías	El Floripondio	Uruapan	Ichaqueo	Contepec	Acajete	Yagila
<i>Dendrortyx macroura</i>	0.477	0.884					
<i>Patagioenas fasciata</i>	0.497	0.497					
<i>Colibri thalassinus</i>			7.958				
<i>Hylocharis leucotis</i>	10.589	5.775	2.711	4.657	1.364	2.998	
<i>Amazilia beryllina</i>	18.532			49.291			
<i>Lampornis amethystinus</i>							49.736
<i>Lampornis clemenciae</i>	88.419	20.66	7.958		1.572		
<i>Eugenes fulgens</i>	7.958	5.093	2.598		3.537		
<i>Trogon mexicanus</i>	0.155	0.199	0.124	0.107	0.124		1.261
<i>Trogon elegans</i>	0.124		0.124	0.65	0.195		
<i>Melanerpes formicivorus</i>	1.419			1.989	0.65		
<i>Picoides scalaris</i>						31.831	
<i>Picoides villosus</i>					1.768		
<i>Colaptes auratus</i>	0.318			15.915	0.755		
<i>Lepidocolaptes leucogaster</i>	0.995	1.989	0.65	1.023			
<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	7.958	0.884	1.273	0.441	1.572		
<i>Contopus pertinax</i>	0.203		0.417	0.364	0.745	0.258	
<i>Empidonax affinis</i>							64.961
<i>Empidonax occidentalis</i>	0.844	2.301	1.094	2.584	2.887	1.572	
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	1.572	0.318	0.794	0.965	0.497		
<i>Vireo huttoni</i>		5.093					
<i>Vireolanius melitophrys</i>	0.276	0.243	0.275		0.497		
<i>Cyanocitta stelleri</i>							18.863
<i>Aphelocoma ultramarina</i>	1.004			2.853	1.447	1.706	
<i>Aphelocoma unicolor</i>							15.915
<i>Corvus corax</i>	0.188			0.524	5.093		
<i>Poecile sclateri</i>		1.572					
<i>Psaltriparus minimus</i>	11.433	4.725	0.492	1.989	1.052	3.943	
<i>Sitta carolinensis</i>	0.393	0.551	1.989	1.273			
<i>Certhia americana</i>			1.572				
<i>Campylorhynchus megalopterus</i>		2.21					
<i>Campylorhynchus gularis</i>			0.318				
<i>Thryomanes bewickii</i>					1.105	1.784	
<i>Henicorhina leucophrys</i>						7.958	7.544
<i>Troglodytes aedon</i>	6.366	3.537	0.249	1.572	7.639		
<i>Regulus satrapa</i>		3.537					
<i>Sialia sialis</i>	11.014		15.915				
<i>Myadestes occidentalis</i>	0.519	0.497	0.568	0.606	0.098	0.095	10.553
<i>Catharus aurantiirostris</i>			0.65				
<i>Catharus occidentalis</i>	1.989	1.029	1.11	0.5	0.318		
<i>Turdus assimilis</i>	0.253	0.703	1.924	0.876		0.221	
<i>Turdus migratorius</i>	1.121	1.088	0.768		1.203	0.711	

<i>Melanotis caerulescens</i>	5.247		2.153	0.472	1.698		
<i>Ptilogonys cinereus</i>	71.871	2.546	5.305	2.598	3.621	0.853	
<i>Peucedramus taeniatus</i>			14.147				
<i>Parula superciliosa</i>	2.274	2.158	1.273	2.374	1.061	3.537	
<i>Ergaticus ruber</i>		3.378					
<i>Myioborus miniatus</i>	13.789	3.886	1.384	3.995	1.271	2.598	7.958
<i>Basileuterus belli</i>		4.967	1.921				7.958
<i>Piranga flava</i>			1.989				
<i>Piranga bidentata</i>		2.598					2.984
<i>Atlapetes albinucha</i>							5.305
<i>Atlapetes pileatus</i>	3.144		9.824				
<i>Buarremon virenticeps</i>		2.598	1.052		2.598		
<i>Spizella passerina</i>				11.014			
<i>Junco phaenotus</i>	5.895	3.979		6.791	7.958	7.958	
<i>Pheucticus melanocephalus</i>	1.403	14.147			0.742	2.29	
<i>Molothrus aeneus aeneus</i>			7.074				
<i>Carduelis pinus</i>		1.263		5.093	5.093		
<i>Carduelis psaltria</i>		2.03		1.572	1.485	0.884	