



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

COMUNIDADES DE AVES Y PARQUES EÓLICOS: UN ENFOQUE
MORFOLÓGICO Y FILOGENÉTICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Leonel Salatiel Herrera Alsina

Tutor principal de tesis: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE
Centro de Investigaciones en Ecosistemas
COMITÉ TUTOR DE TESIS: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD
Centro de Investigaciones en Ecosistemas
COMITÉ TUTOR DE TESIS: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
Instituto de Ecología

Morelia, Michoacán

Mayo, 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

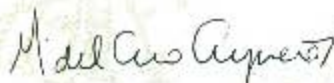
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 11 de marzo del 2013, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de **Maestro en Ciencias Biológicas** del alumno **Leonel Salatlal Herrera Alsina** con número de cuenta **511021345** con la tesis titulada: **"Comunidades de aves y parques eólicos: un enfoque morfológico y filogenético"** bajo la dirección del Dr. **Héctor Takeshi Arita Watanabe**.

Presidente:	Dra. María del Coro Arizmendi Ariaga
Vocal:	Dra. Katherine Renton
Secretario:	Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold
Suplente:	Dra. Blanca Estela Hernández Baños
Suplente:	Dr. Luis Enrique Eguarte Fruns

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 8 de mayo del 2013



Dra. María del Coro Arizmendi Ariaga
Coordinadora del Programa

AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la oportunidad de realizar la maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para poder dedicarme de tiempo completo a la realización del posgrado (Becario 385304 / 255178).

Al Programa de Apoyo a los Estudiantes de Posgrado (PAEP, UNAM) por la ayuda económica para presentar los resultados de esta investigación durante el V- North American Ornithological Conference.

Al comité tutor:

Agradezco al Doctor Arita por haberme permitido deambular en su laboratorio y por haber marcado los derroteros necesarios en las distintas etapas del proyecto.

Al los doctores Eguiarte y Schondube por sus valiosos aportes a lo largo de todo este proceso y por siempre estar disponibles para resolver problemas: ha sido un trabajo conjunto.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

En primer lugar agradezco a mi madre y mi hermano por su apoyo incondicional no solo en mi vida personal, sino también en lo profesional. Su amor y amistad ha sido un aliciente importante para llevar a cabo importantes empresas.

Consideración especial para Eugenia, por su amor y valentía a lo largo de proceso.

Agradezco al Dr. Rafael Villegas del INECOL por colaboración al facilitar los datos utilizados en esta investigación, sin embargo debo reconocer a aquellos que pasaron muchas horas en el campo asoleándose tomando los datos, grandes amigos y compañeros: Eugenia Senties, Eric Hernandez, Eloisa Hernandez, Carlos Rosas, Eduardo Almanza, Kiko, Tereso Hernandez, Andrea Bombela, Giovanna, Veronica, Carlos Miranda, Cony y Alberto Gallina. Importantísima la labor desempeñada por Roberto Monroy, Marissa, Paty y Oscar.

Agradezco a Jaime Gazca por su desinteresada ayuda, al Dr. Navarro y Patricia Escalante por permitirme el acceso a sus respectivas colecciones de aves para tomar medición de algunos pajarracos.

Cada uno de los miembros del jurado realizaron importantes comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo: la Dra. Arizmendi, la Dra. Blanca Hernandez y la Dra. Katherine Renton. Katy además desde su figura en Cipamex, nos ha apoyado enormemente a los principiantes en el estudio de la ecología y las aves.

Gracias Fabricio Villalobos, quien influyó de manera positiva en la etapa temprana del posgrado. Gracias a los amigos y colaboradores académicos dentro y fuera del Ciego: Rafa Rueda, Angelina Hernandez, Romeo Saldaña, Eduardo Ruiz, Andrea Malpica, Sarita, Sergio Cabrera y Yareni Ventura.

Al laboratorio de Macroecología....Gracias al Dr. Arita por su paciencia y consejos, logrando dar en 5 minutos algo de luz a una enmarañada cabeza. Angy Henao, Daniela Tovilla, Martin Cadena, Lorena Garrido y Jimena Vargas compartieron conmigo innumerables horas de trabajo.

Georgia Conti con su amistad, apoyo y consejería ha logrado formar parte importante de mi estancia aquí en Michoacán, y de aquí pa' el real....

Gracias por su amistad, camarería y conocimiento compartido por todos aquellos admiradores de las aves: Victor Morales, Abraham, Rafa Bribiesca, Robert Straub, Pacobeto, Memo, el Atoles, Octavio Rojas, Sergio Aguilar, Lorenia Tamborrel,

Norma Ferriz, Antonio Maruri, Alejandro Hernandez, Arnulfo Blanco, Gabriela Alfaro, el chiviscoyo y la chiviscoya. Y de los que no son pajareros de hueso colorado, pero su amistad es igualmente invaluable en este tránsito por el Ciego y constituyen a la “banda”: Miriam, Gaby, Chucho, Julia, Lis, Roberto, Aline, Pili, Rosa, Angela, Pachy, Julio, Pauloco, el Brajil, Aurora, Nicasio, Rojas, Linda.

A todos los que tienen que ver con lo administrativo que siempre nos apoyan evitando dar vueltas y nos orienta todo el tiempo de manera muy eficiente: Lilia Espinoza, Armando Rodríguez, Dolores Rodríguez y Lilia Jimenez.

Gracias a quienes que se encuentran lejos de aquí y cuya ayuda y amistad ha sido determinante no solo en lo profesional, sino en lo personal: George Clulow, Mark Farrell, Diana O’Nell, Roger Huaman y Walter Mancilla.

A mis nuevos amigos con los que comparto la misma pasión por las aves: Leohawk Santana, Ricardo, Rodrigo, el Chispa, Chuy, Erick Alfaro.

INDICE

RESUMEN.....	2
ABSTRACT	3
I. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES	4
II. OBJETIVOS.....	7
III. METODOLOGÍA	8
3.1 Área de estudio y trabajo de campo	8
3.2 Fuente de especies y datos morfológicos	9
3.3 Reconstrucción filogenética	10
3.4 Análisis de los datos.....	11
3.5 Señal filogenética en rasgos morfológicos.....	12
IV. RESULTADOS.....	13
4.1 Composición de especies.....	13
4.2 Características morfológicas asociadas con la colisión.....	17
4.3 Evaluación del morfoespacio	19
4.4 Patrones filogenéticos detectados en el proceso de colisión	20
4.5 Señal filogenética	21
V. DISCUSIÓN.....	23
VI. CONCLUSIONES	28
VII. LITERATURA CITADA	29

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Especies volando en altura de riesgo, señalando para cuales de ellas se documentó colisión	193
Tabla 2. Análisis de componentes principales de los datos morfológicos de las aves en el Istmo de Tehuantepec.....	19
Tabla 3. Prueba de aleatorización para señal filogenética de los rasgos morfológicos en cuatro conjuntos anidados de especies	22
Figura 1. Reconstrucción filogenética a través de Máxima Verosimilitud de las especies registradas en La Venta II mostrando el número de especies con colisión documentada por familia.....	16
Figura 2. Resultado de los modelos nulos para los rasgos morfológicos asociados con la probabilidad de volar cerca de las aspas y colisionar.....	17
Figura 3. Mofoespacio ecológico de las especies que potencialmente ocurren en el área de estudio y de las especies que fueron realmente registradas	20
Figura 4. Resultados de los modelos nulos para la estructura filogenética de las especies pertenecientes a los conjunto de aves que vuelan a altura de riesgo y colisionadas	21

RESUMEN

Los innegables beneficios de la energía eólica son empañados por los efectos negativos de los parques eólicos sobre las poblaciones de aves y otros animales (como murciélagos) a través de la mortalidad ocasionada por la colisión contra las estructuras generadoras de energía. Estudios han documentado rasgos morfológicos, ecológicos y conductuales asociados con la vulnerabilidad a los aerogeneradores. Sin embargo, prácticamente todos los estudios se han concentrado sobre los efectos sobre poblaciones particulares y análisis al nivel de comunidad están ausentes. En el presente estudio, se evalúa la susceptibilidad a la colisión de las especies de aves considerando su morfología, y se examina el efecto de la mortalidad selectiva sobre la topología y dispersión de las filogenias y sobre la estructura y volumen del morfoespacio ecológico de los ensambles de aves. Usando una bien documentada base de datos de ocurrencias de aves y colisiones en el Istmo de Tehuantepec, junto con modelos nulos para probar significancia estadística, se compararon los conjuntos de especies afectadas y no afectadas en términos de su morfología alar y su posición en la filogenia. Se encontró que las aves propensas a volar dentro del área de colisión tienden a ser pequeñas, con alas largas y con valores altos de carga alar. Dentro de este grupo, las especies con mayor probabilidad de colisionar contra las aspas y morir son aquellas pequeñas, de alas cortas y con cargas alares menores. Estos patrones determinan que el conjunto de especies menos afectadas se distribuyan en el morfoespacio de tal manera que dejan huecos importantes (morfologías sin representar). Las aves volando en la zona de riesgo tienden a estar relacionadas filogenéticamente entre sí, pero las especies que realmente colisionan con los aerogeneradores pertenecen a distintos clados. Esos efectos diferenciales sobre la morfología y en la diversidad filogenética plantean desafíos importantes y complejos a la conservación de aves donde los parques eólicos han sido establecidos.

ABSTRACT

The undeniable environmental benefits of wind energy are undermined by the negative effects of wind farms on bird populations through mortality by collision with the energy-generating structures. Studies have documented morphological, ecological, and behavioral traits associated with vulnerability to wind turbines. However, practically all studies have concentrated on the effects on particular populations, and community-level analyses are lacking. Here we assess the susceptibility of species on the basis of their morphology, and examine the effect of selective mortality on the topology and dispersion of phylogenies, and on the structure and volume of the ecological morphospace of bird assemblages. Using an extensive database of bird occurrences and fatalities in a wind farm located in southern Mexico, and performing null models to establish statistical significance, we compared sets of affected and unaffected species in terms of their wing morphology and position in a phylogeny. We found that birds more likely to fly in the risk zone tend to be smaller, with longer wings, and with heavier wing loadings. Within this group, species more likely to collide with blades and die are smaller, with short wings, and supporting lighter wing loadings. These patterns determine that the set of species less affected distribute in morphospace leaving noticeable holes (morphologies not represented). Birds flying in the risk zone tend to be related to each other, but species that actually collide with turbines belong to several separate clades. These differential effects on morphology and phylogenetic diversity pose important and complex challenges to the conservation of birds in areas where wind farms are being established.

I. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

Enfrentando la crisis de producción energética, el empleo de la energía eólica ha sido considerado por algunos como una de las historias exitosas en el uso fuentes renovables, y actualmente la importancia de las “granjas (o parques) eólicas” está bien establecida en todo el mundo (Gross et al. 2003). Sin embargo, el impacto negativo de las construcciones eólicas sobre la vida silvestre también ha sido documentado, apuntando hacia verdaderos desafíos de conservación (Kuvlesky et al. 2007; Fargione et al. 2012; Martínez-Abraín et al. 2012). Las aspas giratorias de las turbinas no sólo representan obstáculos para los animales voladores, sino que constituyen amenazas letales y directas a los individuos de aves y murciélagos debido a colisiones fatales o daños barotraumáticos causadas por el cambio excesivo y repentino de presión del aire (Baerwald y Barclay 2001; Drewitt y Langston 2006; Baerwald et al. 2008). Aunque se sigue careciendo de estudios a largo plazo, es claro que los parques eólicos pueden tener un impacto substancial sobre poblaciones de aves y murciélagos.

De los estudios publicados sobre el impacto de parques eólicos sobre aves, ha sido bien establecido que este impacto varía ampliamente entre especies, debido a diferencias en respuestas conductuales (Barrios y Rodríguez 2004), características ecológicas (Carrete et al. 2012), percepción sensorial (Martin 2011) y rasgos morfológicos (Janss 2000). Mientras algunos grupos diversos presentan distintos niveles de riesgo (por ejemplo las aves Passeriformes, Hüppop et al. 2006), otros son claramente más vulnerables (aves de presa por ejemplo, Barrios y Rodríguez 2004).

Las diferencias en las tasas de mortalidad causada por las actividades humanas entre plantas o animales producen cambios en la composición y estructura de las comunidades. Esta

mortalidad diferencial ha sido documentada a través de las extinciones locales selectivas provocadas por la fragmentación del hábitat o por la defaunación a través de la cacería (Peres 2000; Holbrook y Loiselle 2009). Esos cambios pueden tener consecuencias severas a lo largo de los niveles tróficos (Pace et al. 1999) o en la diversidad funcional del ecosistema entero (Bihn et al. 2010). El impacto selectivo puede también producir una disminución en la diversidad filogenética de los taxa, como ha sido demostrado en los bordes de los bosques tropicales (Santos et al. 2010). Esos cambios pueden ser el detonador de una cascada de efectos indirectos debido a que se ha propuesto que una alta diversidad filogenética está ligada a una mayor estabilidad ecosistémica (Fonseca y Ganade 2001; Cadotte et al. 2012) e incluso a menores probabilidades de invasiones biológicas (Gerhold et al. 2011). También se ha considerado que los cambios en la diversidad filogenética son capaces de alterar el capacidad de producción de especies y riqueza histórica que las llevan tras de sí como una consecuencia de millones de años de evolución (Faith 1992).

Si la mortalidad causada por colisión en los parques eólicos es en verdad selectiva, puede conllevar a cambios en los ensamblajes de aves y murciélagos, al disminuir los niveles poblacionales de las especies principalmente afectadas. Dependiendo de la identidad de las especies involucradas, la filogenia del ensamblaje sobreviviente puede presentar dispersión o agrupación filogenética (Webb et al. 2002), ocurriendo también en muchos casos una disminución de la diversidad filogenética. Si realmente la vulnerabilidad a las aspas depende de la morfología alar y esta morfología alar está vinculada a la ecología de las especies (Ricklefs y Miles 1994), podremos detectar los efectos a través de medidas de estructura y diversidad morfológica (Weiser y Kaspari 2006; Ricklefs 2012). De esta manera, la mortalidad selectiva de las aves puede producir cambios en la distribución de especies dentro del espacio ecológico

definido por rasgos morfológicos (esto es “el morfoespacio ecológico”). Dentro de esta concepción ecológica sobre la distribución de especies dentro de ejes representando diferentes rasgos, la distancia morfológica entre los ítems (especies o individuos analizados) ha sido considerada como un proxy de las relaciones ecológicas (Ricklefs 2012). Así, la síntesis derivada al definir un morfoespacio, permite el entendimiento de procesos ecológicos los cuales pueden gobernar las comunidades y su desempeño (empaquetamiento de especies por ejemplo, Ricklefs y Travis 1980).

II. OBJETIVOS

General

Evaluar el impacto potencial de la colisión en los parques eólicos sobre la estructura y diversidad morfológica y filogenética de los ensamblajes de aves a través de datos colectados en campo.

Particulares

Evaluar la susceptibilidad a la colisión de las especies basado en su morfología.

Examinar los impactos potenciales de la mortalidad selectiva en la topología y dispersión de las filogenias.

Examinar los impactos potenciales de la mortalidad selectiva en el volumen y estructura del morfoespacio ecológico.

III. METODOLOGÍA

3.1 Área de estudio y trabajo de campo

El área de estudio se encuentra localizada en la planicie costera de la parte más estrecha de México en la provincia biogeográfica llamada el Istmo de Tehuantepec (Huidobro et al. 2006). Aunque la vegetación original del área es bosque tropical seco, mucha de la vegetación primaria ha sido removida y remplazada con campos de sorgo y tierras para el ganado (García-Romero et al. 2005). Este estudio fue llevado a cabo en un parque eólico llamado La Venta II el cual se encuentra en la localidad de La Ventosa (municipio de Juchitán) en la porción más sureña del estado de Oaxaca (16° 34' N, 94° 50' W; Villegas-Patracá et al. 2012). La elevación sobre el nivel del mar es de 74 metros. En este parque eólico se establecieron 98 aerogeneradores modelo Gamesa G-52, con capacidad nominal de 859 kW. Cada aerogenerador tiene una altura hasta el rotor de 44m y posee tres aspas de 26 metros de largo cada una. Las unidades forman parte de un arreglo de cuatro líneas paralelas con una distancia de 600 metros en cada línea; los aerogeneradores se encuentran separados por 130 metros (Villegas-Patracá et al. 2012).

Una estación de monitoreo fue establecida dentro de La Venta II en un punto donde se obtuvo una excelente visión periférica que permitió observar a las aves entrando al parque. Los datos fueron colectados diariamente durante las temporadas de migración en primavera y otoño (marzo-abril y septiembre-noviembre respectivamente) en 2010 y 2011. Cada jornada de monitoreo empezó tres horas después del amanecer y se prolongó por ocho horas. La estación de monitoreo estuvo en todo momento atendida por al menos dos observadores experimentados en la identificación de aves. Los observadores registraron todas las aves detectadas en el área, la identificación a nivel específico se realizó con guías de campo (Howell y Webb 1995; Sibley 2000). Los observadores dispusieron de binoculares de 10 aumentos y un telescopio terrestre de

32 aumentos. Cada registro incluyó la identidad de la especie y el número de individuos (en el caso de presentarse una parvada). Adicionalmente se registró la altura a la cual las aves fueron detectadas utilizando dos categorías: a) riesgo, cuando el ave fue vista volando a la altura donde es probable la colisión contra las aspas (25-75 metros) y b) no riesgo, cuando el ave volada en una altura diferente.

Para documentar colisiones, se realizaron búsquedas de cadáveres trazando rutas perpendiculares a las líneas formadas por los aerogeneradores (Villegas-Patraca et al. 2012). Ocho muestreos se realizaron cada mes durante 2010 y 2011. En cada búsqueda cinco observadores separados por una distancia constante buscaron los restos de aves sobre el suelo. Los cadáveres se conservaron para exanimación en el laboratorio y confirmación de la identidad específica.

3.2 Fuente de especies y datos morfológicos

De acuerdo a la información y mapas de Binford (1989) y Howell y Webb (1995), se consideraron a las especies cuya distribución potencial incluye el Istmo de Tehuantepec para conformar la fuente de especies. Posteriormente, se aplicó un filtro adicional donde tuvimos sólo las especies que han sido observadas en hábitats similares al encontrado en el área de estudio. Para cada una de las especies fueron compiladas de la literatura las siguientes medidas corporales: longitud de pico a cola (m), masa corporal (kg), envergadura (m) y carga alar ($N \cdot m^{-2}$), esta última medida fue calculada como el cociente entre peso (masa $\times 9.8 \text{ ms}^{-2}$) y la superficie alar (Tennekes 1996). Para las especies cuya información no se encontró disponible en la literatura, se recurrió a recopilarla directamente de especímenes (entre cuatro y diez individuos

por especie) depositados en la Colección Nacional de Aves (Instituto de Biología, UNAM) y el Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” (Facultad de Ciencias, UNAM). La masa corporal de los especímenes fue tomada de la tarjeta de colecta para los que estaba disponible. Para especies sin información en la literatura ni existencia en las anteriores colecciones nombradas, la información morfológica fue derivadas de funciones alométricas considerando la membresía taxonómica (Evered 1990; Morgado et al. 1997).

3.3 Reconstrucción filogenética

Construimos una filogenia que incluye a todas las especies incluidas en nuestra previamente definida fuente de especies. Una secuencia del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa Subunidad I –COI– fue tomada del Gen Bank (NCBI, consultado en septiembre y octubre del 2011) para cada especie. Para aquellas especies cuya secuencia del COI no estaba representada en el Gen Bank, fue remplazada por la secuencia disponible del pariente más cercano, sustitución realizada considerando estudios reportados previamente. El alineamiento de las secuencias fue realizado con Clustal W, una aplicación accesoria de BioEdit 7.0.9.0. Una vez que las secuencias fueron correctamente alineadas, usando JModelTest 0.1.1 se obtuvo que el modelo TPM3uf+I+G fue el mejor modelo de sustitución nucleotídica basado en el criterio de información de Akaike (AIC). La reconstrucción filogenética se llevó a cabo por el método de máxima verosimilitud usando PhyML (Guindon y Gascuel 2003). Para cuatro especies (*Herpetotheres cachinnans*, *Micrastur semitorquatus*, *Sarcoramphus papa*, y *Trogon violaceus*), no fue posible obtener secuencias e incluso no se pudo aproximar a través de parientes cercanos; en ese caso, fueron insertadas manualmente dentro de la filogenia utilizando Mesquite 2.7.4 basados en reportes filogenéticos previos (Griffiths 2004; Brightsmith 2005).

3.4 Análisis de los datos

Para los análisis, se definió una serie de cuatro conjuntos anidados de especies: (1) la fuente de especies descrita arriba, (2) las especies realmente registradas dentro de La Venta II (“especies locales”), (3) las especies volando en altura de riesgo de colisión (“riesgo”), y las especies muertas por colisión (“colisionadas”). También examinamos al conjunto complementario de las especies colisionadas, esto es aquellas en las cuales no se registraron muertes (“sobrevivientes”). Probamos la hipótesis nula de que cada conjunto es un subconjunto aleatorio del conjunto previo, desarrollando modelos nulos simples. Los modelos nulos son pruebas de hipótesis basados en aleatorizaciones de los parámetros de interés, se retienen distintos niveles de información biológica para darle mayor realismo y hacerlos más adecuados (Gotelli y Graves 1996; Gotelli y Ulrich 2012). Los modelos nulos y demás análisis fueron ejecutados en R 2.12.1 (R Development Core Team, 2010). Dos bibliotecas de R fueron empleadas: PICANTE fue utilizado para medir la estructura filogenética (Kembel et al. 2010) y VEGAN para calcular el árbol de tendido mínimo (ver más adelante; Oksanen et al. 2011).

Para examinar diferencias en la morfología y la estructura filogenética del conjunto de especies colisionadas y voladoras en riesgo, 10 000 muestras aleatorias fueron tomadas tanto de la fuente de especies como del conjunto de las especies locales. Cada muestra aleatoria incluyó tantas especies –tomadas sin remplazo– como tuvo el conjunto real. Para cada muestra, fue calculado el promedio de cada rasgo morfológico y su estructura filogenética usando dos métricas: 1) distancia promedio entre pares (DPP) la cual refleja la estructura general a través del árbol entero y 2) distancia promedio al vecino mas cercano (DPVC), la cual describe la estructura cercana a las puntas (Webb et al. 2002). Dos tipos de modelos nulos fueron construidos: modelos nulos equiprobables y modelos nulos ponderados. En los modelos equiprobables, cada especie

tuvo la misma probabilidad de ser seleccionada en las muestras aleatorias, a diferencia de los modelos ponderados, en donde la probabilidad de cada especie de ser tomada fue proporcional a su abundancia relativa (frecuencia de avistamientos) en La Venta II. Usamos ambos procedimientos porque la evidencia de relación entre la abundancia de aves y su probabilidad de colisión ha sido contrastante: incluso en la misma área de estudio algunas investigaciones no han encontrado vínculo alguno (de Lucas et al. 2008) mientras que otros han registrado relaciones positivas (Carrete et al. 2012).

A través de un análisis de componentes principales (ACP) se redujo el número de variables morfológicas, estableciendo un “morfoespacio”. En este espacio fue colocado el conjunto de especies sobrevivientes y se estimó el largo de ramas del árbol de tendido mínimo. En este contexto, el árbol de tendido mínimo es el conjunto de líneas más corto que une a todos los ítems en un espacio. De este modo, el largo total del árbol de tendido mínimo es una medida de la dispersión morfológica (Dussert et al. 1987). Al igual que en los modelos nullos descritos arriba, el largo del árbol del tendido mínimo fue medido en cada una de las 10 000 simulaciones. Con los valores obtenidos de las simulaciones, se construyó una distribución de frecuencias y el valor empírico fue comparado contra esta distribución con un $\alpha = 0.05$ en una prueba de dos colas.

3.5 Señal filogenética en rasgos morfológicos

Se busco señales de conservadurismo filogenético de los rasgos morfológicos en cada uno de los cuatro conjuntos anidados (escalas) a través de una prueba de aleatorización. Esta prueba fue utilizada para analizar si un conjunto de datos exhiben una tendencia significativa de que las

especies emparentadas se parezcan entre sí más que lo esperado por el azar (Blomberg et al. 2003). Este procedimiento opera definiendo un árbol (topología y largo de ramas) y un conjunto de datos, evaluando si los datos encajan mejor al permutar los datos entre las puntas del árbol, rompiendo la señal filogenética que pudiera existir (Blomberg et al. 2003).

IV. RESULTADOS

4.1 Composición de especies

La fuente de especies de aves de la región se estimó que incluía 353 especies distribuidas en 51 familias y 19 órdenes. La extensa colecta de datos en campo consistió en 300 días de monitoreo repartidos en las temporadas de primavera y otoño de dos años, produciendo aproximadamente 2400 horas de observación. Durante este monitoreo en el parque eólico de La Venta II se registraron 112 especies, de las cuales 71 fueron detectadas volando en altura de riesgo de colisión. Después de los recorridos para la búsqueda de cadáveres de aves, se encontraron 122 cadáveres de aves muertas por colisión que pertenecen a 34 especies (Tabla 1). Estas especies colisionadas pertenecen a 21 familias (Fig. 1) y 13 órdenes.

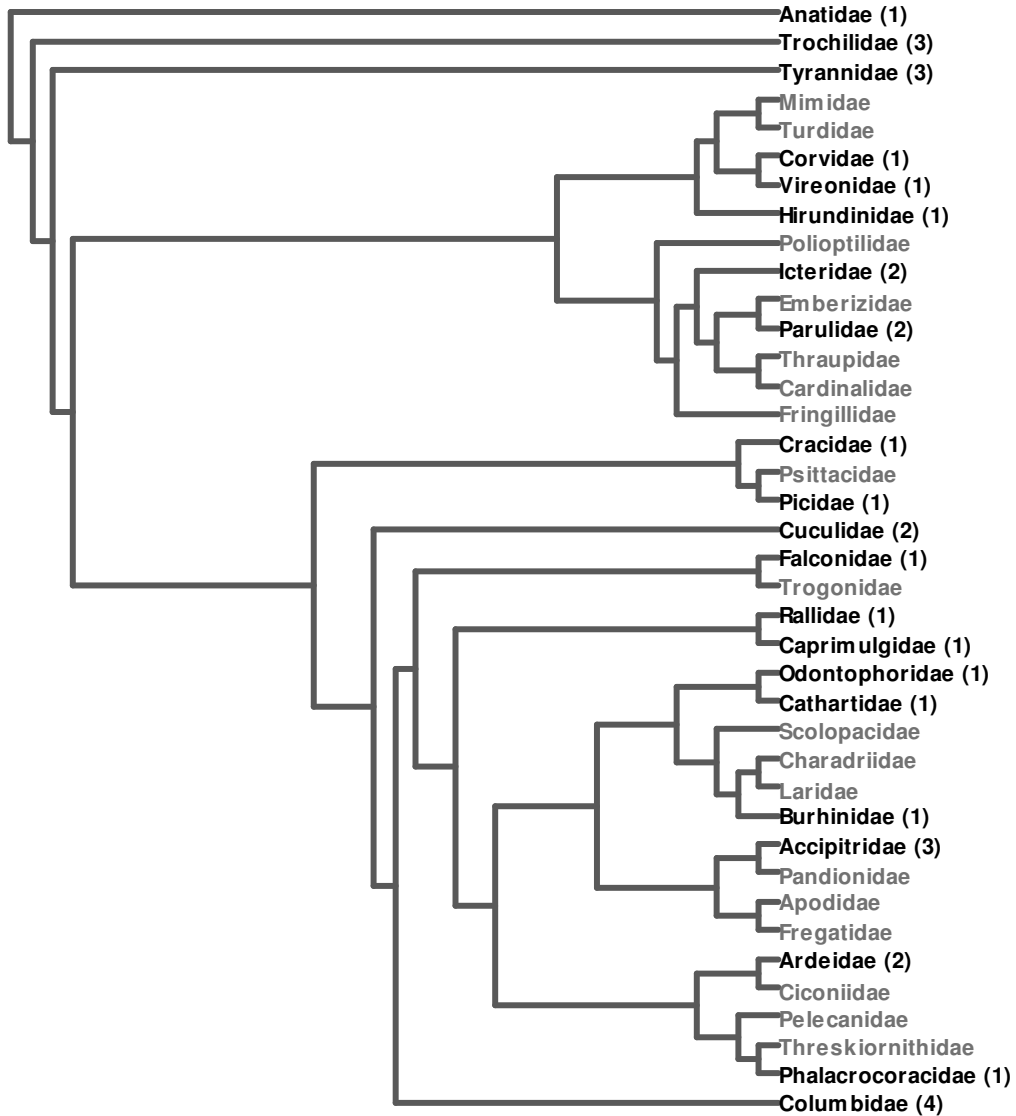
Tabla 1. Especies detectadas volando altura de riesgo de choque contra las aspas. También se señala con una marca en la tercera columna, aquellas especies para las cuales se documentó colisión a través de la búsqueda de cadáveres.

Nombre científico	Nombre común	Colisión documentada
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	Pijijie alablanca	X
<i>Ortalis poliocephala</i>	Chachalaca pálida	X
<i>Colinus virginianus</i>	Codorniz cotuí	X
<i>Fregata magnificens</i>	Fragata magnífica	

<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	Cormorán oliváceo	X
<i>Ardea alba</i>	Garza blanca	X
<i>Bubulcus ibis</i>	Garza ganadera	X
<i>Eudocimus albus</i>	Ibis blanco	
<i>Cathartes aura</i>	Zopilote aura	X
<i>Coragyps atratus</i>	Zopilote común	
<i>Pandion haliaetus</i>	Gavilán pescador	
<i>Accipiter cooperii</i>	Gavilán de Cooper	
<i>Accipiter striatus</i>	Gavilán pecho-rufo	
<i>Buteo albicaudatus</i>	Aguililla cola-blanca	X
<i>Buteo albonotatus</i>	Aguililla aura	
<i>Buteo brachyurus</i>	Aguililla cola-corta	
<i>Buteo jamaicensis</i>	Aguililla cola-roja	
<i>Buteo magnirostris</i>	Aguililla caminera	X
<i>Buteo nitidus</i>	Aguililla gris	X
<i>Buteo platypterus</i>	Aguililla ala-ancha	
<i>Buteo swainsoni</i>	Aguililla de Swainson	
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	Gavilán caracolero	
<i>Circus cyaneus</i>	Gavilán rastrero	
<i>Laterallus ruber</i>	Polluela rojiza	X
<i>Burhinus bistriatus</i>	Alcaraván americano	X
<i>Charadrius vociferus</i>	Chorlo táldeo	
<i>Numenius phaeopus</i>	Zarapito trinador	
<i>Leucophaeus pipixcan</i>	Gaviota de Franklin	
<i>Zenaida asiatica</i>	Paloma alablanca	X
<i>Zenaida macroura</i>	Paloma huilota	
<i>Patagioenas flavirostris</i>	Paloma morada	
<i>Columbina inca</i>	Tórtola colalarga	X
<i>Columbina passerina</i>	Tórtola coquita	X
<i>Leptotila verreauxi</i>	Paloma arroyera	X
<i>Coccyzus minor</i>	Cuclillo manglero	X
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	Garrapatero pijuy	X
<i>Antrostomus vociferus</i>	Tapacamino cuerporruín norteño	X
<i>Chaetura vauxi</i>	Vencejo de Vaux	
<i>Streptoprocne zonaris</i>	Vencejo cuello blanco	
<i>Archilochus colubris</i>	Colibrí garganta rubí	X
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	Esmeralda de Canivet	X
<i>Cynanthus latirostris</i>	Colibrí pico ancho	X
<i>Melanerpes aurifrons</i>	Carpintero cheje	X
<i>Aratinga canicularis</i>	Perico frente-naranja	
<i>Falco peregrinus</i>	Halcón peregrino	
<i>Falco sparverius</i>	Cernícalo americano	X
<i>Caracara cheriway</i>	Caracara quebrantahuesos	

<i>Aratinga holochlora</i>	Perico mexicano	
<i>Tyrannus forficatus</i>	Tirano-tijereta rosado	
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Tirano tropical	X
<i>Myiarchus cinerascens</i>	Papamoscas cenizo	X
<i>Vireo gilvus</i>	Vireo gorjeador	X
<i>Calocitta formosa</i>	Urraca-hermosa cara blanca	X
<i>Corvus corax</i>	Cuervo común	
<i>Hirundo rustica</i>	Golondrina tijereta	X
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	Golondrina risquera	
<i>Progne chalybea</i>	Golondrina acerada	
<i>Tachycineta albilinea</i>	Golondrina manglera	
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	Golondrina aliaserrada	
<i>Polioptila albiloris</i>	Perlita pispirria	
<i>Mimus gilvus</i>	Cenzontle tropical	
<i>Setophaga petechia</i>	Chipe amarillo	
<i>Icteria virens</i>	Buscabreña	X
<i>Mniotilta varia</i>	Chipe trepador	X
<i>Piranga rubra</i>	Tángara roja	X
<i>Spiza americana</i>	Arrocero americano	
<i>Icterus gularis</i>	Bolsero de Altamira	
<i>Icterus pustulatus</i>	Bolsero dorso rayado	X
<i>Molothrus aeneus</i>	Tordo ojo rojo	
<i>Molothrus ater</i>	Tordo cabeza café	
<i>Quiscalus mexicanus</i>	Zanate mexicano	X

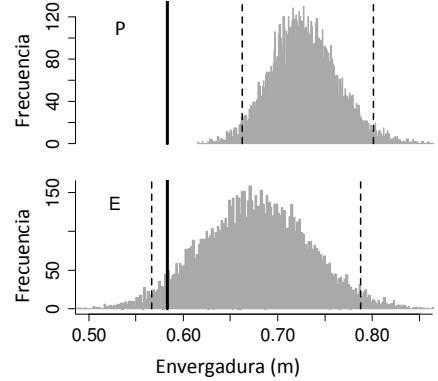
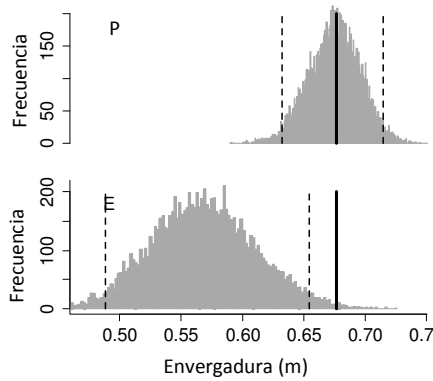
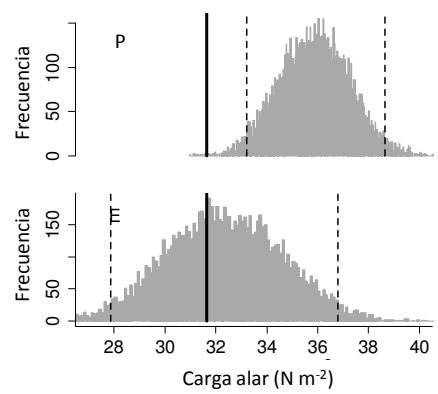
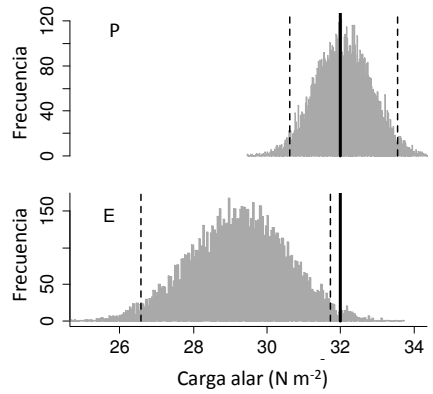
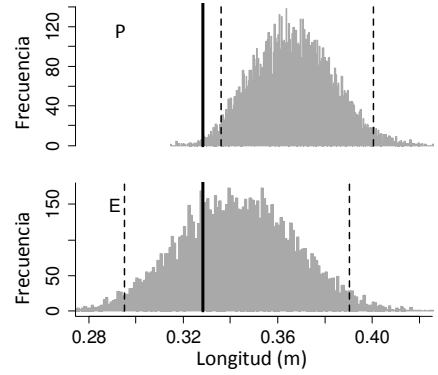
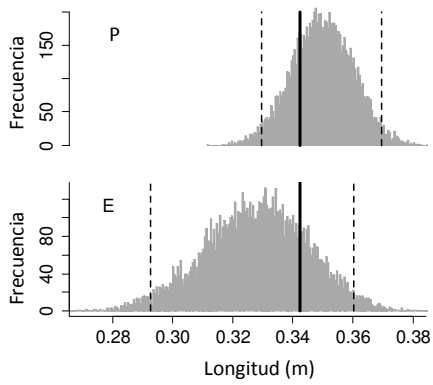
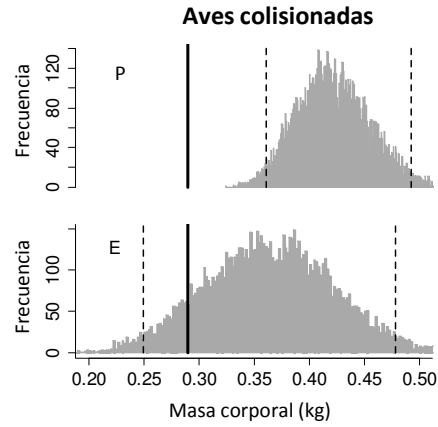
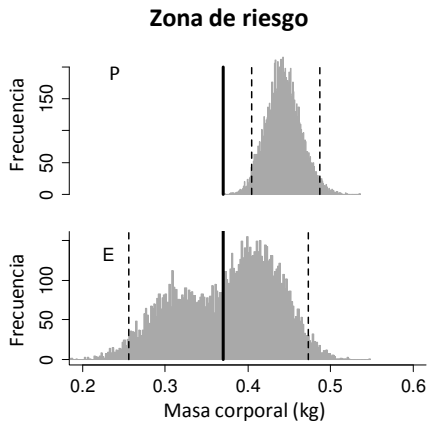
Figura 1. La reconstrucción filogenética a través de Máxima Verosimilitud de las especies registradas en La Venta II, es resumida al nivel de familia en esta figura. El número entre paréntesis indica la cantidad de especies con colisión documentada dentro de cada familia; las familias en letras grises no presentaron especies colisionadas.



4.2 Características morfológicas asociadas con la colisión

Los modelos nulos mostraron que las aves con tendencia a volar en altura de riesgo se caracterizaron por poseer alas largas y valores más altos de carga alar que lo esperado por el modelo equiprobable ($P < 0.05$, prueba de dos colas; Fig. 2, columna izquierda). Sin embargo, esas dos variables no son significativamente diferentes de lo esperado por una distribución nula generada por muestreos ponderados por la abundancia. La masa corporal se comportó de manera distinta, el promedio de esta variable en éste conjunto fue más bajo que lo esperado por el muestreo ponderado, pero no fue distinta del muestreo equiprobable. Para las aves colisionadas, los promedios de las cuatro variables morfológicas fueron menores de lo esperado por el muestreo ponderado ($P < 0.05$), pero no por el equiprobable (Fig. 2, columna derecha). De esta manera, bajo el modelo ponderado podemos definir que el conjunto de aves colisionadas tiende a ser de menor longitud, envergadura, carga alar y masa corporal.

Figura 2. Resultado de los modelos nulos para los rasgos morfológicos asociados con la probabilidad de volar cerca de las aspas y colisionar. Las líneas punteadas son los intervalos de confianza de 95% para muestras basadas en 10 000 repeticiones de un procedimiento de muestreo bajo los modelos equiprobables –E– y ponderado –P–. Las líneas negras indican los valores observados.



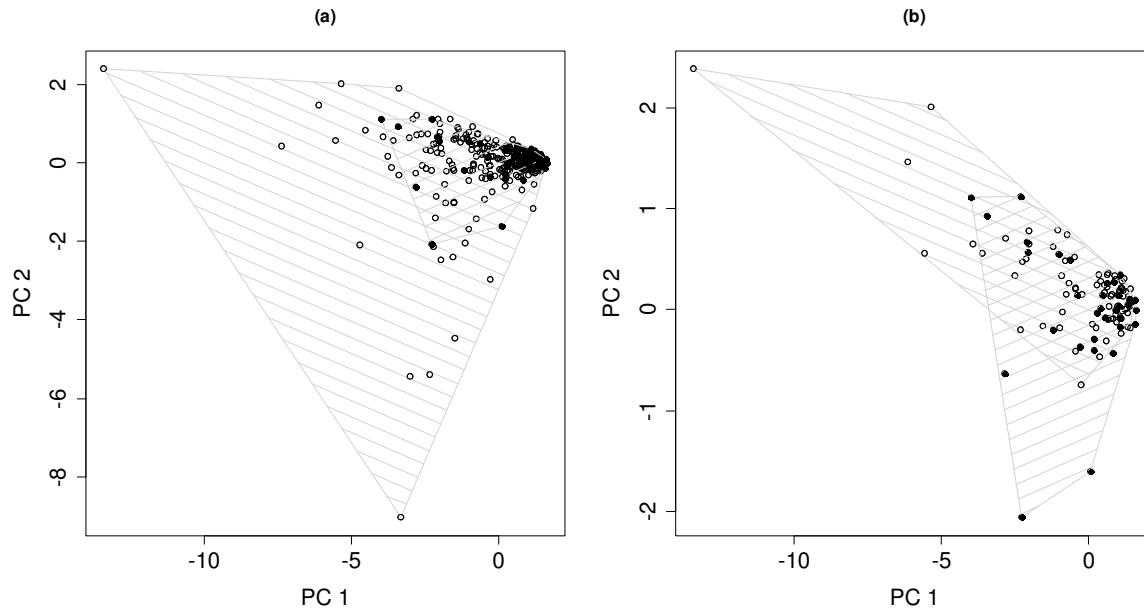
4.3 Evaluación del morfoespacio

Después de realizar el ACP, retuvimos los dos primeros componentes los cuales explican el 89% de la variación en nuestros datos (Tabla 2). El componente principal uno está ligado con el tamaño general de las aves, mientras que el segundo explica principalmente la variación en la carga alar. Cuando colocamos a las especies sobrevivientes dentro de este morfoespacio ecológico de dos ejes, la distancia del árbol de tendido mínimo fue significativamente mayor que lo esperado por un muestreo aleatorio ($P < 0.05$, prueba de dos colas; Fig. 3). Este resultado indica que las especies sobrevivientes se encuentran más alejadas entre ellas (dentro del morfoespacio) que lo esperado por azar.

Tabla 2. Análisis de componentes principales de los datos morfológicos de las aves en el Istmo de Tehuantepec

	CP 1	CP 2
Porcentaje de varianza explicada	70.37	19.12
Cargas		
Masa corporal	-0.537	0.118
Longitud	-0.548	0.166
Carga alar	-0.346	-0.929
Envergadura	-0.540	0.308

Figura 3. Mofoespacio ecológico de las especies que potencialmente ocurren en el área de estudio (a) y de las especies que fueron realmente registradas (b). Especies colisionadas –círculos rellenos– y sin colisión documentada –círculos abiertos– están dibujadas junto con su polígono envolvente convexo (Convex hull).

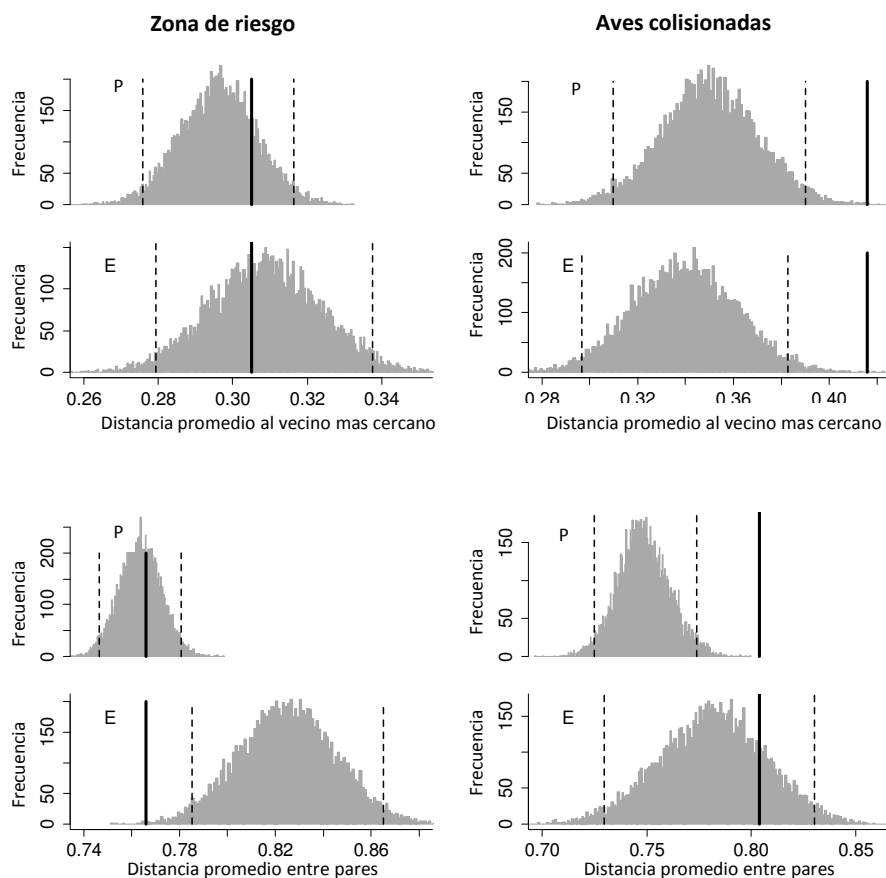


4.4 Patrones filogenéticos detectados en el proceso de colisión

El análisis filogenético arrojó resultados contrastantes. Por un lado, la distancia promedio entre pares (DPP) de las aves que vuelan a la altura de las aspas fue menor que lo esperado en un modelo equiprobable ($P < 0.05$, prueba de dos colas; Fig. 4, columna izquierda). De este modo, las especies detectadas como voladoras en altura de riesgo son parientes más cercanos que lo esperado por azar. En cambio, para las aves colisionadas, las dos métricas de estructura filogenética presentaron valores mayores que lo esperado bajo ambos procedimientos de muestreo, siendo estadísticamente significativos en tres casos y marginalmente no significativo en el cuarto (Fig. 4, columna derecha), sugiriendo que las especies con afectación documentada

pertencen a distintas líneas filogenéticas, siendo parientes más distantes que lo esperado por azar.

Figura 4. Resultados de los modelos nulos para la estructura filogenética de las especies pertenecientes a los conjunto de aves que vuelan a altura de riesgo y colisionadas. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza del 95% generados por los modelos nulos equiprobables y ponderados (E y P respectivamente). Las líneas negras muestran los valores observados.



4.5 Señal filogenética

La señal filogenética de los rasgos varió a través de las escalas. En ésta prueba, esperábamos obtener información de cómo se han comportado los rasgos a través del tiempo, para así apoyar

los demás resultados. Al enfocarnos en la escala local y en la de riesgo, los cuatro rasgos presentaron señal filogenética significativa, esto significa que (como se esperaría) especies cercanamente emparentadas son similares en sus rasgos morfológicos. En la escala más pequeña (especies colisionadas) sólo la envergadura y la carga alar mostraron tal señal (Tabla 3) sugiriendo que a esta escala, valores similares de masa y longitud han aparecido en distintas líneas evolutivas en los linajes de aves. En la escala más grande que incluyó a las especies de la fuente de especies solamente la envergadura presentó señal.

Tabla 3. Prueba de aleatorización para señal filogenética de los rasgos morfológicos en cuatro conjuntos anidados de especies. La señal filogenética se considera significativa cuando la probabilidad de la prueba es menor a 0.05 en la correspondiente combinación de rasgos morfológicos y subconjunto. El número de aleatorizaciones fue de 999.

	Fuente de especies	Local	Riesgo	Colisionadas
Masa corporal	0.153	0.005	0.001	0.094
Longitud	0.062	0.001	0.001	0.059
Carga alar	0.468	0.001	0.001	0.009
Envergadura	0.044	0.001	0.001	0.006

V. DISCUSIÓN

La estructura morfológica y filogenética de los subconjuntos de especies difirieron de las distribuciones generadas por los modelos nulos, mostrando que los riesgos potenciales y reales de los aerogeneradores no están aleatoriamente distribuidos entre los grupos de aves. Los datos sugieren que el fenómeno de la colisión de aves contra aerogeneradores es un proceso de dos etapas: ciertas aves tienen mayor probabilidad de volar cerca de las turbinas, y un conjunto de esas especies es particularmente propenso a la colisión con las aspas. Cada etapa tiene distintas probabilidades de ocurrir y distintas variables morfológicas asociadas. Cuando se compara con las aves locales o con la fuente de especies, las aves con mayor probabilidad de volar en la zona de peligro tienen a ser pequeñas (menor masa), tener alas largas (mayores envergaduras) y poseen valores altos de carga alar. De esas especies, las aves mayormente susceptibles a volar cerca de las aspas, colisionar y morir son aquellas en general pequeñas (en longitud y masa), con menores envergaduras pero cargas alares relativamente grandes.

Derivado de éste proceso de dos etapas, consideramos que las estrategias de conservación deben ser diferentes durante el planeamiento, el desarrollo y la operación de los parques eólicos. En un primer paso, cuando todos los factores sean iguales, las recomendaciones para el establecimiento de parques debe enfocarse en evitar sitios donde existan sea alta la representación de especies con la membresía filogenética y los rasgos morfológicos que encontramos asociados con probabilidad de volar cerca de las aspas. Si este tipo de elección no es posible, entonces deben preferirse sitios en donde las especies potencialmente en riesgo, no pertenezcan a pocas líneas filogenéticas. Si la afectación se concentra solamente en pocos linajes, secciones enteras de funciones ecológicas podrían ser eliminadas del sistema. Una vez que el lugar de emplazamiento del parque ha sido elegido, en un segundo paso deben implementarse acciones de manejo

direccionadas a prevenir que las especies propensas a la colisión vuelen realmente cerca de los aerogeneradores. En el mundo real, esas acciones pueden llegar a representar un desafío formidable, porque las aves aparentemente no cambian su comportamiento de vuelo cuando los aerogeneradores están funcionando, contrastando con las respuestas que han sido documentadas para los murciélagos europeos (Minderman et al. 2012).

Estudios previos han sugerido estrategias para la selección de emplazamientos de parques eólicos de acuerdo a variables ambientales o la calidad del hábitat (Fargione et al. 2012; Santos, H. et al. 2013). El razonamiento detrás de esas estrategias es que la tasa de mortalidad puede ser reducida al ubicar los parques en sitios con probabilidades bajas de ser habitados o visitados por la vida silvestre en general. Por ejemplo, Fargione et al. (2012) sugiere que el impacto negativo sobre la vida silvestre podría ser substancialmente disminuido simplemente por localizar los parques en hábitats que ya han sido transformados. Esas aproximaciones generales son adecuadas cuando no existe información disponible sobre impactos diferenciales entre las especies, sin embargo se basan en factores extrínsecos que podrían o no podrían funcionar en un caso particular. Por otro lado, la estrategia de dos pasos aquí propuesta, incorpora datos ecológicos y conductuales intrínsecos para los ensamblajes de especies y tiene la ventaja de ser diseñado con información sobre los procesos reales que impactan las poblaciones de aves.

Por principios biomecánicos, las aves con valores altos de carga alar poseen menor maniobrabilidad (Tennekes 1996), teniendo así mayores dificultades en la reducción de la velocidad de vuelo y para realizar movimientos de evasión cuando se enfrentan a un obstáculo (Martin 2011). Hubiera sido razonable esperar que aves con esas características tuvieran mayores probabilidades de colisionar con los aerogeneradores. Una carga alar grande implica un cuerpo relativamente pesado, alas cortas o una combinación de ambas. Los patos por ejemplo, volando a

toda velocidad tendrán mucha menos habilidad de reducir la velocidad y desarrollar maniobras para esquivar un obstáculo comparados con aves pequeñas. Sin embargo, los resultados de éste estudio revelan una relación más complicada entre la morfología alar y el riesgo de colisión: existe una mayor probabilidad de que aves con mayores cargas alares vuelen a altura de riesgo, pero menos probable que colisionen. Esta aparente contradicción puede ser explicada por el hecho de que especies propensas a colisionar tienen también a ser de tamaño menor. Una combinación de tamaño menor y baja carga alar es a menudo asociado con forrajeo aéreo, una estrategia que requiere vuelo lento y gran agilidad en el aire (Norberg 1994; Tennekes 1996; Janss 2000). Un ave con esos hábitos de forrajeo puede ser más susceptible a la colisión no por sus habilidades limitadas de vuelo, sino porque su morfología está relacionada con estrategias de alimentación aérea. De esta manera, se incrementan el tiempo en el cual el ave se encuentra en vuelo y más importante aún, la probabilidad de estar cerca de las aspas. Horn et al. (2008) observó que varias especies de murciélagos en el este de Estados Unidos forrajearon activamente cerca de los aerogeneradores. De manera similar, algunas de las especies de aves (algunos insectívoros) fueron observadas no solo pasando cerca de las turbinas, sino alimentándose activamente en las inmediaciones de las aspas giratorias. La probabilidad de colisión es también asociada con la abundancia relativa, como fue mostrado por los resultados contrastantes de los modelos nulos bajo los esquemas de muestreo equiprobable o ponderado. Entonces, una combinación compleja de rasgos morfológicos, conductuales y ecológicos parece determinar la tasa a la cual diferentes especies de aves tienen contacto directo con los aerogeneradores.

Diferencias morfológicas entre los conjuntos de especies se encuentran reflejadas en el patrón filogenético detectado al hacer las comparaciones contra el azar. El análisis de señal filogenética detectó que algunos rasgos morfológicos, particularmente la carga alar, tienden a ser

conservados en varios clados, un patrón consistente con la hipótesis de conservadurismo de nicho (Wiens et al. 2010). Como la carga alar está asociada con la probabilidad de volar en la zona de riesgo y con el riesgo de colisionar, es razonable esperar un efecto en el grado de agrupamiento de especies en un arreglo filogenético. La filogenia del conjunto de especies con mayor probabilidad de colisión, mostraron algún grado de agrupamiento general (medido a través de la distancia filogenética entre pares), pero el conjunto de aves propensas a colisión es de hecho más disperso que lo esperado por azar (mayor distancia filogenética) medido a través de DPP y DPVC.

Si realmente los parques eólicos tienen efectos notables en la disminución de los niveles poblacionales de las especies que colisionan, entonces los patrones morfológicos y filogenéticos encontrados en éste estudio, apuntan a tener impactos importantes sobre la estructura de comunidades aviarias en el área. La sobre-dispersión en la filogenia que aquí se documenta, implica que las especies afectadas son representantes de varios clados, todas esas especies comparten rasgos morfológicos asociados con el incremento riesgo de colisión. Este resultado contrasta con el peor escenario (agrupación filogenética), en el cual todas las especies afectadas pertenezcan a un solo o pocos clados. En este escenario, el impacto de los aerogeneradores pondría en riesgo líneas filogenéticas enteras, acelerando el proceso de pérdida de diversidad (Willis et al. 2008; Mouquet et al. 2012). Sin embargo, el patrón encontrado plantea un desafío de conservación igualmente serio y complicado, porque la sobre-dispersión de las especies afectadas implica que una estrategia efectiva para mitigar los efectos negativos de los parques eólicos no puede ser enfocada sobre un particular grupo taxonómico. En su lugar, la estrategia debe procurar reducir el riesgo para un conjunto filogenéticamente diverso y el entendimiento de la manera en que ciertos rasgos morfológicos determinan la probabilidad de colisión.

Una perspectiva adicional surge al examinar la estructura del conjunto de especies sobrevivientes, que son las especies en las que la colisión no fue documentada. Este subconjunto sería el ensamblaje resultante de especies en el caso hipotético de una reducción drástica en los niveles poblacionales de las aves que son realmente muertas por las aspas. En este escenario, la comunidad de aves mostraría un incremento en la distancia promedio dentro del espacio morfológico, lo cual podría sugerir un incremento en la diversidad morfológica (Walker 1999; Heemsberge 2004). Sin embargo en el contexto de este estudio, el aumento en la distancia promedio es un reflejo de la aparición de huecos en distintas partes del morfoespacio ecológico, producido por la pérdida de especies que no están en los extremos de los rasgos morfológicos. Huecos similares en morfoespacios ecológicos han sido asociados por ejemplo, con un incremento en la probabilidad del establecimiento de plantas invasoras (Mwangi et al. 2007; Proches et al. 2008). Sin embargo, la sobre-dispersión y alta diversidad taxonómica ha sido también asociada con un incremento de la resistencia a la invasión de especies no-nativas (Gerhold et al. 2011). Queda pendiente para estudiar si esos principios mencionados antes pueden ser aplicados al caso de las aves afectadas por los aerogeneradores. No obstante este estudio adelanta un primer paso, señalando patrones filogenéticos no-aleatorios y el impacto morfológico sobre los ensamblajes que deben ser tomados en cuenta para acciones futuras de conservación.

VI. CONCLUSIONES

El impacto que presentan los aerogeneradores no está aleatoriamente distribuido entre los grupos de aves en el sitio de estudio.

Diferentes conjuntos de rasgos están vinculados con volar a la altura de las aspas y con ser realmente golpeados por ellas.

Los parques eólicos tienen impactos negativos sobre distintas líneas filogenéticas de aves.

La mortalidad por colisión puede alterar la estructura filogenética de las comunidades aviares.

Se proponen estrategias de conservación para reducir el impacto en las comunidades de los parques eólicos considerando información morfológica y filogenética.

VII. LITERATURA CITADA

- Alif, L.A., Khan, H.A., Shobrak, M. & Williams, J. (2011). Cytochrome c oxidase subunit I barcoding of the green bee-eater (*Merops orientalis*). *Genet. Mol. Res.* 10, 3992-3998.
- Baerwald, E.F. & Barclay, R.M.R. (2011). Patterns of activity and fatality of migratory bats at a wind energy facility in Alberta, Canada. *J. Wildlife Manage.* 75, 1103-1114.
- Baerwald, E.F., D'Amours, G.H., Klug, B.J. & Barclay, R.M.R. (2008). Barotrauma is a significant cause of bat fatalities at wind turbines. *Curr. Biol.* 18, R695-R696.
- Barrios, L. & Rodríguez, A. (2004). Behavioural and environmental correlates of soaring-bird mortality at on-shore wind turbines. *J. Appl. Ecol.* 41, 72-81.
- Bihn, J.H., Gebauer, G. & Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91, 782-792.
- Binford, L.C. (1989). A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca. *Ornithol. Monogr.* 43, 1-418.
- Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57, 717-745.
- Brightsmith, D. J. (2005). Competition, predation, and nest niche shifts among tropical cavity nesters: phylogeny and natural history evolution of parrots (Psittaciformes) and trogons (Trogoniformes). *J. Avian Biol.* 36, 64-73.

Carrete, M., Sánchez-Zapata, J., Benítez, J.R., Lobón, M., Montoya, F. & Donázar, J.A. (2012). Mortality at wind-farms is positively related to large-scale distribution and aggregation in griffon vultures. *Biol. Conserv.* 145, 102-108.

Cadotte, M.W., Dinnage, R. & Tilman, D. (2012). Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology* 98, S223-S233.

de Lucas, M., Janss, G.F.E., Whitfield, D.P. & Ferrer, M. (2008). Collision fatality of raptors in wind farms does not depend on raptor abundance. *J. Appl. Ecol.* 45, 1695-1703.

Drewitt, A.L. & Langston, R.H.W. (2006). Assessing the impacts of wind farms on birds. *Ibis* 148, 29-42.

Dussert, C., Rasigni, M., Palmari, J., Rasigni, G., Llebaria, A. & Marty, F. (1987). Minimal spanning tree analysis of biological structures. *J. Theor. Biol.* 125, 317-323.

Evered, D.S. (1990). Measures of wing area and wing span from wing formula data. *Auk* 107, 784-787.

Faith, D.P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 61, 1-10.

Fargione, J., Kiesecker, J., Slaats, M.J. & Olimb, S. (2012). Wind and wildlife in the Northern Great Plains: Identifying low-impact areas for wind development. *PLoS ONE* 7:e41468.

Fonseca, C.R. & Ganade, G. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *J. Ecol.* 89, 118-125.

García-Romero, A., Oropeza-Orozco, O. & Galicia-Sarmiento, L. (2005). Land-use systems and resilience of tropical rain forests in the Tehuantepec Isthmus, México. *Environ. Manage.* 34, 768-785.

Gerhold, P., Pärtel, M., Tackenberg, O., Hennekens, S.M., Bartish, I., Schaminée, J.H.J., Fergus, A.J.F., Ozinaga, W.A. & Prinzing, A. (2011). Phylogenetically poor plant communities receive more alien species, which more easily coexist with natives. *Am. Nat.* 177, 668-680.

Guindon, S. & Gascuel, O. (2003). A simple, fast and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst. Biol.* 52, 696-704.

Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996). *Null Models in Ecology*, Washington: Smithsonian Institution.

Gotelli, N.J. & Ulrich, W. (2012). Statistical challenges in null model analysis. *Oikos* 121, 171-180.

Griffiths, C.S., Barrowclough, G.F., Groth, J.G. & Mertz, L. (2004). Phylogeny of the Falconidae (Aves): a comparison of the efficacy of morphological, mitochondrial, and nuclear data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32, 101-109.

Gross, R., Leach, M. & Bauen, A. (2003). Progress in renewable energy. *Environ. Int.* 29, 105-122.

Hebert, P.D.N., Ratnasingham, S. & de Waard, J. R. (2003). Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270, S96-S99.

- Heemsbergen, D.A., Berg, M.P., Loreau, M., van Hal, J.R., Faber, J.H. & Verhoef, H.A. (2004). Processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* 306, 1019-1020.
- Huidobro, L., Morrone, J.J., Villalobos, J.L. & Álvarez, F. (2006). Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. *J. Biogeogr.* 33, 731-741.
- Holbrook, K.M. & Loiselle, B.A. (2009). Dispersal in a Neotropical tree, *Viola flexuosa* (Myristicaceae): Does hunting of large vertebrates limit seed removal? *Ecology* 90, 1449-1455.
- Horn, J.W., Arnett, E.B. & Kunz, T.H. (2008). Behavioral responses of bats to operating wind turbines. *J. Wildlife Manage.* 72, 123-132.
- Howell, S.N.G. & Webb, S. (1995). *A Guide To The Birds Of Mexico and Northern Central America*. New York: Oxford University Press Inc.
- Hüppop, O., Dierschke, J., Exo, K.-M., Fredrich, E. & Hill, R. (2006). Bird migration studies and potential collision risk with offshore wind turbines. *Ibis* 148, 90-109.
- Janss, G.F.E. (2000). Avian mortality from power lines: a morphologic approach of a species-specific mortality. *Biol. Conserv.* 95, 353-359.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26, 1463-1464.
- Kuvlesky, W.P.Jr., Brennan, L.A., Morrison, M.L., Boydston, K., Ballard, B.M. & Bryant, F.C. (2007). Wind energy development and wildlife conservation: challenges and opportunities. *J. Wildlife Manage.* 71, 2487-2498.

Martin, G.R. (2011). Understanding bird collisions with man-made objects: a sensory ecology approach. *Ibis* 153, 239-254.

Martínez-Abraín, A., Crespo, J., Berdugo, M., Gutiérrez, L., Lafuente, A., Mañas, A. & de Miguel, J.M. (2012). Causes of human impact to protected vertebrate wildlife parallel long-term socio-economical changes in Spain. *Anim. Conserv.* doi:10.1111/j.1469-1795.2012.00599.x

Minderman, J., Pendlebury, C.J., Pearce-Higgins, J.W. & Park, K.J. (2012). Experimental evidence for the effect of small wind turbine proximity and operation on bird and bat activity. *PLoS ONE* 7:e41177.

Morgado, E., Günther, B. & Gonzalez, U. (1987). On the allometry of wings. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 60, 71-79.

Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C.N., Munoz, F., Bersier, L.F., Chave, J., Coutron, P., Dalecky, A., Fontaine, C., Gravel, D., Hardy, O.J., Jabot, F., Lavergne, S., Leibold, M., Mouillot, D., Münkemüller, T., Pavoine, S., Prinzing, A., Rodrigues, A.S., Rohr, R.P., Thébault, E. & Thuiller, W. (2012). Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Bio. Rev.* doi: 10.1111/j.1469-185X.2012.00224.x

Mwangi, P.N., Schmitz, M., Scherber, C., Roscher, C., Schumacher, J., Scherer-Lorenzen, M., Weisser, W.W. & Schmid, B. (2007). *J. Ecol.* 95, 65-78.

Norberg, U. (1994). Wing design, flight performance, and habitat use in bats. In *Ecological Morphology*: 205-239. Wainwright, P.C. & Reilly, S.M. (Eds.). Chicago: The University of Chicago Press.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2011). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-8. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 14, 483-488.

Peres, C.A. (2000). Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conserv. Biol.* 14, 240-253.

Proches, S., Wilson, J.R.U., Richardson, D.M. & Rejmánek, M. (2008). Searching for phylogenetic pattern in biological invasions. *Global Ecol. Biogeogr.* 15, 5-10.

R Development Core Team. (2010). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>

Ricklefs, R. E. (2012). Species richness and morphological diversity of passerine birds. *P. Natl. Acad. Sci. Usa.* 109, 14482-14486.

Ricklefs, R.E. & Miles, D.B. (1994). Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. *Ecological Morphology*: 13-41. Wainwright, P.C. & Reilly, S.M. (Eds.). Chicago: The University of Chicago Press.

Ricklefs, R.E. & Travis, J. (1980). A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk* 97: 321-338

Santos, B.A., Arroyo-Rodríguez, V., Moreno, C.E. & Tabarelli, M. (2010). Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *PLoS ONE* 5:e12625.

Santos, H., Rodrigues, L., Jones, G. & Rebelo, H. (2013). Using species distribution modelling to predict bat fatality risk at wind farms. *Biol. Conserv.* 157, 178-186.

Sibley, D.A. (2000). *National Audubon Society the Sibley guide to birds*. New York: Alfred A. Knopf, Inc.

Tennekes, H. (1996). *The simple science of flight: from insects to jumbo jets*. Massachusetts: The MIT Press.

Villegas-Patracá, R., Macías-Sánchez, S., MacGregor-Fors, I. & Muñoz-Robles, C. (2012). Scavenger removal: Bird and bat carcass persistence in a tropical wind farm. *Acta Oecol.* 43, 121-125.

Walker, B., Kinzig, A. & Langridge, J. (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2, 95-113.

Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 475-505.

Weiser, M.D. & Kaspari, M. (2006). Ecological morphospace of New World ants. *Ecol. Entomol.* 31, 131-142.

Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Davies, T.J., Grytnes, J.A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M. &

Stephens, P.R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol. Lett.* 13,1310-1324.

Willis, C.G., Ruhfel, B., Primack, R.B., Miller-Rushing, A.J. & Davis, C.C. (2008). Phylogenetic patterns of species loss in Thoreau's woods are driven by climate change. *P. Natl. Acad. Sci. Usa.* 105, 17029-17033.