



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Análisis de la estructura filogenética en comunidades de la familia  
Parulidae en México**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G A**

**P R E S E N T A:**

**ALMA IVETTE VILLANUEVA RODRÍGUEZ**



**DIRECTOR DE TESIS:**

**DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ**

**Cd. Universitaria D.F. 2014**



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

Villanueva  
Rodríguez  
Alma Ivette  
Universidad Nacional Autónoma de  
México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
304184804

### 2. Datos del tutor

Dr.  
Arturo Carlos II  
Becerra  
Bracho

### 3. Datos del Sinodal 1

Dr.  
Erick Alejandro  
García  
Trejo

### 4. Datos del Sinodal 2

Dr.  
Luis Antonio  
Sánchez  
González

### 5. Datos del Sinodal 3

M. en C.  
Rosa Daniela  
Tovilla  
Sierra

### 6. Datos del Sinodal 4

M. en C.  
Marcos Rubén  
Ortega  
Álvarez

### 7. Datos del trabajo escrito.

Análisis de la estructura filogenética en comunidades de la familia Parulidae en  
México  
63  
2014



*Cardellina rubra* (Biól. Marise Trejo-Elizalde)

## INDICE

- 1. Introducción**
  - 1.1 Análisis de la estructura filogenética
  - 1.2 Comunidad
  - 1.3 NRI índice de relación neta (*net relatedness index*) y NTI índice de taxón más cercano (*nearest taxón index*)
- 2. Antecedentes**
  - 2.1 Biodiversidad de México
  - 2.2 Familia Parulidae
    - 2.2.1 Generalidades
    - 2.2.2 Migración
  - 2.3 Relaciones filogenéticas
  - 2.4 Conservadurismo de nicho
  - 2.5 ¿Influye la migración en el ensamblaje de comunidades?
  - 2.6 Diversidad Filogenética (DF) y Diversidad Filogenética Beta (DFB)
- 3. Objetivos**
  - 3.1 Objetivo general
  - 3.2 Objetivos particulares
  - 3.3 Hipótesis
- 4. Métodos**
  - 4.1 Generación de mapa
  - 4.2 Área de estudio
  - 4.3 Matrices de datos
  - 4.4 Relaciones filogenéticas de Parulidae
  - 4.5 Obtención de modelos nulos
  - 4.6 Análisis Bayesiano
  - 4.7 Estructuración filogenética de comunidades
  - 4.8 Programa R
- 5. Resultados**
  - 5.1 Hipótesis filogenética
  - 5.2 Estructura filogenética de ensamblajes
    - 5.2.1 Comunidad total
    - 5.2.2 Comunidad de especies migratorias
    - 5.2.3 Comunidad de especies residentes
- 6. Discusión**
- 7. Conclusión**
- 8. Literatura citada**
- 9. Anexo**

# I. INTRODUCCIÓN

---

## 1.1 Análisis de la estructura filogenética

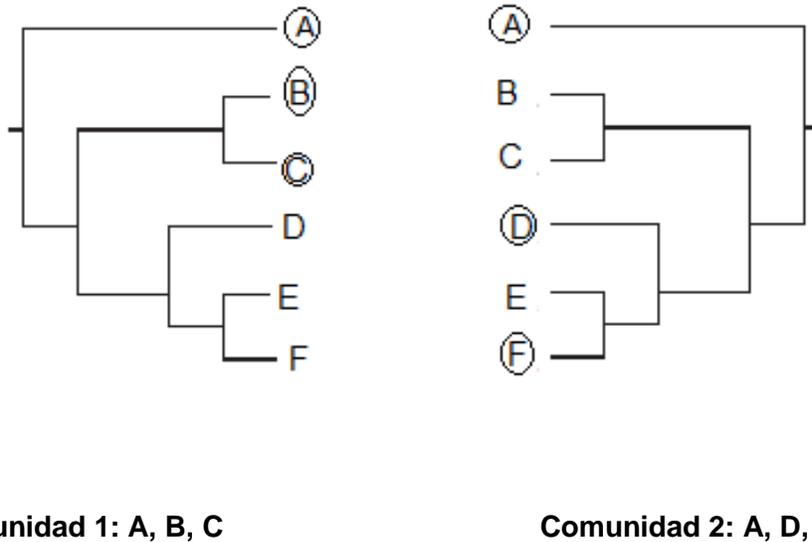
Un objetivo fundamental de la ecología es conocer cómo están estructuradas las comunidades (Weiher y Keddy, 1995). En 2002, Webb desarrolló el campo de la estructuración filogenética, el cual utiliza un marco filogenético para evaluar cómo diferentes procesos ecológicos (competencia, dispersión, filtrado por hábitat) interactúan con procesos evolutivos (especiación, extinción) para influir en la distribución de las especies y la composición de una comunidad.

Para realizar un estudio de estructuración filogenética de comunidades es necesario integrar la información sobre relaciones filogenéticas con la coexistencia de especies en un sitio dado, ya que los análisis filogenéticos de las comunidades han relevado patrones de estructuración de ensamblajes a través de gradientes bióticos y abióticos (Lanier et al., 2013) y esta es una razón por la que la información filogenética es cada vez más utilizada para estudiar tendencias y procesos de ensamblajes de comunidades (Webb, 2002).

Para la estructuración de comunidades hay dos procesos que ayudan a determinar si las comunidades se encuentran constituidas por especies que están estrechamente relacionadas o por especies que se encuentran en una zona por causa del azar (Webb, 2002; Helmus et al., 2007). Estos procesos son: i) el filtrado por hábitat, es probablemente el proceso para la estructura de comunidades predominante en una escala regional, donde la alta heterogeneidad del hábitat permite la coexistencia de especies con requerimientos ambientales similares (Cavender-Bares et al., 2009).

Por otro lado, a escalas espaciales más pequeñas, donde hay homogeneidad de hábitat puede presentarse ii) la competencia, se produce cuando los organismos de la misma o diferente especie utilizan un recurso en

común que puede ser limitado, lo que ocasiona que una especie excluya a la otra (Emerson y Gillespie, 2008) y limita la convivencia (Gómez et al., 2010; Fig. 1).



**Figura 1.** Estructura filogenética de comunidades. Dos ejemplos de un árbol filogenético en donde las especies dentro de los círculos en la comunidad 1 muestran patrones de agrupamiento filogenético, mientras que en la comunidad 2 se presenta sobredispersión filogenética.

Estos dos procesos conducen a predicciones opuestas. La primera surge del filtrado por hábitat, que ocurre cuando se presenta un patrón de agrupamiento filogenético, en el cual se considera que las especies que coexisten a escala local están más estrechamente relacionadas de forma filogenética entre sí que lo esperado por el azar. De forma contraria, de la competencia surge la sobredispersión filogenética, que se entiende como las especies que coexisten en una escala local son filogenéticamente más distantes que lo esperado por el azar, es decir, las especies se encuentran en diferentes clados (Emerson y Gillespie, 2008).

## 1.2 Comunidad

En este trabajo, una comunidad es definida como un grupo de poblaciones de la misma especie que coexisten en espacio y tiempo e interactúan con otras, directa o indirectamente (Emerson y Gillespie, 2008). Las poblaciones de las diferentes especies en una comunidad que están interactuando forman un sistema con propiedades emergentes (p. ej. estructura espacial, riqueza de especies, diversidad, entre otras, Begon et al., 2006).

Begon et al. (2006) sugirieron que el análisis de la estructura de una comunidad es un término general usado para describir una amplia gama de fenómenos resultantes de la formación de las comunidades. La estructura de una comunidad se utiliza comúnmente para referirse al acomodo de las especies en un sitio dado y las especies pueden coexistir unas con otras.

La interacción de las especies con una historia filogenética común juega un papel en la determinación de la estructura de las comunidades (Anderson et al., 2004). Desde Darwin en *El Origen de las Especies* (1859), se ha sugerido que las especies de un mismo género tienen cierta similitud en sus hábitos por lo que la competencia será más severa que entre especies de géneros distintos. En este sentido, se sabe que las especies interactúan en comunidades y que su comportamiento se basa en diferencias y similitudes fenotípicas, lo cual tiene una base evolutiva (Webb, 2002).

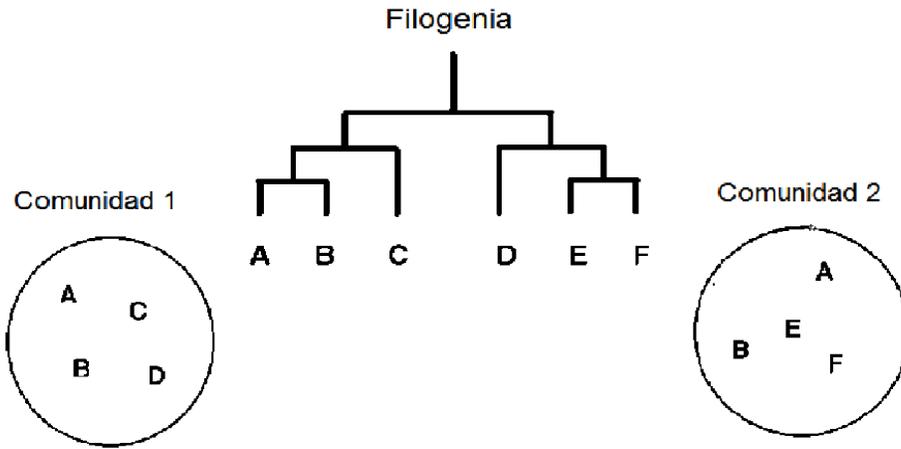
Diamond et al. (1975) sugirieron que el ensamblaje de las comunidades de aves se puede explicar por la competencia entre especies por los recursos, estrategias de sobreexplotación y diferencias entre las especies en las tasas de dispersión. Entonces, se ha sugerido que las comunidades se encuentran organizadas en ensamblajes, los cuales además pueden mostrar variaciones asociadas a cambios en la estacionalidad, particularmente en comunidades que se enriquecen con especies migratorias. En el caso específico de la familia Parulidae

en México para este trabajo, esto se abordó a partir de tres enfoques i) especies residentes, ii) especies migratorias y iii) especies residentes más migratorias.

### **1.3 NRI índice de relación neta (*net relatedness index*) y NTI Índice del taxón más cercano (*nearest taxon index*)**

La forma de analizar la estructura filogenética de comunidades es con base en dos índices, NRI y NTI, a partir de los cuales se puede evaluar la estructura de la comunidad filogenética y cuantificar los ensamblajes de especies residentes, migratorias y total (residentes más migratorias, Webb, 2002).

El índice de NRI describe el patrón de dispersión de una comunidad con respecto a las expectativas de ensamblajes aleatorios a lo largo de todo el árbol, mientras que NTI refleja la estructura filogenética más cercana a las puntas terminales, además que separa cada especie en la comunidad de su pariente más cercano (Fig. 2). Estos parámetros permiten determinar el tipo de estructuración que ha influenciado el ensamblaje de las comunidades y con ello determinar si las comunidades se encuentran más o menos relacionadas que lo esperado al azar (Webb, 2002; Webb, Ackerly y Kembel, 2008).



Distancia entre nodos

	A	B	C	D
A		1	2	4
B			2	4
C				3

	A	B	E	F
A		1	5	5
B			5	5
E				1

Distancia entre nodos por pares

$$(1+2+4+2+4+3)/6 = 2.66$$

Índice de relación neta

$$1-(2.66/3.66) = 0.273$$

Distancia media del nodo más cercano

$$(1+1+2+3)/4 = 1.75$$

Índice del taxón más cercano

$$1-(1.75/2.0) = 0.125$$

Distancia entre nodos por pares

$$(1+5+5+5+5+1)/6 = 3.66$$

Índice de relación neta

$$1-(3.66/3.66) = 0.0$$

Distancia media del nodo más cercano

$$(1+1+1+1) = 1.0$$

Índice del taxón más cercano

$$1-(1.0/2.0) = 0.5$$

**Figura 5.** Ejemplo de cómo medir el índice de relación neta y el índice del taxón más cercano en una filogenia para dos comunidades hipotéticas (A, B, C, D y A, B, E, F, Webb, 2000).

## II. ANTECEDENTES

---

### 2.1 Biodiversidad en México

La biodiversidad es el número, la variedad y la variabilidad de los organismos vivos (Groombridge, 1992). México es considerado por algunos autores como el segundo país con un gran número de ecosistemas y el tercero en riqueza de especies, albergando a más del 12% de la biota total del mundo (Toledo y Ordóñez, 1998; Koleff y Moreno et al., 2005).

Se estima que hay alrededor de 10,000 especies de aves descritas a nivel mundial (Alonso et al., 2001). En esta escala, la avifauna de México ocupa la decimosegunda posición en riqueza con aproximadamente 1,282 especies, cifra que representa poco más del 10% del total mundial (Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004) y de las cuales el 10% son consideradas endémicas (Howell y Webb, 1995; AOU, 1998). Esta diversidad puede deberse a la gran variedad de climas y ecosistemas que hay en nuestro país, producto de su compleja orografía y la confluencia de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical (Escalante et al., 1993).

### 2.2 Familia Parulidae

#### 2.2.1 Generalidades

El orden Passeriformes comprende el grupo de aves actuales más diverso, es muy variado en su estructura, comportamiento, ecología, cantos y plumajes (Raikow y Bledsoe, 2000). Dentro de este orden está incluida la familia Parulidae, a menudo referida en conjunto con otros grupos similares como oscines de nueve primarias del Nuevo Mundo (Lovette y Bermingham, 2002). La familia es exclusiva de América, se distribuyen desde el Ártico hasta el norte de Argentina (Fig. 1).

Los parúlidos se caracterizan por incluir aves pequeñas, que varían en longitud desde 11cm hasta los 19 cm y un peso de 5g hasta aproximadamente 17g. La mayoría tiene pico corto y delgado, tienen cola corta a medio larga y a menudo graduada, el plumaje de muchas especies es brillante y colorido (Curson, 2010, Fig. 3). Son principalmente insectívoros, se encuentran en una amplia diversidad de hábitats, desde bosques y selvas hasta praderas, mezquitales, chaparrales y carrizales (Lovette et al., 2010).



*Mniotilta varia*



*Cardellina rubra*



*Cardellina pusilla*

**Figura 3.** Fotografías de especies pertenecientes a la familia Parulidae.

Esta familia ha sido ampliamente empleada como modelo en estudios ecológicos y de comportamiento (MacArthur, 1958; Klein et al., 2004). Actualmente se reconocen alrededor de 116 especies (Curson, 2010) que se agrupan en 22 géneros: *Vermivora*, *Oreothlypis*, *Setophaga*, *Mniotilta*, *Protonotaria*, *Helmitheros*, *Limnothlypis*, *Seiurus*, *Parkesia*, *Oporornis*, *Geothlypis*, *Cardellina*, *Myioborus*, *Basileuterus*, *Icteria*, *Leucopez*, *Catharopeza*, *Myiothlypis*, *Zeledonia*, *Xenoligea*, *Microligea* y *Teretristis* (AOU, 2013).

De todas las especies de parúlidos, en México se distribuyen 55 especies entre residentes y migratorios. Hay regiones donde se conoce hay una alta diversidad de parúlidos como en el Golfo de México, Costa del Pacífico, Oaxaca, Soconusco, Eje Volcánico Transversal (Fig. 4) Esto hace de esta familia un modelo importante para estudios de estructuración filogenética de comunidades, ya que en México se tienen muchas especies de un solo grupo y es interesante

saber cuáles son los procesos que permitieron que dichas especies se encuentren en un mismo sitio desde el punto de vista de la estructuración filogenética.



**Figura 4.** Distribución global y riqueza de especies de la familia Parulidae.

### **2.2.2 Migración**

La migración es un fenómeno que resulta de la ocupación diferencial de ambientes estacionalmente productivos. Debido a sus movimientos estacionales, los patrones en la distribución de las aves migratorias son evidentes en una escala continental y mundial (Chesser et al., 1998). Rappole et al. (1983) definen a la migración Neártico-Neotropical como el movimiento que realizan las especies cuyas poblaciones o la mayoría de éstas se reproducen en el norte del Trópico de Cáncer y viajan al sur de éste a pasar el invierno.

Por otra parte, la migración austral ha sido referida como "Migración Neotropical austral" (Cueto et al., 2008) y describe el movimiento anual de las aves desde sus áreas de reproducción en zonas templadas de América del Sur (Faaborg et al., 2010) hacia latitudes tropicales (Jahn et al., 2004). Se estima que existen entre 220 y 240 especies de aves migrantes australes (Chesser, 1994; Stotz et al., 1996). Las familias que cuentan con un mayor número de especies que presentan este tipo de movimientos son Parulidae (50 especies), Tyrannidae (31 especies) y Scolopacidae (27 especies), entre otras (Chesser et al., 1994).

La mayoría de las especies de la familia Parulidae que se distribuyen en el norte del continente son migratorias, mientras que las especies tropicales e insulares son residentes o realizan migraciones altitudinales o latitudinales de distancias muy cortas (Lovette et al., 2010) y una proporción menor (15%) presentan especies que llevan a cabo migración austral (Faaborg et al., 2010).

### **2.3 Relaciones filogenéticas**

La reconstrucción de las relaciones filogenéticas en los linajes que se diversifican de manera rápida, representan retos en el campo de la sistemática (Lovette y Bermingham, 2002). Diferentes investigadores se han dado a la tarea de resolver casos complejos, como el de las aves oscines de nueve primarias del Nuevo Mundo (Tordoff, 1954). Las especies en este grupo son consideradas como un

conjunto de familias morfológica y ecológicamente muy diversas, ya que incluyen aproximadamente el 8% de especies de aves del mundo, el 15% de todas las especies de passeriformes y el 17% de especies de aves del Nuevo Mundo (Barker et al., 2013).

Poder definir las relaciones filogenéticas entre las familias de esta radiación (Emberizidae, Fringillidae, Icteridae, Parulidae, Thraupidae, Cardinalidae) ha sido difícil, ya que son muy diversos, además hay una carencia de caracteres morfológicos informativos filogenéticamente (Lovette y Bermingham, 2002).

Sin embargo, se han realizado estudios que han ayudado a esclarecer estas relaciones, uno de los estudios realizados fue el de Klicka et al. (2000), su objetivo fue probar las hipótesis de monofilia dentro del conjunto de familias de oscines de nueve primarias utilizando secuencias de DNA mitocondrial (DNAm<sub>t</sub>), para 40 taxones a partir de 1,929 pares de bases (pb). Este análisis filogenético sugiere que las familias que integran este ensamblaje son monofiléticas.

Más recientemente Barker et al. (2013) analizaron cambios en la tasa de diversificación del ensamblaje de oscines de nueve primarias para explicar parte de la disparidad en la diversidad entre los linajes de vertebrados. Sus análisis filogenéticos incluyeron al menos un representante de cada género tradicionalmente incluido en alguna de las 5 familias de oscines de nueve primarias del Nuevo Mundo (204 taxones en total). Los resultados de estos datos proporcionaron por primera vez una filogenia resuelta y un marco temporal para la interpretación de los patrones de diversificación del grupo.

En el caso particular de Parulidae, que es un clado que forma parte de los oscines, el entendimiento de las relaciones filogenéticas es variable, porque sólo algunos grupos han sido muestreados intensamente con marcadores genéticos informativos (Lovette et al., 2010). Algunos de los taxones tradicionalmente colocados aquí pueden estar más estrechamente relacionados con otras familias,

por ejemplo *Peucedramus taeniatus* de América del Norte, es ahora colocado en su propia familia: Peucedramidae, con base en datos morfológicos y moleculares confirmando sugerencias de estudios previos (Sibley y Ahlquist, 1990).

Otros estudios previos que han abordado las relaciones filogenéticas de la familia Parulidae, por ejemplo la filogenia basada en hibridación DNA-DNA de Sibley y Ahlquist. (1990) sólo se incluyeron ocho especies de seis géneros y donde se formó un grupo discreto, aunque con una resolución interna baja, lo que sugiere que ésta familia es monofilética. Otro estudio es el de Lovette y Bermingham et al. (2002), quienes incluyeron 30 especies en 19 géneros de la familia Parulidae y con base en reconstrucciones basadas en un muestreo completo de DNAmT y un locus nuclear, reafirmaron la monofilia de Parulidae. Klein et al. (2004) reconstruyeron la relación entre más especies de parúlidos (47), aunque en menos géneros (16), usando secuencias de DNAmT y encontraron que la familia es monofilética, aunque algunos géneros no lo son.

Lovette y Hochachka (2006) generaron una hipótesis filogenética basada en DNAmT como parte de un estudio de las interacciones ecológicas de 43 especies de parúlidos en América del Norte en 12 géneros. Su conclusión principal es el apoyo a la monofilia de la familia Parulidae, además sus resultados sugieren que el ensamblaje de la comunidad de parúlidos se ve limitada por la similitud ecológica entre especies estrechamente relacionadas.

Considerando conjuntamente estos estudios basados en secuencias de DNA, se puede aclarar la relación de algunos linajes de parúlidos y se ha sugerido que algunos géneros tradicionalmente reconocidos podrían no representar grupos monofiléticos. Sin embargo, éstas hipótesis filogenéticas no han incluido un muestreo completo de la diversidad de especies de esta familia (Lovette et al., 2010).

La hipótesis filogenética de parúlidos más reciente fue realizada por Lovette et al. (2010; Fig. 5). Su objetivo principal fue presentar un análisis filogenético completo de la radiación de parúlidos el cual se basó en un muestreo a nivel de especies, se apoyaron en marcadores mitocondriales y nucleares (6 loci, 4602 nucleótidos). Las reconstrucciones resultantes indican que la familia es un grupo monofilético, pero que algunos géneros se reconocen como no monofiléticos.

Lo anterior sugiere que la taxonomía de la familia Parulidae debe ser revisada y reflejar los resultados en una hipótesis filogenética bien apoyada que sea aplicable en las investigaciones de biogeografía histórica, procesos de diversificación y evolutivos. Por otra parte, la gran diversidad de parúlidos en América del Norte hace que esta familia sea un modelo adecuado para explorar la relación probable entre su filogenia, el conservadurismo de nicho y divergencia ecológica (Lovette y Bermingham, 2002).



## 2.4. Conservadurismo de nicho

Este concepto es utilizado para explicar la tendencia de las especies a conservar características ecológicas ancestrales (Graham et al., 2005) y es importante comprender el papel que juega en la composición de la estructura de comunidades, ya que bajo el supuesto de que el nicho es un rasgo filogenéticamente conservado, entonces, las especies estrechamente relacionadas compartirán limitaciones fisiológicas similares y el patrón de agrupación filogenético se explica como resultado del filtrado por hábitat.

Por otra parte, a escalas locales donde se espera que las especies compitan por los mismos recursos, entonces, se debe mostrar mayor sobredispersión filogenética resultante de la competencia, la cual podrá limitar la coexistencia de especies estrechamente relacionadas. Esto puede generar un patrón opuesto de sobredispersión filogenética (Cuadro 1; Gómez et al., 2010) porque las especies cercanamente relacionadas a menudo poseen rasgos que les permiten persistir en ambientes particulares (Webb, 2002). Ambos procesos pueden operar simultáneamente en las comunidades (Cavender-Bares et al., 2006).

	Rasgos ecológicos filogenéticos	
	Conservados	Convergentes
Filtrado por hábitat (atracción fenotípica)	Agrupamiento	Sobredispersión (equitatividad)
Exclusión competitiva (repulsión fenotípica)	Sobredispersión (equitatividad)	Azar

**Cuadro 1.** Posibilidades de estructuración filogenética, dependiendo de qué proceso esté actuando (Webb, 2002).

Varios estudios han evaluado patrones de estructuración filogenética para inferir el papel de las interacciones de competencia y filtrado por hábitat en el ensamblaje de la comunidad (Gómez et al., 2010); por ejemplo, se ha mostrado agrupamiento filogenético (las especies se encuentran más estrechamente relacionadas) entre las especies de árboles en comunidades de la selva tropical de Borneo (Webb et al., 2000), así como en comunidades herbáceas en Gran Bretaña (Tofts y Silvertown, 2000).

En contraste, la sobredispersión filogenética se ha observado en especies de mamíferos y plantas que coexisten a nivel local que están menos relacionados filogenéticamente que lo esperado por el azar, lo que sugiere que las interacciones de competencia podrían tener una gran influencia a escalas locales (Bryant et al., 2008; Cardillo et al., 2008; Gómez et al., 2010). Otro ejemplo de dispersión filogenética se presenta en comunidades estrechamente definidas que incluyen un solo linaje filogenético (Losos et al., 2003), como en los robles (*Quercus sp.*) que coexisten en el centro-norte de Florida en donde se evaluó si la distancia filogenética entre especies se correlaciona con la coexistencia (Cavender-Bares et al., 2004).

En un estudio más con chipes (Passeriformes: Parulidae) en Norteamérica también se observó dispersión filogenética y, donde el conservadurismo del nicho filogenético (terrestre contra forrajeo arbóreo) limita la coexistencia de especies estrechamente relacionadas (Rabosky y Lovette, 2008).

## **2.5 ¿Influye la migración en el ensamblaje de las comunidades?**

La estructuración filogenética de comunidades depende fuertemente del número de especies. En la comunidad, las especies pueden llenar nichos de una zona ya sea por colonización de taxones preadaptados o a través de cambios evolutivos en especies que ya habitaban la zona, además de la llegada de taxones por proceso de dispersión (azar). En este escenario, la migración es importante ya que

los patrones de ensamblaje de comunidades pueden ser en gran parte estocásticos (Simberloff y Wilson, 1970). Actualmente hay herramientas que se pueden utilizar para obtener información, por ejemplo las filogenias.

Cuando se extiende un hábitat, los organismos que ya se han adaptado a este pueden colonizar el nuevo espacio con mayor facilidad que los taxones que se encuentran más alejados de dicho sitio (Emerson y Gillespie, 2008). Por ejemplo, muchos organismos que se han diversificado en los Andes de América del Sur se originaron en áreas climáticamente similares a las de América del Norte, tal es el caso de las plantas del género *Lupinus*, con 81 especies endémicas de los Andes y 100 especies en América del Norte (Hughes y Eastwood, 2006). De la misma manera, si el entorno se mantiene sin cambios, los organismos pueden persistir durante largos períodos de tiempo con poco cambio ecológico, por lo que se espera que las comunidades presenten agrupamiento filogenético y entonces opere el proceso correspondiente al filtrado por hábitat (conservadurismo de nicho, Emerson y Gillespie, 2008).

## **2.6 Diversidad filogenética (DF) y Diversidad filogenética beta (DFB)**

Con la creciente disponibilidad de filogenias, ha habido un rápido aumento en el desarrollo y la aplicación de métodos para cuantificar la diversidad filogenética y diversidad filogenética beta de distintas comunidades ecológicas. Estas dos medidas permiten detectar mejor los procesos de estructuración de comunidades (Graham, 2008). La diversidad filogenética (DF) es definida por Faith (1992) como la suma de todas las longitudes de rama que separan los taxones en una comunidad, además mide la distancia entre las comunidades, la cual puede ser medida mediante softwares.

Por su parte la diversidad filogenética beta (DFB) mide la distancia filogenética entre las comunidades. Permite conectar procesos locales, como las interacciones bióticas y filtrado por hábitat con más procesos regionales, entre

ellos rasgos de evolución y especiación (Graham et al., 2008) y es central para tener el conocimiento del recambio que presentan las especies a nivel de clados y que puede reflejar procesos como la adaptación de las especies a las diferencias de clima o sustrato, o puede ser el resultado de una dispersión limitada junto con la especiación, retrasando la respuesta al cambio climático y otros efectos históricos. La diversidad filogenética beta (DFB) es tan importante como la diversidad filogenética para la conservación, debido a que el intercambio de especies influencia la diversidad (Condit et al., 2002).

La tabla 1 Muestra cómo se puede combinar las dos medidas para hacer inferencias acerca de qué proceso esta ocurre.

**Tabla 1 Variación esperada de los valores de DFB y DF (Graham 2008).**

	<b>Baja diversidad filogenética <math>\beta</math></b>	<b>Nula diversidad filogenética <math>\beta</math></b>	<b>Alta diversidad filogenética <math>\beta</math></b>
<b>Baja diversidad filogenética</b>	Especies con amplia distribución (composición de especies similares entre sitios)	Patrón al azar de las distribuciones geográficas con respecto a la composición de las especies	Alta proporción de especies en distancias pequeñas (menores de lo tiempos de divergencia promedio esperado)
<b>Nula diversidad filogenética</b>	Patrones aleatorios en la filogenia con respecto a la estructura geográfica	Patrón al azar de la distribución geográfica con respecto a la composición de las especies y las relaciones filogenéticas	Patrones aleatorios en la filogenia con respecto a la estructura geográfica
<b>Alta diversidad filogenética</b>	Probablemente imposible, dada la baja DFB	No hay un patrón espacial en la distribución de las especies	Alta proporción de especies en distancias pequeñas (superior a los tiempos de divergencia promedio esperados)

### III. OBJETIVO

---

#### 3.1 Objetivo general

Entender la importancia de los factores ecológicos e históricos en la estructuración filogenética en comunidades de parúlidos en México.

#### 3.2 Objetivos particulares

- I) Se identificó si la estructura filogenética es similar a nivel regional a partir de tres enfoques i) especies residentes, ii) especies migratorias iii) especies residentes y migratorias.
- II) Se determinó cuáles son los procesos de conformación de comunidades históricos o evolutivos en México

#### 3.3 Hipótesis

Las comunidades biológicas pueden conformarse a partir de la interacción de dos procesos distintos, p. ej. competencia entre sus miembros y por filtrado por hábitat.

**Hipótesis 1:** Si la comunidad se ha formado a través de filtrado por hábitat, entonces las especies estrechamente relacionadas presentarán conservadurismo de nicho, por lo que este proceso tenderá a causar que las especies coexistan en una misma área, a este patrón se le denominará agrupamiento filogenético.

**Hipótesis 2:** Si la interacción dominante en la comunidad es la competencia. Ésta puede limitar la coexistencia de especies estrechamente relacionadas dado que las especies comparten recursos limitados. Esto conducirá a un patrón opuesto, sobredispersión filogenética.

## IV. MÉTODOS

---

### 4.1 Generación de mapa

Con el objetivo de tener un panorama sobre la distribución general de los parúlidos de México se generó un mapa de acumulación de especies empleando mapas de distribución de cada especie obtenidos de Nature-serve (<http://www.natureserve.org/getData/index.jsp>). Para la elaboración del mapa se utilizaron los programas ArcGIS 9.3 y ArcView 3.1 (ESRI 2009) en donde se agregaron los polígonos de distribución para cada especie, convirtiéndolos de formato vector a ráster. Estos se sumaron para poder visualizar las zonas donde se concentra la mayor riqueza de especies (Fig. 1).

### 4.2 Área de estudio

Se examinó la estructuración filogenética del ensamblaje de parúlidos a una escala regional a nivel de México (Escala 1:4 000 000, [http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/rbiog4mgw.xml? httpcache=yes& xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl& indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/rbiog4mgw.xml? httpcache=yes& xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl& indent=no)). Sobre el mapa de distribución general se agregaron las 19 provincias biogeográficas (PB) propuestas por CONABIO (2001, Fig. 6 y Tabla 2).

<b>Nombre</b>	<b>Abreviatura</b>
Altiplano Norte	APN
Altiplano Sur	APS
California	CAL
Costa del Pacífico	CDP
Del Cabo	DC
Depresión del Balsas	DDB
Eje Volcánico	EVT
Golfo de México	GDM
Los Altos de Chiapas	LAC
Oaxaca	OAX
Baja California	PBC
Petén	PET
Sierra Madre Occidental	SMOC
Sierra Madre Oriental	SMOR
Sierra Madre del Sur	SMS
Soconusco	SOC
Tamaulipeca	TAM
Yucatán	YUC

**Tabla 2.** Abreviaturas de las provincias biogeográficas de México.



**Figura 6.** Provincias biogeográficas de México. Escala 1:4 000 000 (CONABIO).

### 4.3 Matrices de datos

Se obtuvo una base de datos sobre la distribución de parúlidos a partir del Sistema Nacional de Información Biótica (SNIB) de CONABIO. Partiendo de esta base, se formó una matriz de datos general de presencia y ausencia, en donde se incluyeron únicamente los parúlidos con distribución en México. La matriz general fue combinada con las provincias biogeográficas (PB) de CONABIO y utilizando el programa ArcView 3.1 (ESRI 2009) se generaron 10 puntos por PB aleatoriamente, lo cual permitió extraer las especies que se encuentran en cada una de ellas.

Una vez que se obtuvieron los puntos se realizaron entonces tres matrices de especies: I) todas las especies (combinando residentes y migratorias), II) especies migratorias y III) especies residentes para cada provincia biogeográfica. En cada una se analizó la estructuración filogenética (véase más adelante) con el fin de conocer el proceso de formación de cada uno de estos ensamblajes. Cada una de estas representa una comunidad de análisis.

#### **4.4 Relaciones filogenéticas de Parulidae**

Este trabajo está basado en la hipótesis filogenética propuesta por Lovette et al. (2010). Cabe mencionar que no todas las especies que se encuentran en México fueron secuenciadas para ésta hipótesis filogenética (p. e. *Geothlypis speciosa*, *Geothlypis beldingi*, *Geothlypis flavovelata*, *Geothlypis nelsoni*, *Dendroica chrysoparia*, Lovette et al., 2010).

Con base en esta filogenia, para este trabajo se utilizaron secuencias con citocromo b (Cytb) para cada especie de la familia Parulidae, las cuales se obtuvieron de Genbank ([http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore?Db=popset&DbFrom=nuccore&Cmd=Link&LinkName=nuccore\\_popset&IdsFromResult=](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore?Db=popset&DbFrom=nuccore&Cmd=Link&LinkName=nuccore_popset&IdsFromResult=)). Una vez que se obtuvieron las secuencias, se alinearon con la ayuda del programa MAFFT ([http://mafft.cbrc.jp/alignment/software/windows\\_without\\_cygwin.html](http://mafft.cbrc.jp/alignment/software/windows_without_cygwin.html)).

#### **4.5 Obtención de modelos nulos**

A partir del alineamiento obtenido se empleó el programa Modeltest (Posada y Crandall, 1998) para determinar el modelo de sustitución nucleotídica que presenta mayor ajuste para los datos utilizando el criterio de información de Akaike (AIC, De-Graft et al., 2010). El modelo obtenido fue GTR+I+G (General Time Reversible, incluye los siguientes parámetros: una proporción de sitios invariables + una tasa de variación entre sitios, Posada 2003).

## 4.6 Análisis Bayesiano

Con el fin de reconstruir las relaciones filogenéticas entre los parúlidos de México, se realizaron análisis de inferencia bayesiana empleando el programa MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001), bajo el modelo de sustitución calculado previamente. El grupo externo utilizado durante el análisis fue *Spindalis zena* sugerido por Lovette et al. (2010).

Se corrieron 10,000,000 de generaciones, con un muestreo cada 1,000 generaciones. El programa TRACER (Rambaut y Drummond, 2008) fue utilizado para observar la convergencia de las cadenas MCMC. Luego de esto se eliminaron 2,500 árboles (resultado del *burnin*), lo que representa el 25% del total de árboles obtenidos. Los árboles finales (7,500) fueron utilizados para generar un árbol final de consenso del 50%.

## 4.7 Estructuración filogenética de las comunidades

Una vez obtenido el árbol filogenético, así como las matrices de datos de cada una de las comunidades de parúlidos en México (residentes, migratorias y total), se ingresaron en el paquete Picante (Kembel, 2010), herramienta que utiliza la plataforma *R*. Este paquete proporciona un conjunto completo de herramientas para el análisis filogenético y la diversidad en comunidades ecológicas. Permite calcular la diversidad filogenética métrica, lleva a cabo análisis comparativos de datos fenotípicos y filogenéticos y realiza pruebas para la señal filogenética en la distribución de caracteres en la estructura de la comunidad y las interacciones entre las especies.

Por requerimiento del paquete Picante (Kembel 2010) para la formación de las comunidades a analizar sólo pueden incluirse aquellas especies que también estén en la hipótesis filogenética, de manera que la matriz de datos general y de cada provincia biogeográfica tiene que coincidir con las especies que se encuentran en ésta.

## 4.8 Programa R

Para evaluar la estructura filogenética de comunidades y cuantificar los ensamblajes de especies residentes, migratorias y total (residentes más migratorias) se tomaron dos medidas (Webb, 2002; Webb, Ackerly y Kembel 2008). El Índice de relación neta (NRI) y el índice del taxón más cercano (NTI), los cuales fueron calculados para cada comunidad de parúlidos en cada una de las provincias biogeográficas de México.

Para ambos índices, valores positivos y significativos indican que especies estrechamente relacionadas coexisten con mayor frecuencia que lo esperado por el azar (agrupación filogenética), mientras que valores negativos y significativos indican una mayor coexistencia de especies filogenéticamente alejadas (dispersión filogenética; Webb, 2002).

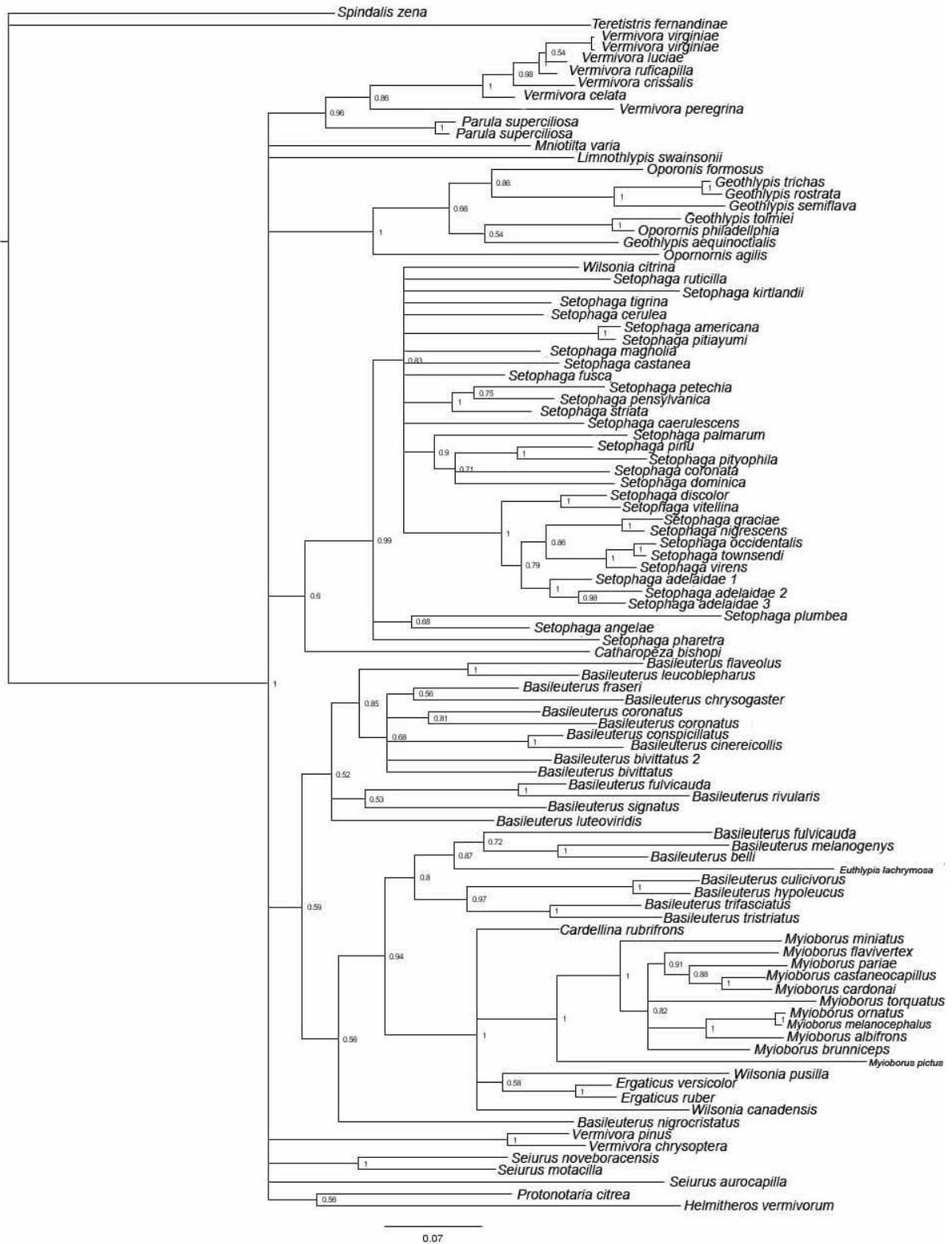
De igual forma, el paquete Picante en R contiene funciones para el cálculo de las medidas más usadas de DF y DFB, éstas medidas se pueden utilizar con cualquier método basado en la medición de distancias entre comunidades (Kembel et al., 2010) con las funciones `comdist` y `comdistnt`. Por ejemplo, en una escala espacial pequeña, la exclusión competitiva que limita la coexistencia de los parientes cercanos de una comunidad debe resultar en una medida baja de DFB junto con medidas de DF alta entre las comunidades de un tipo de hábitat similar (Graham, 2008).

## V. RESULTADOS

---

### 5.1 Hipótesis filogenética

El árbol filogenético reconstruido que se obtuvo mediante el análisis de inferencia bayesiana contiene 100 especies de parúlidos agrupados en 25 géneros (Fig. 7). Los clados observados se encuentran bien apoyados por valores altos de probabilidades posteriores ( $>0.95$ ). Las relaciones filogenéticas fueron en gran medida congruentes con los últimos estudios filogenéticos de parúlidos, en donde se demuestra que es una familia monofilética (Lovette et al., 2010).



**Figura 7.** Hipótesis filogenética entre especies de la familia Parulidae basadas en secuencias de Citocromo B estimado por análisis Bayesiano. Los números adjuntos en los nodos indican valores de probabilidades posteriores.

## 5.2 Estructura filogenética de ensamblajes

### 5.2.1 Comunidad total

En los resultados obtenidos se muestran los índices de estructuración filogenética (NRI — y NTI ◦, Fig. 8) y el patrón general (Fig. 9) para cada una de las provincias biogeográficas, se pueden analizar de la siguiente manera:

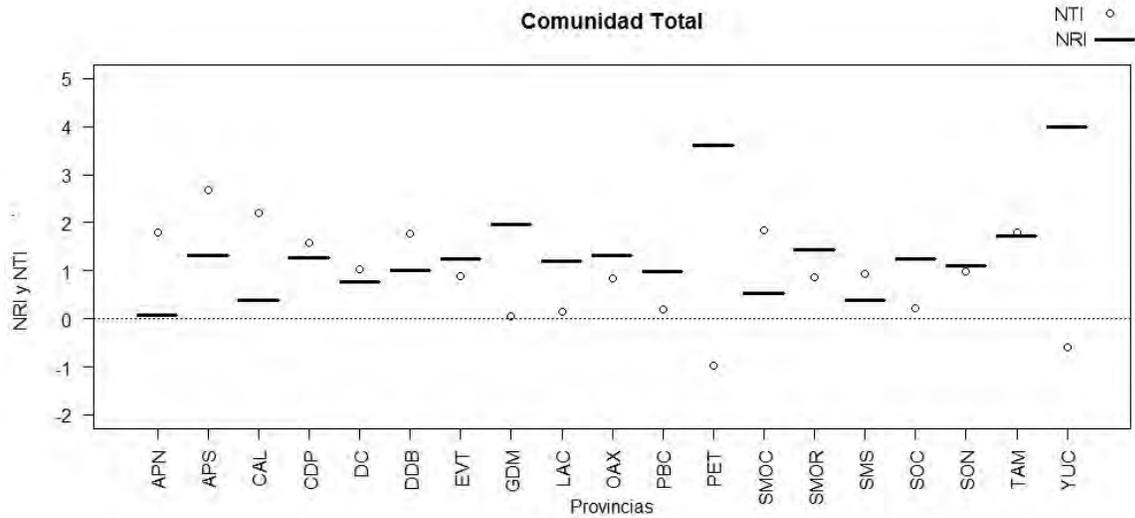
- **Altiplano Mexicano:** Altiplano Sur, Altiplano Norte y Sonorense
- **Zona árida:** Península de Baja California, California y Del Cabo
- **Zona de transición mexicana de montaña** Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental
- **Sierras meridionales:** Sierra Madre del Sur, Eje Neovolcánico, Oaxaca, Soconusco y Los Altos de Chiapas
- **Zona Subhúmeda:** Costa del Pacífico y Depresión del Balsas
- **Zona Húmeda:** Tamaulipeca, Golfo de México, Yucatán y Petén

En la zona húmeda GDM (NRI 1.97), TAM (NRI 1.72), YUC (NRI 3.99) y PET (NRI 3.61) y en la zona de transición mexicana de montaña SMOR (NRI 1.422, Fig. 9 y Tabla 3) es en donde se observan los índices más altos de NRI, lo que significa que hay agrupamiento filogenético, mientras que en la parte subhúmeda (CDP) y en la sierra meridional (SOC, OAX, LAC y EVT) hay un agrupamiento menor pero significativo. Es probablemente la provincia del Golfo de México (Fig. 10) el ejemplo más claro del patrón principal mostrado en la comunidad total de parúlidos; se puede sugerir que las especies se encuentran estrechamente relacionadas y la fuerza que podría estar actuando es el filtrado por hábitat por lo que se sugiere que las especies presentes en estas provincias presentan conservadurismo de nicho ya que las especies están relacionadas filogenéticamente de manera más cercana. Finalmente en el resto de las provincias (DC, PBC, CAL, SON, SMS, APN, APS, DDB y SMOCC) se muestran los valores más bajos, pero significativos de NRI (Tabla 3) donde se podría sugerir

que es la competencia la que hace que las especies presentes en esas provincias tiendan a ese patrón.

Observando la tendencia de NTI (Fig. 9), esta muestra valores opuestos, ya que en la zona del Golfo se presentan los valores más bajos, en donde los índices no fueron consistentes con NRI. Así, en el Petén (NTI -0.98) y Yucatán (NTI -0.59) se puede observar que las especies no se encuentran tan cercanas dentro del árbol filogenético lo que permite que las especies estén en un mismo lugar y tiempo (Anexo I y Tabla 3). Por otra parte, en la zona centro y norte se observan los valores más altos, lo cual indica se encuentran más cercanos dentro de un árbol filogenético y entonces, al estar más emparentados tienden a sugerir competencia interespecífica.

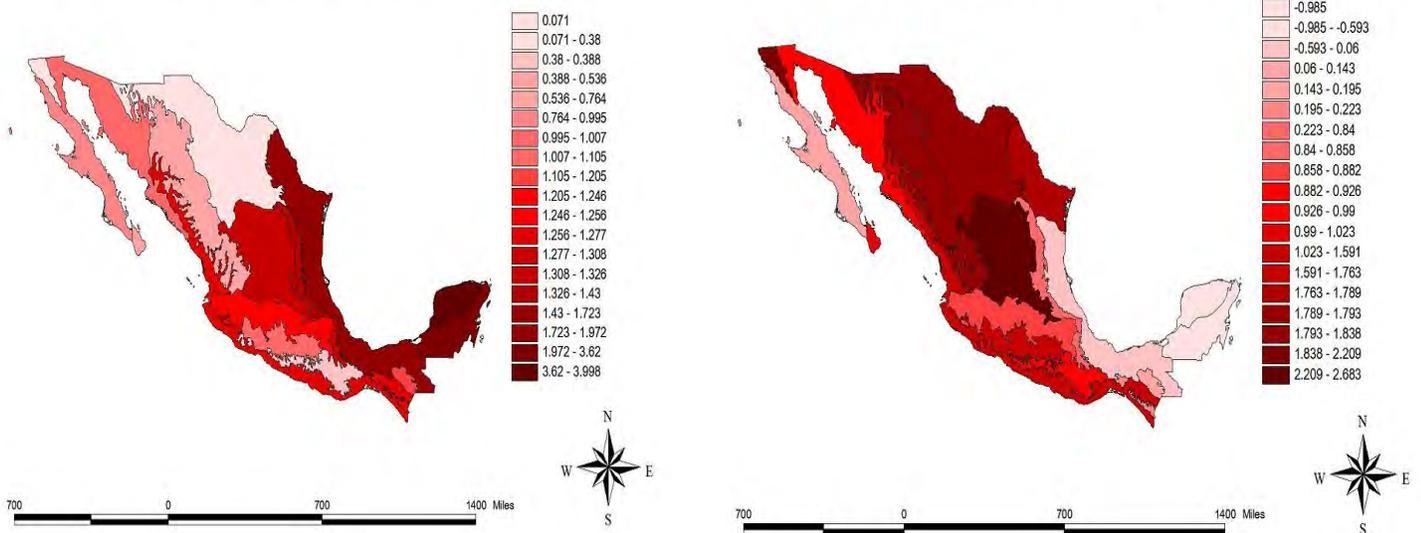
Finalmente se analizó el papel del filtrado por hábitat y la competencia en la composición de la comunidad a escala regional de los parúlidos en México, analizando la estructura filogenética de comunidades. El recambio de especies entre clados observado por provincia biogeográfica es más evidente en las zona subhúmeda (CDP) y húmeda (GDM, TAM, YUC y PET, Anexo I) ya que se muestra diferencia significativa entre las especies que habitan en dichas áreas.



**Figura 8.** Gráfica con comunidad de especies migratorias más residentes

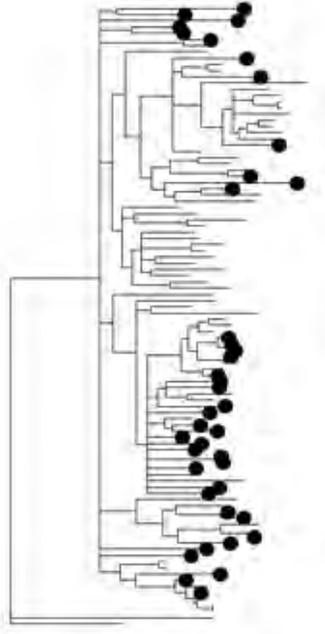
NRI especies residentes y migratorias

NTI especies residentes y migratorias



**Figura 9.** Patrón general de especies de parúlidos en México. La graduación de colores indica agrupamiento filogenético en tonos más oscuros y conforme se va degradando el color refleja menor agrupamiento filogenético, pero significativo o sobredispersión filogenética en tonos más claros.

## Comunidad total



**Figura 10.** Agrupación filogenética de la PB Golfo de México. Los puntos indican presencia de las especies en cada longitud de rama.

	Provincia	NRI	NTI	Riqueza de spp
1	APN	0,070673	1,79293	10
2	APS	1,325951	2,682988	19
3	CAL	0,379934	2,208635	9
4	CDP	1,277275	1,590848	42
5	DC	0,763569	1,022556	10
6	DDB	1,007201	1,76311	30
7	EVT	1,256303	0,882455	42
8	GDM	1,972118	0,060317	40
9	LAC	1,20535	0,142852	40
10	OAX	1,307663	0,839642	42
11	PBC	0,99495	0,194746	6
12	PET	3,619714	-0,98513	30
13	SMOC	0,536064	1,838341	27
14	SMOR	1,429617	0,858339	39
15	SMS	0,388113	0,926148	31
16	SOC	1,246105	0,222704	40
17	SON	1,105472	0,990133	10
18	TAM	1,723142	1,788603	10
19	YUC	3,99792	-0,59294	29

**Tabla 3.** Valores de NRI, NTI y riqueza de especies por provincias biogeográficas en la comunidad total.

### 5.2.2 Comunidad de especies migratorias

Observando la tendencia en las especies migratorias en donde el índice de NRI (Fig. 11) muestra agrupamiento filogenético, distintas provincias biogeográficas se encuentran más agrupadas filogenéticamente que lo esperado por el azar, lo cual se observa en las zona húmeda y subhúmeda (GDM, PET, YUC, CDP), Altiplano Mexicano (APN, APS, SON) y en las sierras meridionales (EVT, SOC, LAC, OAX) Es en estas provincias donde se sugiere que la fuerza que está actuando es el filtrado por hábitat y las especies presentan conservadurismo de nicho, además, se observa una tendencia clara, donde hay una mayor riqueza de especies también existe una mayor estructuración (Fig. 12). Por su parte, el resto de las provincias muestran valores más bajos de NRI (Tabla 4), donde se sugiere podría estar actuando la competencia.

Por su parte para el índice NTI se observa una tendencia más débil entre los taxones con especies que no están tan cercanas a lo largo del árbol filogenético en dos provincias con valores negativos (PET y YUC, Anexo I y Tabla 4) y, aunque con valores positivos PBC, GDM y TAM muestran una escasa cercanía filogenética entre especies. Por último en el resto de las provincias se muestra un patrón de mayor cercanía filogenética (Fig. 12, anexo II). El recambio entre las especies por clados es más evidente en la zona húmeda.

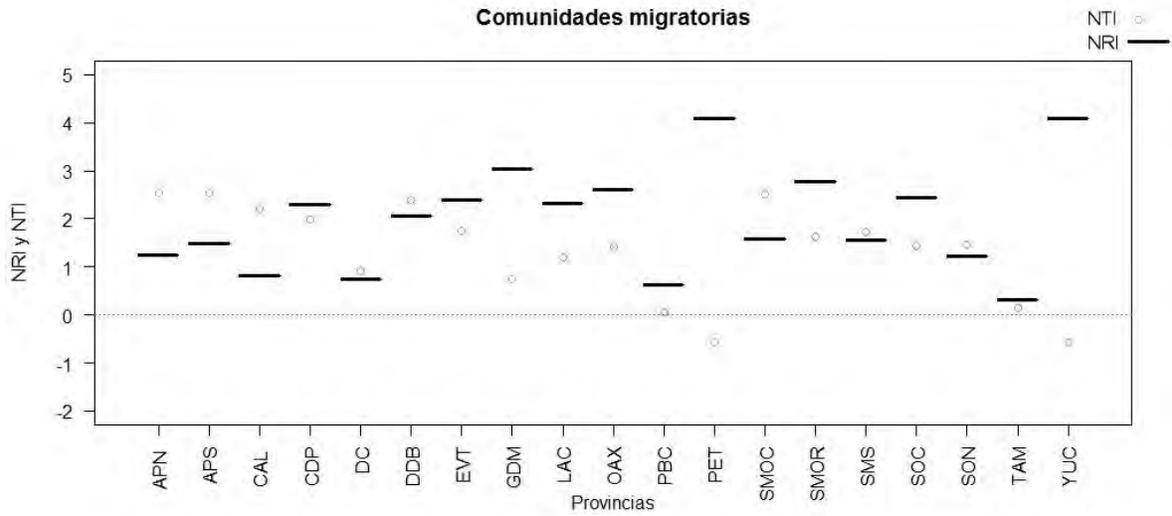


Figura 11. Gráfica con comunidad de especies migratorias

### NRI especies migratorias

### NTI especies migratorias

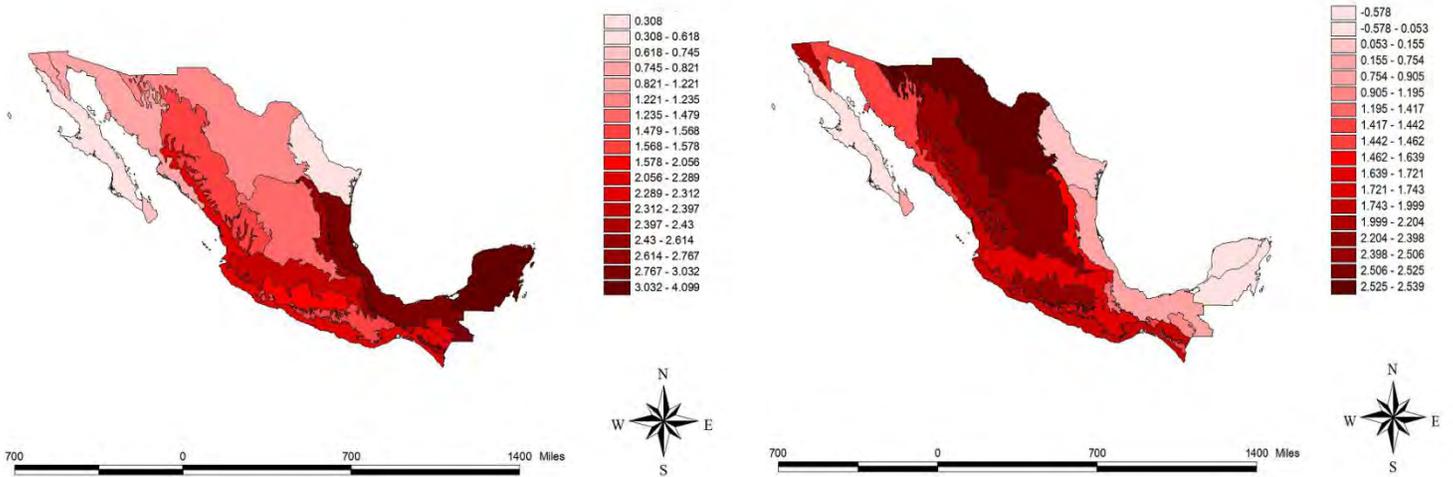


Figura 12. Patrón de especies migratorias de parúlidos. La graduación de colores indica agrupamiento filogenético en tonos más oscuros y conforme se va degradando el color refleja menor agrupamiento filogenético, pero significativo o sobredispersión filogenética en tonos más claros.

	Provincia	NRI	NTI	Riqueza de spp
1	APN	1,235284	2,538786	9
2	APS	1,479309	2,525468	16
3	CAL	0,821064	2,203956	8
4	CDP	2,289363	1,998816	32
5	DC	0,745089	0,905208	10
6	DDB	2,056475	2,398426	22
7	EVT	2,39784	1,74305	33
8	GDM	3,031947	0,753801	34
9	LAC	2,312129	1,194949	31
10	OAX	2,614004	1,417461	34
11	PBC	0,617896	0,053424	5
12	PET	4,098689	-0,57802	29
13	SMOC	1,577964	2,505762	19
14	SMOR	2,766953	1,63907	31
15	SMS	1,568389	1,721377	22
16	SOC	2,430394	1,441842	32
17	SON	1,220512	1,461846	9
18	TAM	0,308207	0,155172	6
19	YUC	4,098689	-0,57802	29

**Tabla 4.** Valores de NRI, NTI y riqueza de especies por provincias biogeográficas en la comunidad de especies migratorias.

### 5.2.3 Comunidad de especies residentes

Finalmente, para la comunidad únicamente con especies residentes (Fig. 13), los análisis sugieren que los parúlidos presentan sobredispersión filogenética (Fig. 14) en la mayoría de las provincias, la zona árida (CAL), sierras meridionales (EVT, SMS, SOC, LAC y OAX), Altiplano Mexicano (APN y APS), zona subhúmeda (CDP y DDB) y zona húmeda (TAM, GDM y YUC), ya que muestran un valor  $< 0$  lo que indica que las especies se encuentran dispersas. Esto sugiere que la fuerza que está actuando es la competencia a mayor escala, la especiación y dispersión de las especies. Las provincias PBC y SON muestran el patrón contrario, es decir, agrupamiento filogenético. Cabe mencionar que se presentan dos provincias (DC y PET) sin ningún valor ya que las especies residentes presentes en estas no se encuentran en la hipótesis filogenética utilizada como base.

Los valores de NTI indican una tendencia donde las especies no están filogenéticamente cercanas en la mayoría de las provincias, con excepción de PBC, SMOC y SON que muestran valores positivos (Fig. 14, Tabla 5). Por su

parte, la diversidad filogenética beta entre clados es más evidente en la zona árida y la zona subhúmeda.

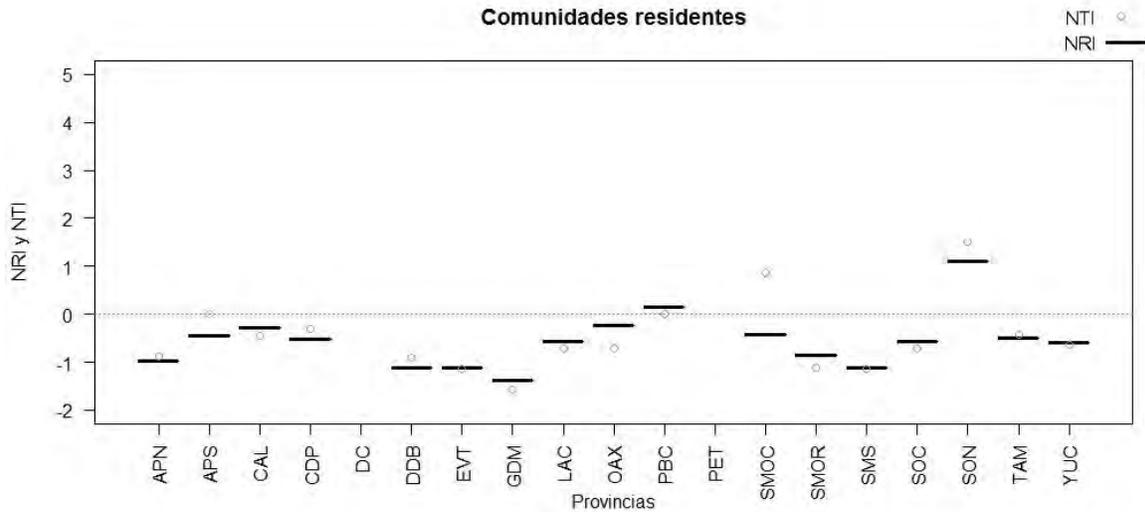


Figura 13. Gráfica con comunidad de especies residentes

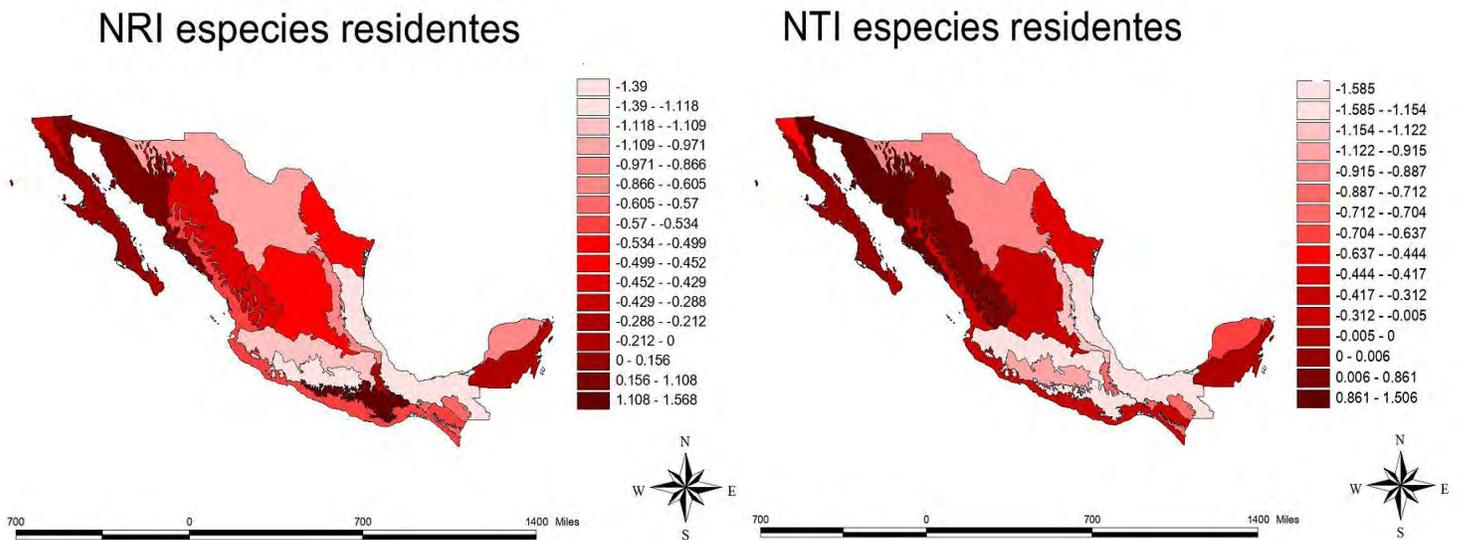


Figura 14. Patrón de especies residentes de parúlidos en México. La graduación de colores indica agrupamiento filogenético en tonos más oscuros y conforme se va degradando el color refleja menor agrupamiento filogenético, pero significativo o sobredispersión filogenética en tonos más claros.

	<b>Provincia</b>	<b>NRI</b>	<b>NTI</b>	<b>Riqueza de spp</b>
1	APN	-0,97139	-0,887	5
2	APS	-0,45183	-0,00465	6
3	CAL	-0,28849	-0,44388	3
4	CDP	-0,5335	-0,3121	12
5	DC	-	-	-
6	DDB	-1,11185	-0,9151	10
7	EVT	-1,10899	-1,15359	11
8	GDM	-1,39027	-1,58477	6
9	LAC	-0,57026	-0,71195	9
10	OAX	-0,24486	-0,70375	8
11	PBC	0,155771	0,006333	4
12	PET	-	-	-
13	SMOC	-0,4293	0,860911	12
14	SMOR	-0,86643	-1,12226	9
15	SMS	-1,10899	-1,15359	11
16	SOC	-0,57026	-0,71195	9
17	SON	1,107644	1,506126	6
18	TAM	-0,49937	-0,41654	2
19	YUC	-0,60507	-0,63738	2

**Tabla 5.** Valores de NRI, NTI y riqueza de especies por provincias biogeográficas en la comunidad de especies residentes.

## VI. Discusión

---

Los estudios previos realizados acerca de estructuración filogenética de comunidades sugieren que los procesos importantes para el ensamblaje de comunidades y su estructuración son dependientes de la escala filogenética, geográfica y ecológica (Emerson y Gillespie, 2008). El filtrado por hábitat y la competencia generan patrones de estructuración filogenética que están condicionadas a la labilidad evolutiva de las especies para ocupar un nicho y por lo tanto causan dos procesos de estructuración (agrupamiento o sobredispersión filogenética).

Se encontró significativa agrupación filogenética de comunidades de parúlidos y sobredispersión filogenética en otras entre las provincias biogeográficas,. El agrupamiento filogenético ha sido atribuido a una variedad de mecanismos, como el filtrado por hábitat (Webb, 2002), mientras que la sobredispersión filogenética se atribuye a la competencia e interacciones bióticas (Kissling et al., 2012) o la combinación de estas (Mayfield y Levine 2010).

### 5.1 Estructuración de comunidades

#### **-Total**

Resulta interesante analizar el ensamblaje entre especies residentes y migratorias cuando se encuentran compartiendo el mismo hábitat (Powell, 1981) ya que se sabe que existen ensamblajes de especies residentes y migratorias los cuales se relacionan por algunos periodos de tiempo (Rappole, 1993) y, cuando coinciden se forma un ensamblaje aún más grande, en el que se tiene poco conocimiento acerca de los factores históricos o ecológicos que permiten que las especies se encuentren ocupando un espacio y tiempo comunes.

Se sabe que especies migratorias al asociarse con comunidades de especies residentes, con las cuales probablemente se encuentran más relacionadas filogenéticamente y se benefician al protegerse mutuamente, aquellas especies que se unan a la comunidad adquieren parte de este beneficio a un costo mínimo (Rappole, 1993). Esto podría ser parte de la explicación de la tendencia de agrupamiento filogenético para las provincias de la zona de transición de montaña (SMOR), sierras meridionales (OAX, LAC, EVT y SOC), zona subhúmeda (CDP) y la zona húmeda (GDM, TAM, PET y YUC, Fig. 7). MacArthur et al. (1958) indican que el comportamiento y la diferenciación ecológica reducen la competencia interespecífica y permiten que especies estrechamente relacionadas coexistan

Una serie de factores distintos de las interacciones bióticas competitivas probablemente afectan la distribución de especies en México, como el filtrado por hábitat, el cual puede presentarse a escalas regionales en donde se encuentra una mayor variedad de hábitats. Entonces la formación de estos ensamblajes mixtos podría ocurrir debido a que las especies están explotando oportunamente un recurso que podría ser abundante en forma temporal (Rappole, 1993) o bien, diferentes recursos alimenticios o hábitat al mismo tiempo.

Como se puede apreciar en la figura 7, existe un mayor agrupamiento filogenético en la zona húmeda (TAM, GDM, PET y YUC). Stiles et al. (1980) han sugerido que las especies migratorias tienden a complementar ecológicamente a especies residentes, frecuentemente ocupando nichos aparentemente desocupados por estos últimos, lo que permite que las especies puedan coexistir. Este patrón observado podría ser un reflejo de lo examinado por Lovette y Hochachka et al. (2006), en donde encuentran que los parúlidos que se reproducen en el este de USA y Canadá están más agrupados filogenéticamente que lo esperado por el azar. De manera interesante cuando estas especies se encuentran en México podrían comportarse de la misma manera conduciendo al agrupamiento filogenético en esta región.

Si bien se conoce que los parúlidos migratorios pasan parte del año como miembros en comunidades de especies residentes y en consecuencia en probable estrecha relación con especies ecológicamente similares (Keast, 1981), se puede sugerir que las especies migratorias conducen a toda la comunidad hacia el agrupamiento filogenético ya que hay un mayor número de éstas. Sin embargo, como ya se mencionó anteriormente, no se analizaron todos los parúlidos residentes para México debido a su ausencia en la hipótesis filogenética. Estudios futuros podrían cambiar el patrón de estructura filogenética de estas comunidades.

Por otra parte, partiendo del conocimiento de que el conservadurismo de nicho se entiende como la observación general de organismos estrechamente relacionados tienden a ocupar hábitats similares (Glor y Turelli et al., 2008) y que a menudo usan recursos ambientales similares, puede sugerirse que la comunidad total en las regiones antes mencionadas presenta este patrón, en donde especies cercanas a menudo poseen rasgos que les permiten persistir en ambientes particulares (Webb et al., 2002) Por lo tanto, la similitud ecológica de parientes cercanos resultantes del conservadurismo nicho probablemente permite su convivencia regional como resultado del proceso de filtrado por hábitat (Gómez et al., 2010).

Una contribución importante de este estudio es que, desde el punto de vista de la estructuración filogenética, la tasa de competencia entre los parúlidos de México parece ser baja, pero no nula cuando están presentes tanto especies residentes y migratorias (Fig. 7) Así se puede observar en las PB de DC, PBC, CAL, SON, SMS, APN, APS, DDB y SMOCC. Es en estas regiones donde se encuentran especies presentes de todo el país compartiendo sus distribuciones. Forman comunidades las cuales tienden a competir por los mismos recursos o un recurso limitado, esto se ve reflejado en que las especies al estar cercanas dentro de un árbol filogenético (Anexo II) no permite que coexistan en un mismo sitio.

## **-Migratorias**

Es importante analizar el ensamblaje de especies de parúlidos migratorios, ya que como se mencionó para la hipótesis de filtrado por hábitat, los índices utilizados (NRI y NTI) para evaluar la estructuración filogenética de las comunidades mostraron que las especies migratorias que coexisten por provincia biogeográficas están más estrechamente relacionadas que lo esperado por el azar y se encuentran cercanas a lo largo de un árbol filogenético permitiendo su coexistencia, esto se puede observar para las provincias GDM, PET, YUC, CDP, APN, APS, SON, EVT, SOC, LAC y OAX.

Es interesante mencionar que en las provincias de PET y YUC a pesar de mostrar agrupamiento filogenético, las especies presentes se encuentran más dispersas a lo largo de la filogenia en comparación con las otras provincias (Anexo I y Tabla 4), esto podría deberse a que existen barreras geográficas que no permiten la coexistencia de especies muy relacionadas y por lo tanto tienden a competir. Se sabe que la plataforma de Yucatán tiene identidad geológica y forma parte de la placa tectónica del Caribe, lo que significa tiene un origen distinto al resto de las provincias. La división en dos (Yucatán y Petén) recae en la estructura de la vegetación, más seca hacia el noroeste, donde dominan las selvas bajas caducifolias y medianas subcaducifolias, y más húmeda hacia el suroeste, donde predominan las selvas perennifolias (Espinosa y Ocegueda et al., 2008). Probablemente las especies no pueden pasar estos límites ecológicos en cuanto a cambios de vegetación.

Por otra parte, se sabe que cuando un ave inicia su migración hay varios factores que determinan la ruta tomada. Estos factores pueden depender de características climáticas, por ejemplo: los vientos dominantes y de otros factores, tales como barreras geográficas o topográficas, así como montañas u océanos (Rappole 1993) y pueden reflejar parte de su historia evolutiva, en la que la

migración es más bien un carácter conservado, lo que podría sugerir que las especies tienden a seguir una misma ruta.

Considerando que la migración podría ser un rasgo conservado, entonces, la tendencia que siguen los parúlidos que se reproducen en el este de Estados Unidos y Canadá explica el uso de las mismas rutas migratorias, cuando llegan a México para pasar el invierno (Lovette y Hochachka et al., 2006). Tanto las especies que realizan migración Neártica-Neotropical como los migrantes australes tienden a buscar los mismos recursos (comida, espacio, entre otros), cuando realizan dichos movimientos (Nakazawa et al., 2004), entonces, estas especies pueden quedarse principalmente en la región Neotropical, utilizando mayormente los recursos de la PB del Golfo de México. Considerando lo anterior, se confirma la hipótesis inicial que señala en donde haya especies estrechamente relacionadas habrá conservadurismo de nicho en donde las especies buscan conservar características ecológicas esenciales.

El patrón observado en la variación de la riqueza de especies dentro de la zona húmeda es muy heterogéneo. Se encontró que la diversidad filogenética es mayor en las provincias del GDM, PET y YUC, mientras que la diversidad filogenética beta es mayor en la CDP, EVT, SMOCC y DDB. La composición de especies cambia más rápidamente de una provincia a otra, esto podría explicarse porque hay mayor sobredispersión filogenética en estas provincias, lo que significa que pueden comportarse en este modo porque compiten por los mismos recursos o por alguno limitado.

Este podría ser un ejemplo de una tendencia general: la mayoría de los grupos de especies estrechamente relacionadas que interactúan compartirán algunos rasgos de ascendencia común y diferirán en otras características, debido a la selección divergente y otros procesos de diferenciación evolutiva. (Lovette y Hochachka 2006).

## **-Residentes**

En contraste con lo que menciona Rappole (1993) acerca de que las especies residentes tenderán a estar más estrechamente relacionadas y al patrón mostrado en la comunidad total y de especies migratorias, la mayoría de las especies residentes que coexisten por provincia biogeográfica muestran sobredispersión filogenética (CAL, EVT, SMS, SOC, LAC, OAX, APN, APS, CDP, DDB, TAM, GDM, YUC, Fig. 12, anexo II). Sin embargo, este patrón podría estar dado ya que no se consideraron todas las especies residentes para México en la hipótesis filogenética.

Se han realizado investigaciones que sugiere que la competencia debe ser más intensa entre especies estrechamente relacionadas, sin embargo, este estudio muestra que las especies no se encuentran cercanas a lo largo de una filogenia, presentando sobredispersión filogenética, con excepción de las provincias PBC y SON, aunque esto también puede depender de la escala geográfica que se este considerando (Gómez et al., 2010). Los resultados muestran valores negativos y significativos principalmente en las provincias biogeográficas de DDB (NRI -1.11185, NTI -0.9151), EVT (NRI -1.10899, NTI -1.15359), GDM (NRI -1.39027, NTI -1.58477, anexo I y II).

Esta tendencia puede explicarse porque este estudio no incluyó a todas las especies de parúlidos residentes que se distribuyen en México. La ausencia de estas especies se debe a que no están presentes en la filogenia y, que por requerimiento del programa Picante (Kembel, 2010) debe coincidir la filogenia y la matriz de datos, cabe mencionar que esta filogenia es una hipótesis y si se incluyeran las especies faltantes podría cambiar el patrón observado.

En una filogenia donde las especies muestran sobredispersión, se espera que especies compitan por los mismos recursos (Darwin, 1859). Sin embargo, otro factor no evaluado en este estudio es la convergencia de los caracteres. Cuando

dos individuos pertenecen a clados distintos, pero tienen caracteres muy similares es posible que compitan por los mismos recursos. Aunque las especies en la comunidad de especies residentes tiendan a competir podrían no hacerlo debido a que podrían ocupar hábitats diferentes (filtrado por hábitat).

Factores adicionales son la especiación y extinción dentro de los mismos clados (Webb, 2002) lo que influye en la distribución de las especies y la composición de una comunidad, así por ejemplo, la especiación podría ser alopátrica, pero después haber colonizado áreas donde son ahora simpátricas.

En cuanto a las provincias que tienden al agrupamiento filogenético (PBC y SON, Fig. 13) donde se presenta un hábitat homogéneo, la fuerza que está actuando es el filtrado por hábitat que permite la coexistencia de especies con requerimientos ambientales similares (Cavender-Bares et al., 2009) pudiendo ocupar los recursos en diferente tiempo.

Analizando la diversidad filogenética (DF), así como la diversidad filogenética beta (DFB) en especies residentes es baja en comparación con las otras comunidades (total y migratorias, anexo II), se observan especies con una amplia distribución y entre provincias biogeográficas (Graham, 2008), sin embargo, la falta de especies residentes incluidas en este estudio podría estar modificando esta tendencia.

## VII. Conclusiones

---

Este trabajo contribuye al conocimiento de estructuración filogenética en las comunidades, además de ser uno de los primeros intentos en analizarla en aves que coexisten a una escala regional, también muestra la importancia de saber cuáles podrían ser los procesos que llevan a que las especies coexistan en un sitio al mismo tiempo.

Este estudio incluye las comunidades de parúlidos como se encuentran actualmente y permite sugerir cuál ha sido el proceso que hace que las especies estén presentes en mismo tiempo y lugar. Se utilizaron características de su distribución y el uso de una filogenia, sin embargo, el resultado obtenido es únicamente a nivel regional, lo cual no implica que se presente siempre este patrón. Si se utilizaran otras características, por ejemplo el tipo de dieta o diferente escala se podría presentar patrones opuestos. Otro factor que puede ser analizado es su historia pasada, es decir, ver qué cambios han ocurrido, si es que han ocurrido y a raíz de eso analizar su estructura.

El análisis de estructuración filogenética en aves podría ser aún más preciso si se obtuviera información filogeográfica de cada especie, en este caso se podría proporcionar información sobre el papel de aislamiento y adaptación en la diversificación, también revelar las historias individuales de especies ecológicamente similares dentro del mismo hábitat

Los análisis de la comunidad filogenética tienen un gran potencial para identificar y dilucidar la influencia de la biogeografía histórica y la ecología en la estructura de comunidades (Lenier et al., 2013). Además que la incorporación de la filogenia al estudio de ecología de comunidades ha permitido obtener información clave para sugerir factores que han intervenido en el ensamblaje y estructura de las comunidades (Gómez et al., 2010).

## VI. LITERATURA CITADA

---

- Alonso, A., Dallmeier, F., Granek, E. & Raven, P. 2001. *Biodiversity: Connecting with the Tapestry of Life*. Smithsonian Institution and President's Committee of Advisors on Science and Technology, Washington, DC.
- Anderson TM, Lachance MA, Starmer WT. 2004. The relationship of phylogeny to community structure: the cactus yeast community. *American Naturalist*, **164**, 709–721
- AOU – American Ornithologist's Union. 1998. *Check-list of North American Birds*. Committee on Classification and Nomenclature. E.U:A.
- AOU – American Ornithologist's Union. 2011. *Check-list of North American Birds*. Committee on Classification and Nomenclature. E.U:A.
- Barker, K. F. Burns, J. K. Klicka, J. Lanyon, M. S. & Lovette, J. I. (2013). Extremes: Contrasting Rates of Diversification in a Recent Radiation of New World Passerine Birds. *Systematic Biology*. Vol 62 (2): 298-320
- Begon. M. C. R. Townsend & J. L. Harper. 2006 *Ecology from individuals to ecosystems* Blackwell publishers U.K.
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K. & Bazzaz, F.A. 2004. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecol. Monogr.*, 74, 635–662.
- Cavender-Bares, J., Keen, A. & Miles, B. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87, S109–S122.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. 2009 The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- Chesser, R. T. 1994. Migration in South America: an overview of the Austral system. *Bird Conservation International* 4:91–107.
- Chesser, R.T. 1998. Further perspectives on the breeding distribution of migratory birds: South American austral migrant flycatchers. *Journal of Animal Ecology* 67: 69-77.
- Chesser, R. T. 2005. Seasonal distribution and ecology of South American austral migrant flycatchers. Pages 168–181 in R. Greenberg and P. P. Marra,

editors. *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1999. *Centros de Origen y Diversificación*. México, DF. Disponible: <http://www.biodiversidad.gob.mx/genes/centrosOrigen/centrosOrig.html> (Consultado 2013, Julio 5)

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1997. *Provincias Biogeográficas*. México, DF. Disponible: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/layouts/rbiog4mgw.gif> (Consultado: 2013, Marzo 4)

Cueto, V. R., J. Lopez de Casenave, & L. Marone. 2008. Neotropical austral migrant landbirds: population trends and habitat use in the central Monte desert, Argentina. *Condor* 110:70–79.

Darwin C (1859) *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London.

De-Graft, A. H. (2010). Comparison of Akaike information criterion (AIC) and Bayesian information criterion (BIC) in selection of an asymmetric price relationship. *Journal of Development and Agricultural Economics*. Vol. 2(1). Pp. 001-006

Curson, J. M. (2010). Family Parulidae (World warblers). Pp 666-798 in: del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D. A. eds. (2010). *Handbook of the birds of the World*. Vol. 15. Weavers to New World Warblers. Lynx Edicions, Barcelona

Diamond, J.M. (1975) *Assembly of species communities*. In *Ecology and Evolution of Communities* (Cody, M.L. and Diamond, J.M., eds), pp. 342–344, Belknap

Emerson BC, Gillespie RG (2008) Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 619–630.

Escalante. P., A. G. Navarro y A. T. Peterson. 1993. Ageographic ecological and historical analysis of the land bird diversity in Mexico. En: Ramamoorthy. T P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (Eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*, Oxford University. Pp. 281-307.

Espinosa, D., S. Ocegueda *et al.* 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural, en *Capital natural de México*, vol. I : *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 33-65.

- ESRI (2009) ArcGIS Desktop: Release 9.3. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Faaborg, J., et al. 2010. Conserving migratory land birds in the New World: Do we know enough? *Ecological Applications* 20:398–418
- Faith, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.*, **61**, 1–10.
- Gentry AH. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15:1-84.
- Gómez, J. P., Bravo. G. A., Brumfield, R. T., Tello, J. G., Cadena, L.D. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology.* 79, 11-1192
- Graham, C. & Fine, P. 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space and time. *Ecol. Lett.*, 11, 1265–1277.
- Groombridge, B. (ed.) *Global Biodiversity* (Chapman and Hall, London, 1992).
- Hagan III JM, Lloyd-Evans TL, Atwood JL (1991) The relationship between latitude and the timing of spring migration of North American landbirds. *Ornis Scandinavica*, 22, 129–136.
- Haylet, C. L., Danielle, L. E., Knowles, L. L. 2013. Phylogenetic structure of vertebrate communities across the Australian and zone. *Journal of Biogeography* (J. Biogeogr)
- Hilty, S.L. y Brown, W.L. *Guía de las aves de Colombia*. Ed. American Bird Conservancy – ABC. 2001, p.:726.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of México and northern Central America*. Oxford University, Oxford, UK.
- Huelsenbeck, J. P., and F. Ronquist. 2001. MRBA-YES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17:754-755.
- Hughes, C. and Eastwood, R. 2006. Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 10334–10339
- Jahn, A. E., D. J. Levey, and K. G. Smith. 2004. Reflections across hemispheres: a system-wide approach to new world bird migration. *Auk* 121:1005–1013.

- Keast, A. Morton, E. 1980. What can species co-occurrence in the north reveal about ecological plasticity and wintering patterns? En: AKeast y E. Morton (eds.) *migrant birds in the neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*, pp. 457-476. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- 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.
- Klein, N.K., Burns, K.J., Hackett, S.J., Griffiths, C.S., 2004. Molecular phylogenetic relationships among the wood warblers (Parulidae) and historical biogeography in the Caribbean basin. *J. Caribbean Ornithol.* 17, 3–17.
- Klicka, J., K. P. Johnson, and S. M. Lanyon. 2000. New World nine-primaried oscine relationships: Constructing a mitochondrial DNA framework. *Auk* 117:321–336.
- Koleff, P y E. Moreno. 2005. Áreas protegidas de México: regionalización y representación de la riqueza. En: Llorente-Bousquets. J y J. J. Morrone (Eds). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: Primeras jornadas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XIL.I-CYTED)* CYTED-UNAM-Conabio. México, D.F. Pp. 351-373
- Lovette IJ y Bermingham E. 2002 What is a wood-warbler? A molecular characterization of a monophyletic parulidae. *Auk* 119:695–714
- Lovette, I.J., Hochachka, W.M., 2006. Continent-wide surveys demonstrate simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology* 87, S14–S28.
- Lovette IJ, Jorge. P. 2010. A comprehensive multilocus phylogeny for the wood-warblers and a revised classification of the Parulidae (Aves). *Mol. Phylogenet. Evol.* 753-770
- Mayfield, M.M. & Levine, J. (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093
- MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599–619.
- Miller JS, Wenzel JW. 1995. Ecological characters and phylogeny. *Annu. Rev. Entomol.* 40:389-415
- Navarro, A. G. y A. T. Peterson. 2004. An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica* 4(2):1-32

- Newton, R.J., Jones, S.E., Helmus, M.R. & McMahon, K.D. (2007). Phylogenetic ecology of the freshwater Actinobacteria acl lineage. *Appl. Environ. Microbiol.*, 73, 7169–7176.
- Posada. D y K. A Crandall. 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14:817-818
- Posada D. 2003. Using Modeltest and PAUP\* to select a model of nucleotide substitution. In: Baxevanis AD, Davison DB, Page RDM, Petsko GA, Stein LD, Stormo GD, editors. *Current Protocols in Bioinformatics*. New York: John Wiley & Sons. p. 6.5.1–6.5.14.
- Posada. D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution*
- Rabosky, D.L., Lovette, I.J., 2008. Density-dependent diversification in North American wood-warblers. *Proc. R. Soc. Lond. B* 275, 2363–2371.
- Raikow RJ, Bledsoe AH (2000) Phylogeny and evolution of the Passerine birds. *BioScience* 50:487–499
- Rambaut, A. & Drummond, A.J. (2008) TreeAnnotator (version 1.5.4). Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk>.
- Rappole, J. H., Marton, E. s., Lovejoy, T. E and Rous, J. L. 1983. Neartic avian migrants in the Neotropics. – U.S. Dep. Interior, Fish Wild. Serv., Washington, D. C.
- Rappole, J. H., Marton, E. S., Lovejoy, T. E y Ruos, J. L. 1993. Aves migratorias nearticas en los neotropicos. Conservation and Reserch Center. Nacional Zoological Park. Virginia. Pp 339
- Ronquist F, Huelsenbeck JP & van der Mark P. 2005. MrBayes 3.1 Manual. Versión del 26/05/2005.
- Sibley C. G. 1970. A comparative study of the eggwhite proteins of passerine birds. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 32:1–131
- Sibley, C. G., and J. E. Ahlquist. 1990. *Phylogeny and Classification of Birds*. Yale University Press, New Haven, Connecticut
- Simberloff, D.S. and Wilson, E.O. (1970) Experimental zoogeography of islands. A two-year record of colonization. *Ecology* 51, 934–937
- Stiles, F. C. 1981. Evoluyionary implications of hábitat relation between permanent resident and Winter resident land bird in Costa Rica. Pp.421-435 in migrant birds in the neotropics (a. Keast & E. S. Marton, Rds).

- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III, and D. K. Moskovits. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Temple, S. A. 2001. Individual, populations, and communities. The ecology of birds. In Handbook of Bird Biology (S. Podulka, R. Rohrgaugh, Jr., and R. Bonney, eds.) The Cornell lab. of Ornithology, Ithaca. NY.
- Tofts, R. and Silvertown, J. (2000) A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proc. Biol. Sci.* 267, 363–369
- Toledo. V. M. y M. J. Ordóñez. 1998. El panorama de la biodiversidad en México: una revisión de los hábitats terrestres. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (Eds.) *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología , UNAM: Pp. 739-755
- Tordoff, H. B. 1954. Relationships in the New World nine-primaried oscines. *Auk* 71:273–284.
- Vamosi SM, Herad B y Webb CO (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular ecology*, 18, 572-592.
- Webb, C. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist*, 156, 145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33:475–505
- Webb, C.O., Cannon, C.H. & Davies, S.J. (2008) Ecological organization, biogeography, and the phylogenetic structure of rainforest tree communities. *Tropical forest community ecology* (ed. by W. Carson and S. Schnitzer), pp. 79–97. Blackwell, Oxford.
- Weiher, E. & Keddy, P. (1999). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Weiher, E., and P. Keddy. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. Pages 251–271 in E. Weiher and P. Keddy, eds. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, and retreats*. Cambridge University Press, Cambridge
- Wiens, J. & Graham, C. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 36, 519–539.
- Willson, M.F. (1976) The breeding distribution of North American migrant birds: a critique of MacArthur (1959). *Wilson Bulletin*, 88, 582-587

Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. Macmillan, New York, New York, USA

Yung, Z. y Ranala, B. 2012. *Molecular Phylogenetics: principles and practice*. Nature Reviews.

## VIII. ANEXOS

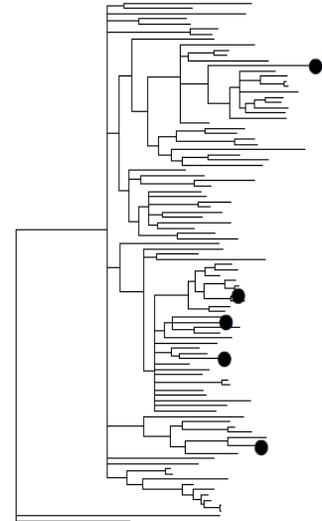
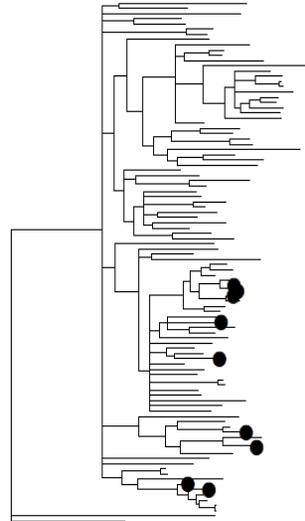
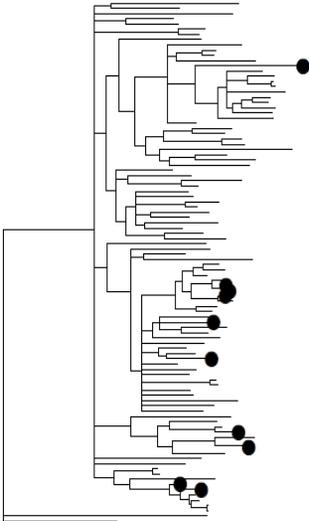
### Anexo I

Agrupación filogenética de las comunidades por provincias biogeográficas, acomodadas de manera general de izquierda a derecha: Comunidad total, comunidades con especies migratorias y comunidades con especies residentes

Comunidad total

migratorias

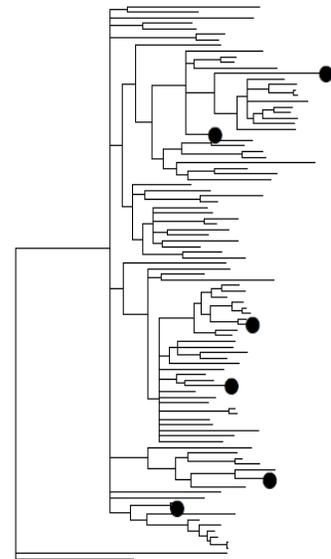
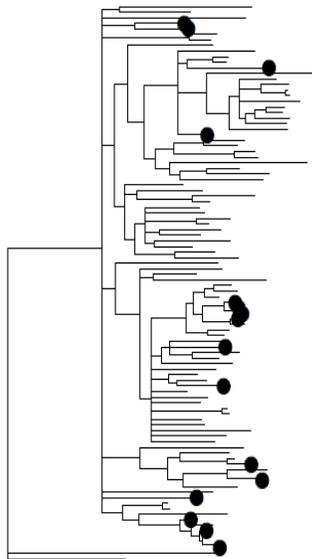
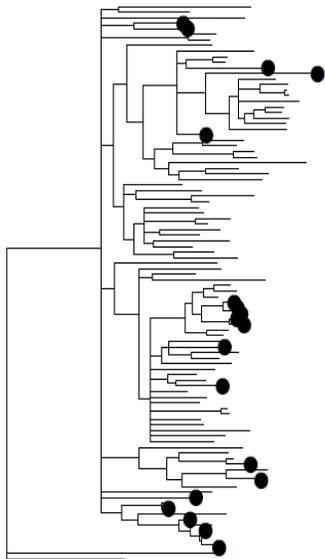
residentes



Altiplano Norte  
Comunidad total

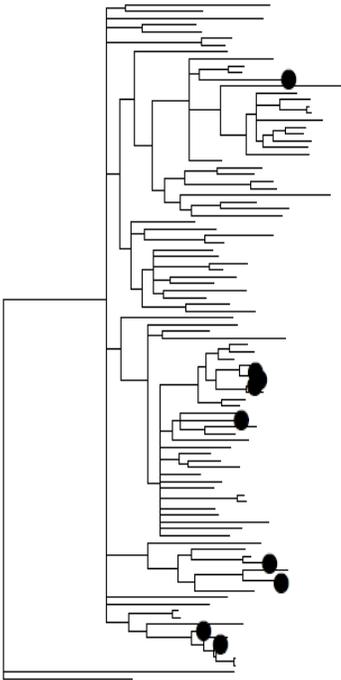
migratorias

residentes

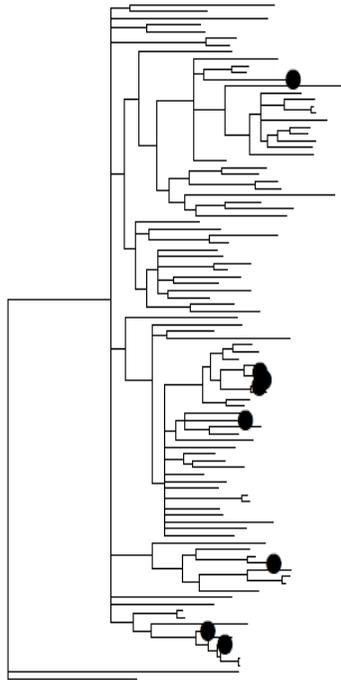


Altiplano Sur

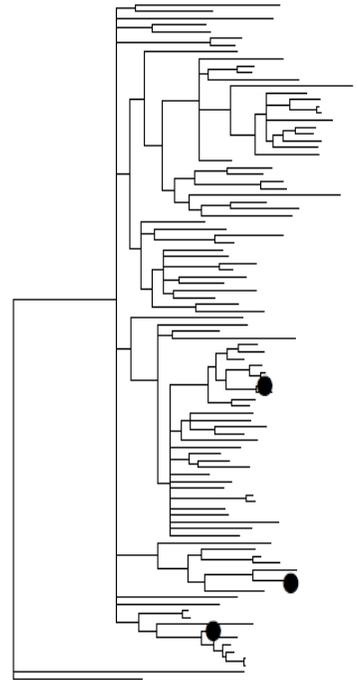
**Comunidad total**



**migratorias**



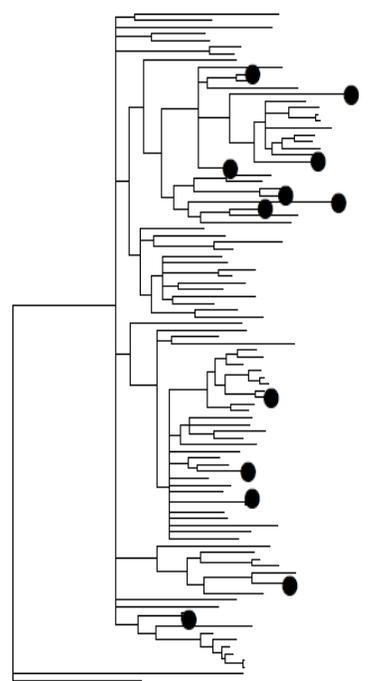
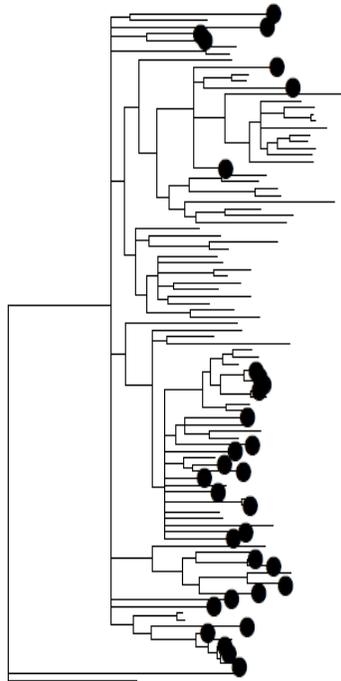
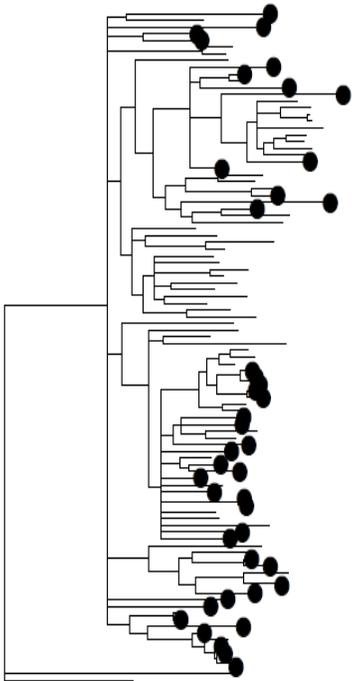
**residentes**



**California  
Comunidad total**

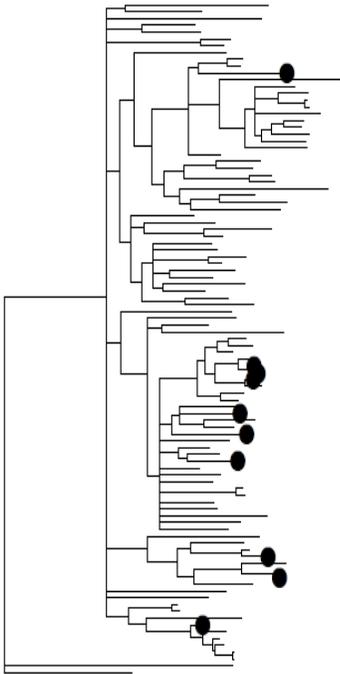
**migratorias**

**residentes**

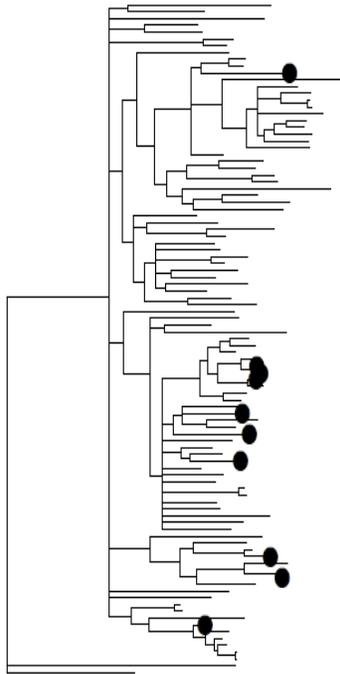


**Costa del Pacífico**

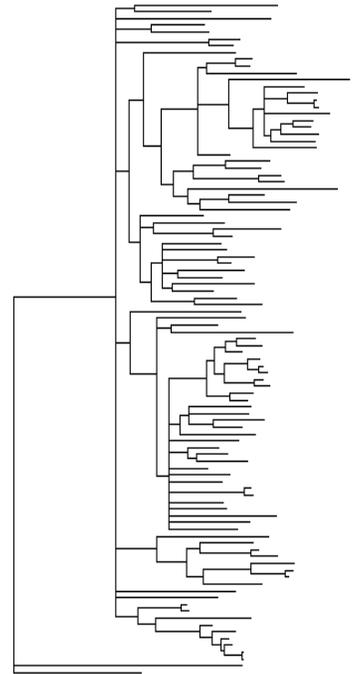
**Comunidad total**



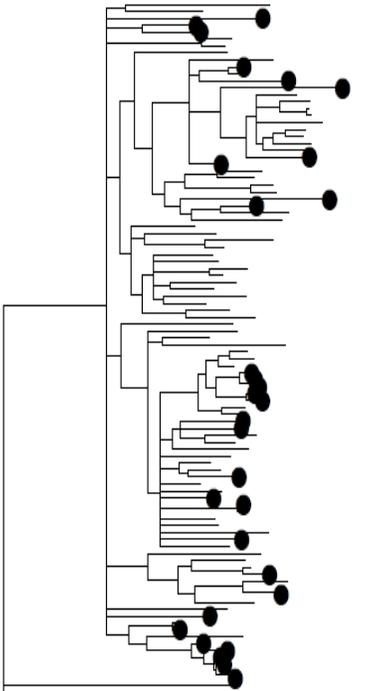
**migratorias**



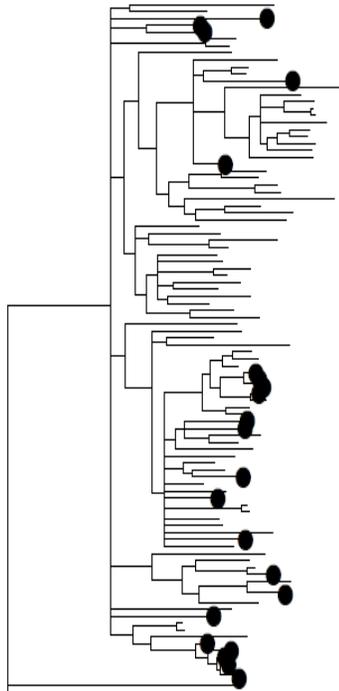
**residentes**



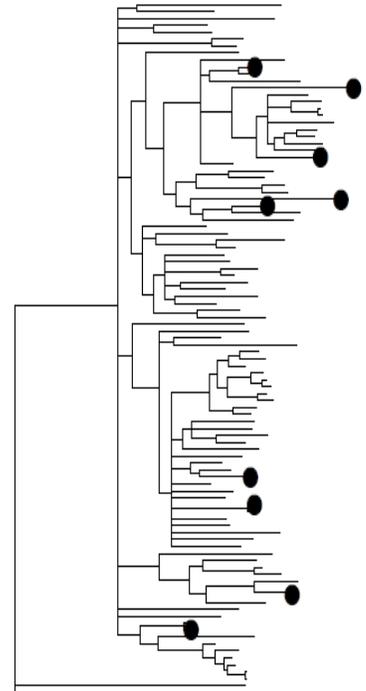
**Del Cabo  
Comunidad total**



**migratorias**

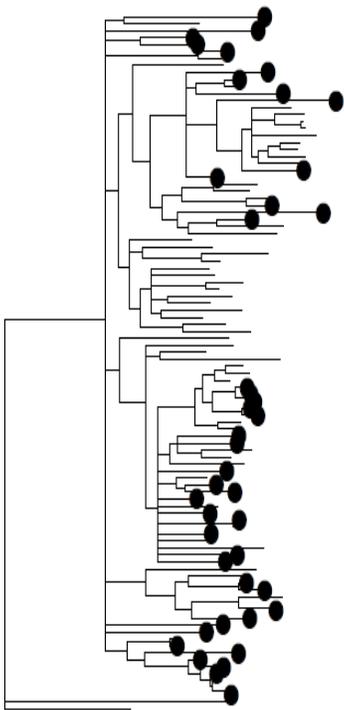


**residentes**

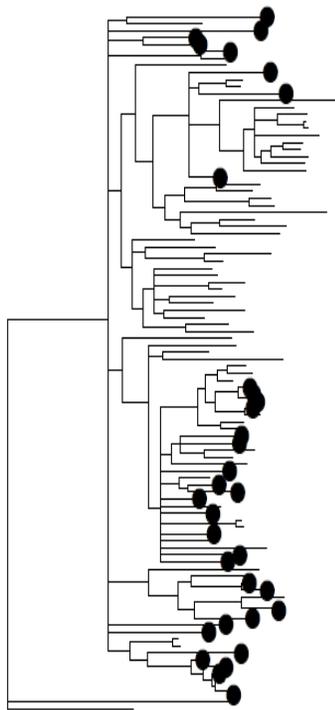


**Depresión del Balsas**

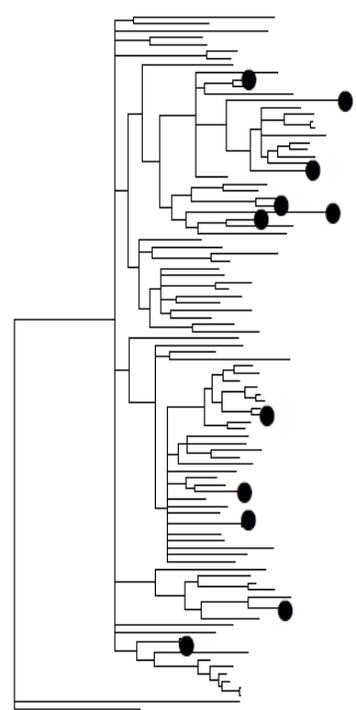
**Comunidad total**



**migratorias**



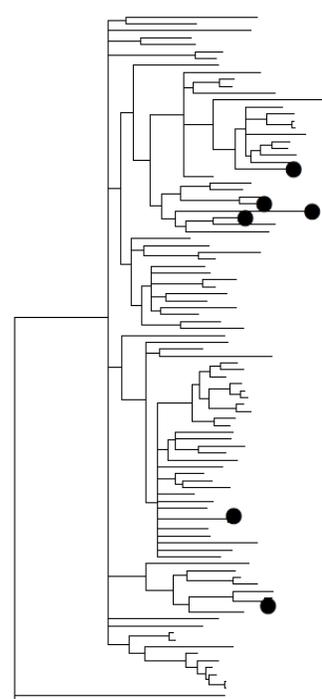
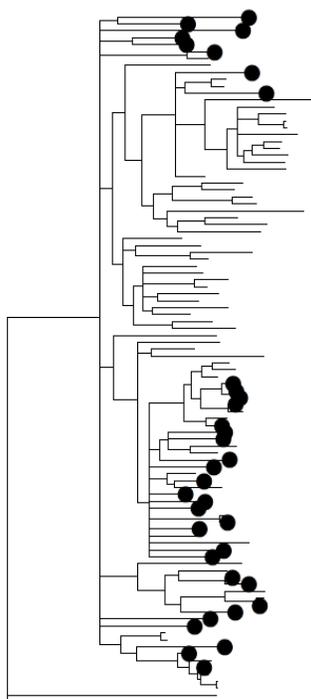
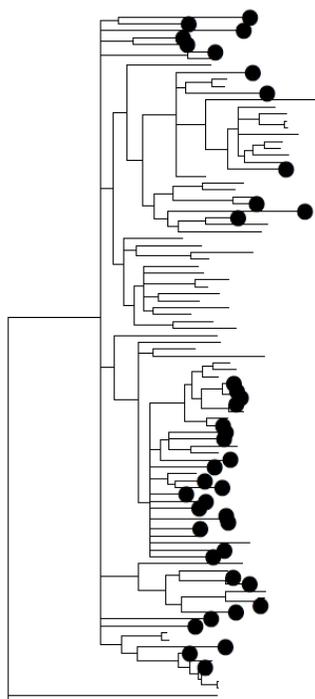
**residentes**



**Eje Neovolcánico  
Comunidad total**

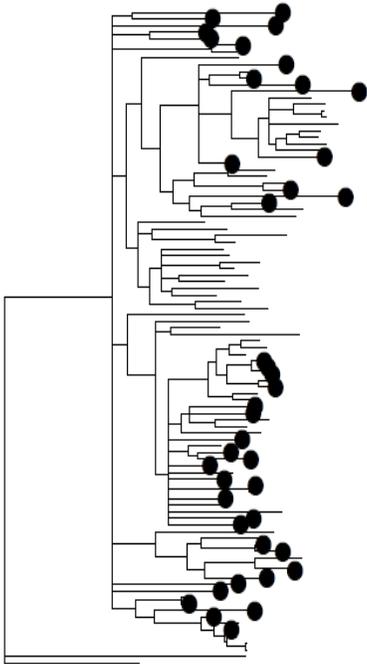
**migratorias**

**residentes**

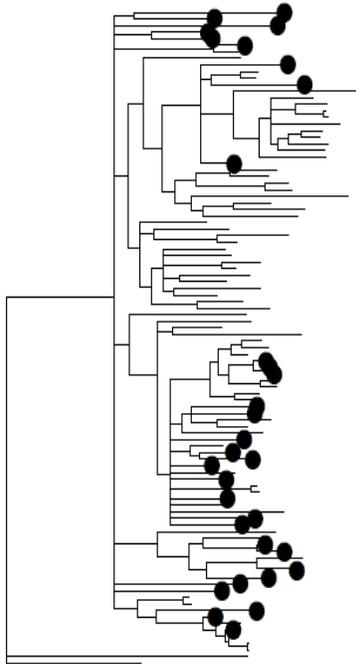


**Golfo de México**

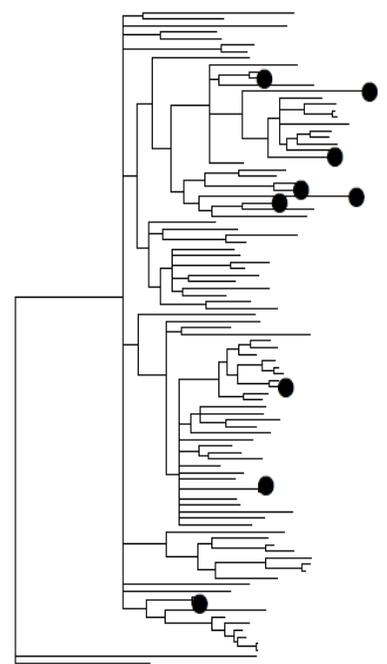
**Comunidad total**



**migratorias**



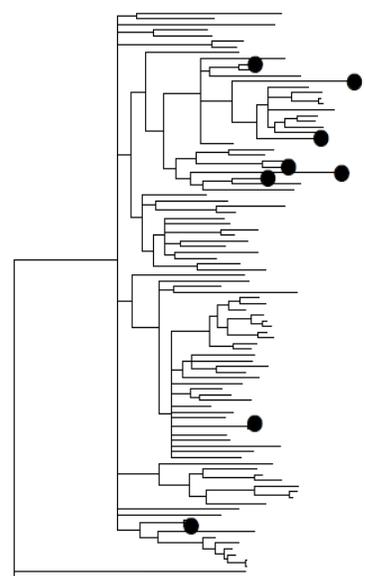
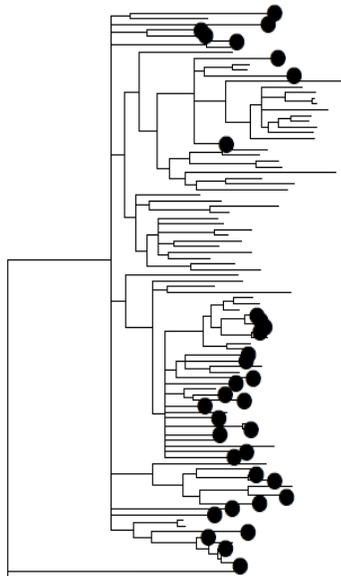
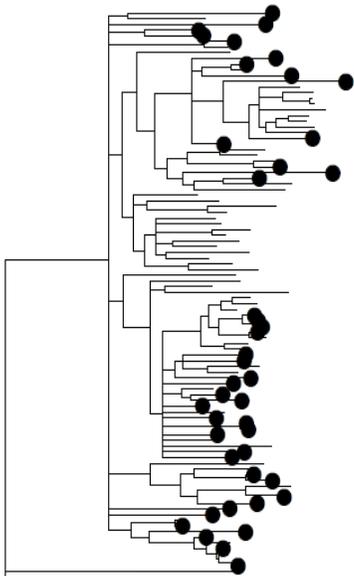
**residentes**



**Los Altos de Chiapas  
Comunidad total**

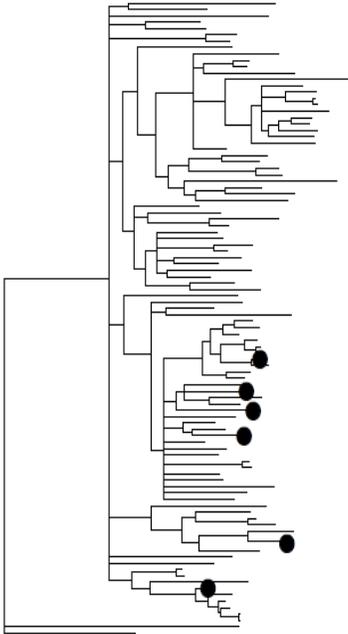
**migratorias**

**residentes**

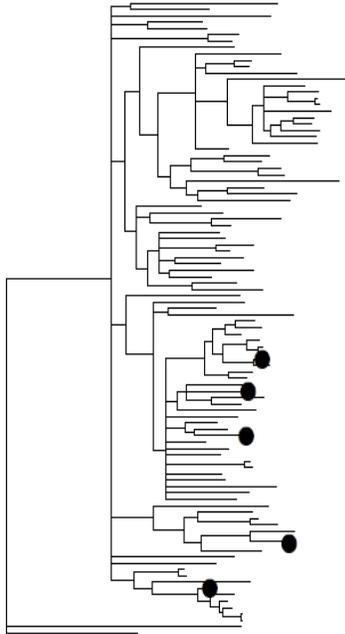


**Oaxaca**

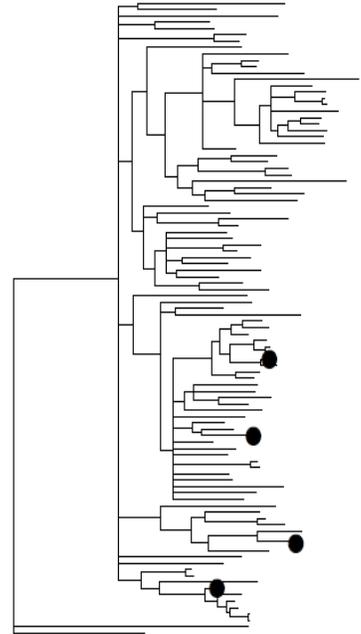
**Comunidad total**



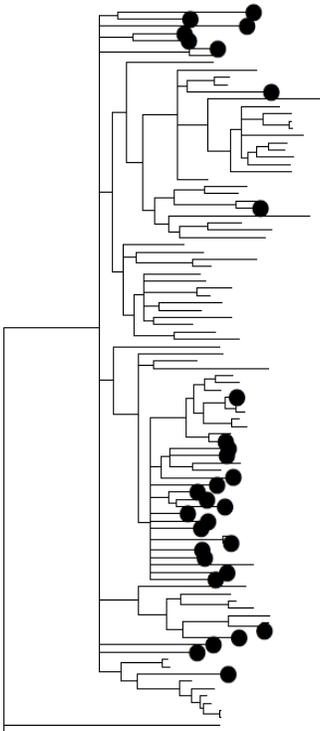
**migratorias**



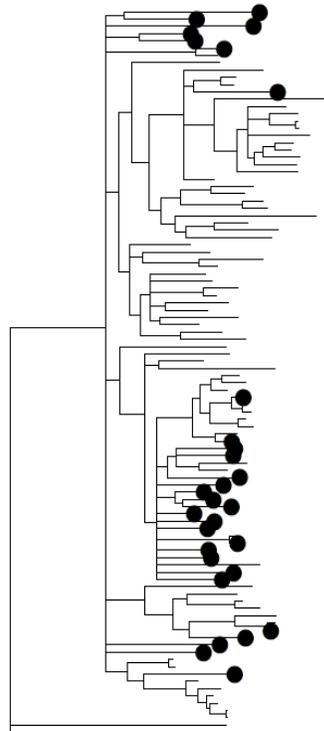
**residentes**



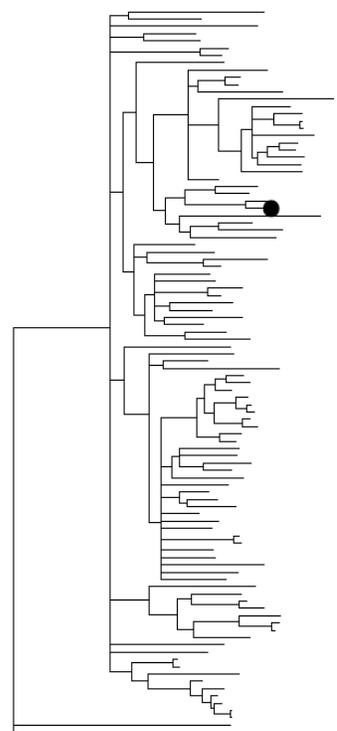
**Península de Baja California  
Comunidad total**



**migratorias**

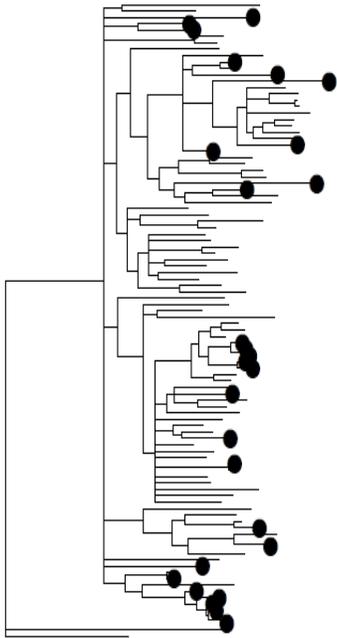


**residentes**

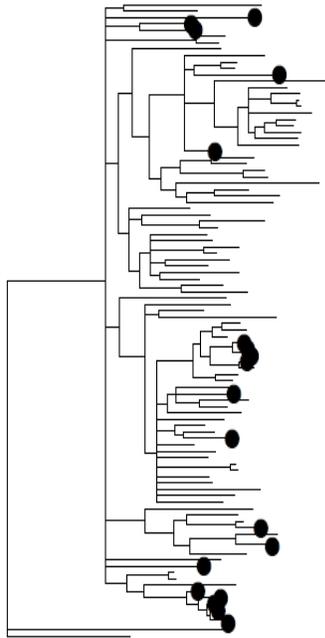


**Petén**

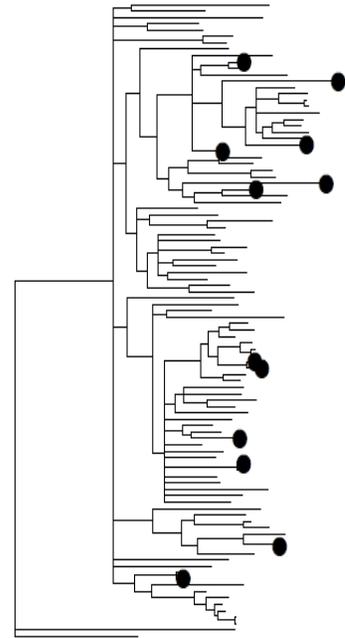
**Comunidad total**



**migratorias**



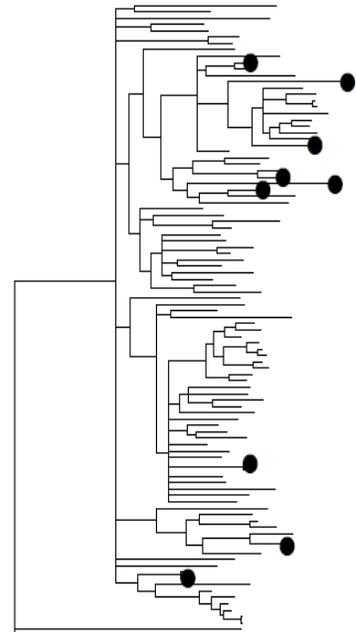
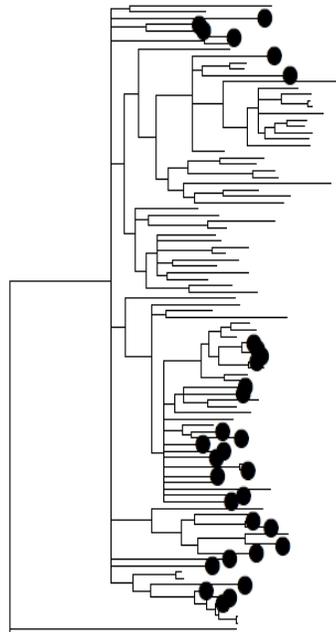
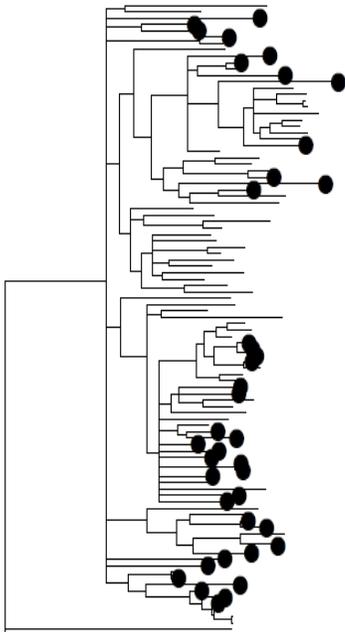
**residentes**



**Sierra Madre Occidental  
Comunidad total**

**migratorias**

**residentes**

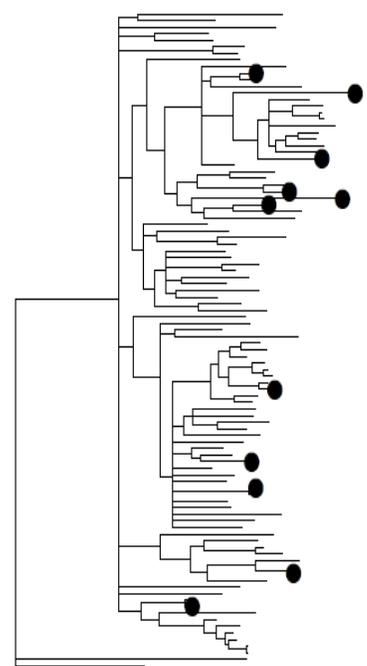
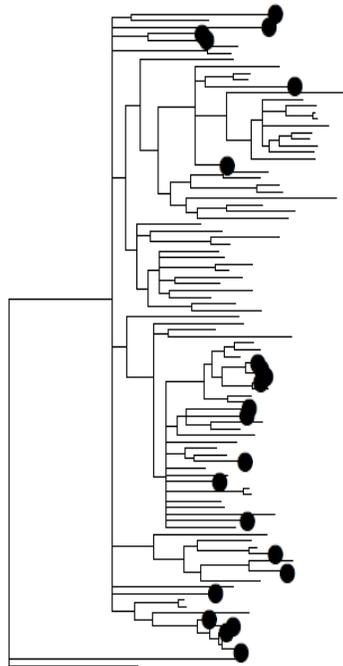
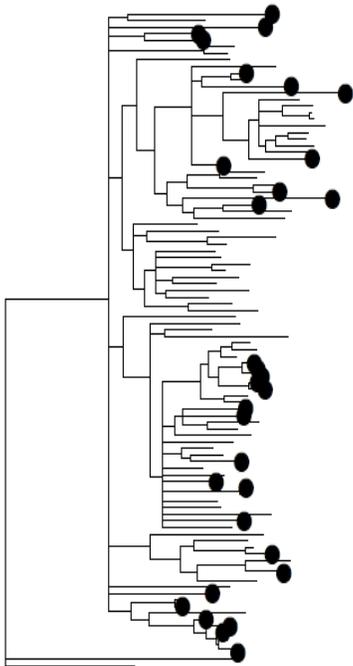


**Sierra Madre Oriental**

**Comunidad total**

**migratorias**

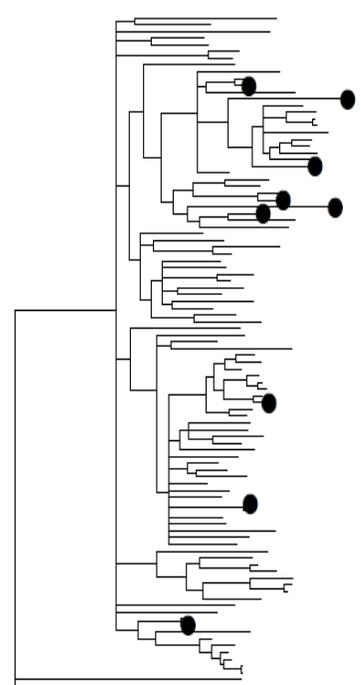
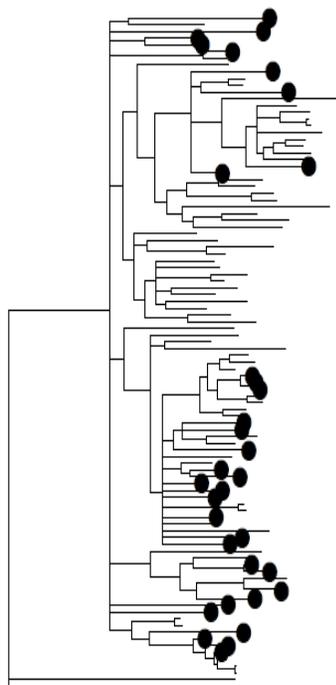
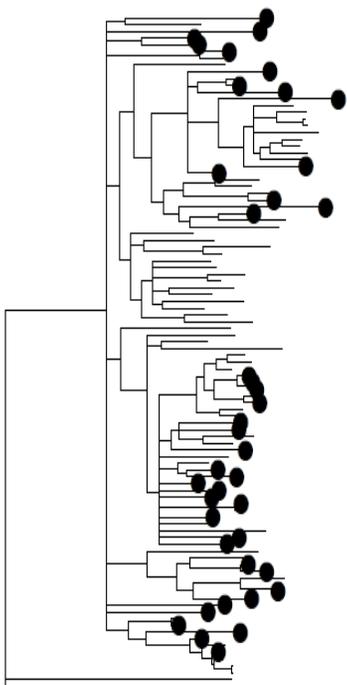
**residentes**



**Sierra Madre del Sur  
Comunidad total**

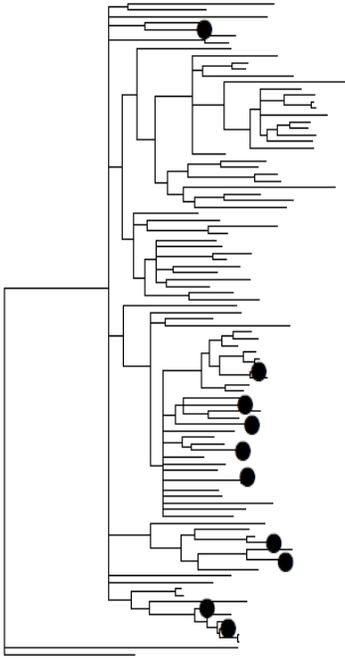
**migratorias**

**residentes**

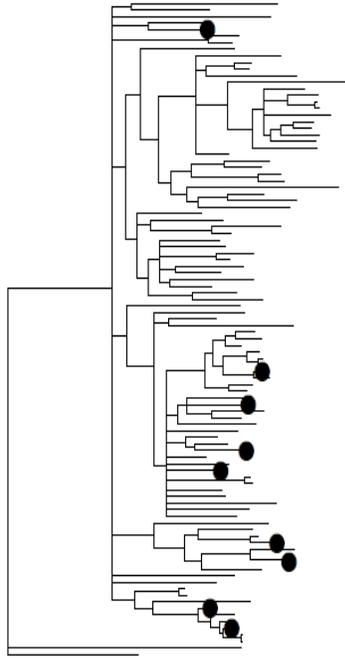


**Soconusco**

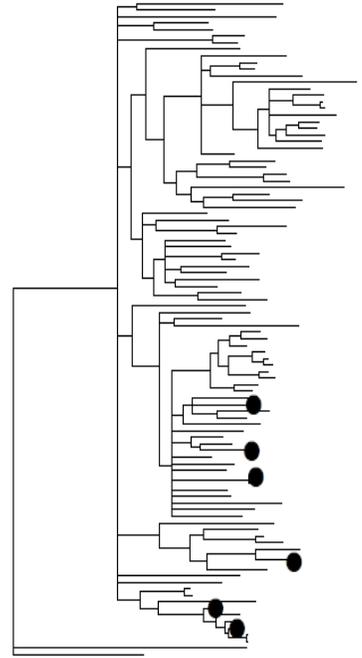
**Comunidad total  
Sonorense**



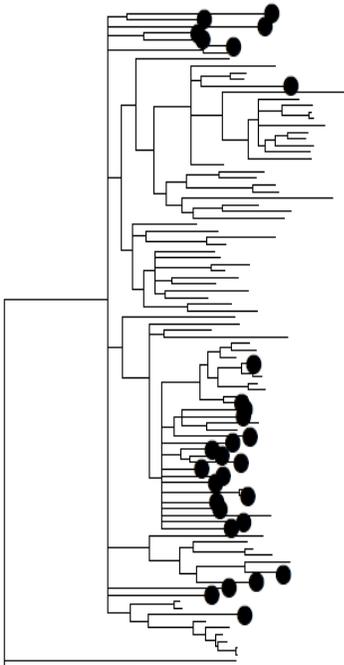
**migratorias**



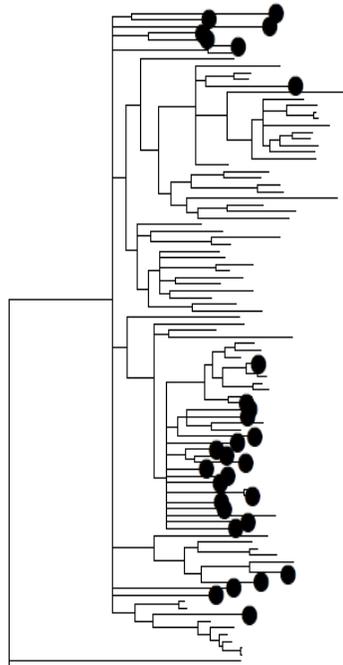
**residentes**



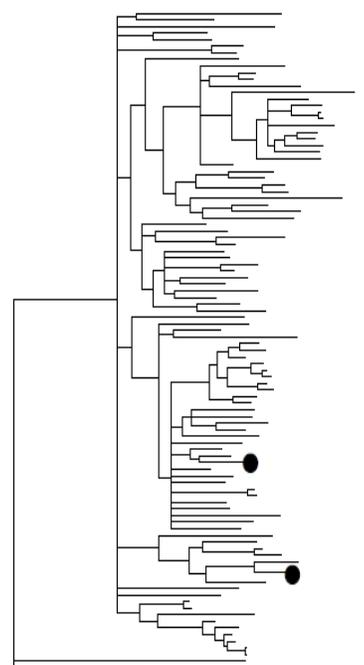
**Tamaulipeca  
Comunidad total**



**migratorias**



**residentes**



**Yucatán**