



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

**Efecto de la urbanización en la estructuración filogenética de ensambles de
colibríes en el Eje Neovolcánico Transversal**

TESIS

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

PRESENTA:

Aura Libertad Puga Caballero

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Luis Antonio Sánchez González
Facultad de Ciencias, UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM
Dr. Ian MacGregor Fors
Instituto de Ecología, INECOL

MÉXICO, D.F. Enero, 2016



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

Efecto de la urbanización en la estructuración filogenética de ensamblajes de colibríes en el Eje Neovolcánico Transversal

TESIS

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

PRESENTA:

Aura Libertad Puga Caballero

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Luis Antonio Sánchez González
Facultad de Ciencias, UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM
Dr. Ian MacGregor Fors
Instituto de Ecología, INECOL

MÉXICO, D.F. Enero, 2016



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/856/15

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **31 de agosto de 2015** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** del (la) alumno (a) **PUGA CABALLERO AURA LIBERTAD** con número de cuenta **303090658** con la tesis titulada "**Efecto de la urbanización en la estructuración filogenética de ensamblajes de colibríes en el Eje Neovolcánico Transversal**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ**:

Presidente: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Vocal: DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ
Secretario: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Suplente: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
Suplente: DR. IAN MACGREGOR FORS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 26 de noviembre de 2015

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/mnm



Agradecimientos

Agradezco primeramente al Posgrado de Ciencias Biológicas, UNAM por aceptarme en su programa de Maestría en el período 2014-1 a 2015-2 y por brindarme cursos y herramientas para poder desarrollar y finalizar mi proyecto de tesis.

Igualmente quiero agradecer a CONACYT por el apoyo económico que recibí de parte de su programa de becas lo cual también permitió el desarrollo de este proyecto.

Agradezco a mi Tutor, Dr. Luis Antonio Sánchez González, y a los miembros de mi comité Tutor, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga y Dr. Ian MacGregor Fors por su constante apoyo, seguimiento, correcciones y recomendaciones a este proyecto de tesis, lo cual fue una pieza importante de mi desarrollo profesional.

Agradecimientos a título personal

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México y al Posgrado de Ciencias Biológicas por ser grandes contribuyentes en mi formación, y por brindarme las herramientas para mi desarrollo profesional.

Al Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias y a todo su equipo de trabajo, por ser una fuente de información, conocimiento y apoyo para el desarrollo de mi proyecto de tesis de maestría.

A mi Tutor, Dr. Luis Antonio Sánchez González, por su apoyo y guía durante la maestría. Igualmente agradezco a mi comité Tutor, Dra. María del Coro Arizmendi y Dr. Ian MacGregor Fors por sus observaciones y aportaciones a mi proyecto de tesis. También le agradezco a los doctores Adolfo Navarro, Luis Eguiarte y Carlos Lara por su participación como Jurado en la evaluación de tesis.

Mi muy especial agradecimiento a mis compañeros de laboratorio: Marisol Ocampo, Alfonsina Hernández, Arturo Olvera, César Ríos, Leopoldo Vázquez, Fernanda Bribiesca, Héctor Cayetano, Vanessa Ayala, Marco Ortíz, Luis Enrique Sánchez (tapatío), Claudia Gutiérrez, Ricardo Contreras, Ángel Rodríguez, Deborah Espinosa con los que pude discutir y aprender para el desarrollo de nuevas ideas y proyectos. Igualmente, estoy muy agradecida con Fanny Rebón y Alejandro Gordillo por su apoyo y consejos durante la maestría. También le agradezco a Rubén Ortega y Rafael Calderón por sus lecciones de aves urbanas.

A mi familia y amigos todos los agradecimientos. A mamá y papá por su apoyo y tolerancia incondicional, a mi hermano por sus consejos. A los Compas, Hugo, Julio, Karina, Carlos y Habib, por hacer mis días más divertidos todos estos años.

ÍNDICE

Resumen.....	1
<i>Abstract.....</i>	<i>1</i>
Introducción.....	2
<i>Objetivos.....</i>	<i>7</i>
<i>Hipótesis.....</i>	<i>7</i>
Pregunta 1.....	9
<i>Método.....</i>	<i>9</i>
<i>Resultados.....</i>	<i>13</i>
<i>Discusión.....</i>	<i>26</i>
Pregunta 2.....	32
<i>Método.....</i>	<i>32</i>
<i>Resultados.....</i>	<i>37</i>
<i>Discusión.....</i>	<i>48</i>
Conclusiones.....	50
Literatura citada.....	51

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Cuadro 1. Caracterización de las ciudades.....	14
Figura 1. Árbol recortado obtenido del análisis de IB.....	15
Cuadro 2. Lista de especies de colibríes del Eje Neovolcánico.....	16
Figura 2. Número de especies de la Familia Trochilidae para cinco ciudades del Eje Neovolcánico.....	18
Figura 3. Se muestra el árbol resultante de IB recortado.....	19
Figura 4. Índice de Relación Neta (NRI) e Índice del Taxón más Cercano (NTI) de las ciudades de estudio para cada tipo de ensamble.....	21
Figura 5. Índice de Relación Neta (NRI) e Índice del Taxón más Cercano (NTI) para cada tipo de ensamble de colibríes del Eje Neovolcánico.....	21
Figura 6. Valores de β filogenética, β_{sor} y β_{Sim} para cada tipo de ensamble (pre-urbano hipotético, urbano).....	23
Figura 7. Relaciones entre ensambles de colibríes de cinco ciudades del Eje Neovolcánico Transversal para β filogenética (A), β_{sor} (B) y β_{Sim} (C).....	24
Figura 8. Relaciones entre ensambles de colibríes de cinco ciudades del Eje Neovolcánico Transversal para β filogenética (A), β_{sor} (B) y β_{Sim} (C).....	25
Figura 9. Ubicación de las ciudades de estudio (polígonos negros) con respecto a las Ecoregiones.....	34
Figura 10. Esquema de las medidas morfométricas tomadas de los ejemplares de colección.....	35
Cuadro 3. Lista de especies de colibríes del Eje Neovolcánico y número de ejemplares machos medidos en colecciones científicas.....	38
Cuadro 4. Atributos morfométricos de colibríes del Eje Neovolcánico.....	39
Cuadro 5. Atributos ecológicos de colibríes del Eje Neovolcánico.....	40
Figura 11. Tamaño del efecto estandarizado de la Varianza ($SES(Variance)$) de los caracteres morfométricos y ecológicos de las especies de colibríes presentes para cada tipo de ensamble.....	43
Cuadro 6. Variables respuesta para las seis bases de árboles de regresión. NA= la especie no tiene registro en el ensamble correspondiente.....	46
Figura 12. Árboles de clasificación.....	47

Resumen

El proceso de urbanización implica cambios drásticos en los ecosistemas existentes. En este estudio se describe la estructura de los ensambles colibríes urbanos (Familia Trochilidae) desde la perspectiva filogenética y fenotípica para determinar si la urbanización ha cambiado la dinámica de estructuración de dichos ensambles en cinco ciudades de México, situados a lo largo del Eje Neovolcánico (México, Guadalajara, Morelia, Querétaro, Puebla).

Se reconstruyeron las relaciones filogenéticas de 257 especies de colibríes, usando secuencias de ADN de ND2 y AK1 intrón 5 en un análisis de inferencia bayesiana. Además se determinaron dos tipos de ensambles para cada ciudad, ensambles pre-urbanos hipotéticos y ensambles urbanos. Utilizando la reconstrucción filogenética se calculó el Índice Relación Neta (NTI), el Índice de Taxón más cercano (NRI) y β filogenética para evaluar la estructuración filogenética. También se calcularon dos β taxonómicas (β_{sor} y β_{sim}) para contrastar los patrones de los ensambles pre-urbanos hipotéticos con los ensambles urbanos actuales. Los resultados de estos análisis mostraron que el proceso de urbanización ha modificado la estructura taxonómica y filogenética de los ensambles de colibríes en el área de estudio, lo que modifica la estructuración de los ensambles tanto en su composición taxonómica como en la filogenética, que parte de una estructuración filogenética agrupada a una dispersa. Igualmente se evaluaron caracteres morfométricos y ecológicos. La estructuración fenotípica de los ensambles fue evaluada utilizando dos métodos: tamaño del efecto estandarizado de la varianza (*SES Variance*) y árboles de regresión. Considerando los resultados de los análisis realizados en este estudio se concluye que la urbanización modifica la estructuración filogenética, taxonómica y fenotípica de los ensambles de colibríes en el Eje Neovolcánico Transversal debido a que la reducción de recursos intensifica la competencia interespecífica en este grupo de aves.

Abstract

The urbanization process involves drastic changes in existing ecosystems. In this study, I describe the structure of urban hummingbirds (Family Trochilidae) ensembles from both phylogenetic and phenotypic perspectives to determine whether urbanization has changed the structuration dynamics of such ensembles in five cities of Mexico located along the Neovolcanic Belt (i.e., Mexico, Guadalajara, Morelia, Querétaro, Puebla).

Phylogenetic relationships of 257 species of hummingbirds were reconstructed using DNA sequences (ND2 and intron 5 AK1) and a Bayesian Inference analysis. In addition, two types of ensembles for each city were determined, hypothetical pre-urban ensembles and urban ensembles. Using phylogenetic reconstruction the Net Relatedness Index (NRI), the Nearest Taxon Index (NRI) and phylogenetic β were calculated, to assess the phylogenetic structure. Besides, two taxonomic β (β_{sor} and β_{sim}) were calculated to compare the patterns of hypothetical pre-urban ensembles with urban ensembles. The results showed that the process of urbanization has changed the taxonomic and phylogenetic structure hummingbirds ensembles in the study area, which has modified the structure of ensembles in both taxonomic and phylogenetic composition, the latest part from a phylogenetic structuring grouped to an overdispersed structure. Also morphometric and ecological features were evaluated. Phenotypic structure was evaluated using two methods: size standardized effect of variance (*SES Variance*) and regression trees. Considering the results of the analysis performed in this study, I concluded that urbanization changes the phylogenetic, taxonomic and phenotypic structure of hummingbirds ensembles on Neovolcánico Belt due to the reduction in resources that intensifies the interspecific competition in this group of birds.

Introducción

Uno de los objetivos de la ecología de comunidades es elucidar los procesos involucrados en el ensamblaje de una comunidad (Emerson y Gillespie, 2008; Cavender-Bares et al., 2009). Para esto, actualmente la ecología de comunidades conjunta información filogenética, geográfica, fenotípica y ecológica de las especies coexistentes, reconociendo que la dinámica de la comunidad está determinada por la historia evolutiva de las especies, así como sus interacciones pasadas y actuales (Webb et al., 2002; Ellers, 2010).

Conocer el proceso de ensamblaje de una comunidad nos permitiría predecir las respuestas de las comunidades a diferentes tipos de disturbios, incluyendo el antropogénico, así como posibles soluciones para disminuir el impacto en ellas (Cavender-Bares et al., 2009; Ding et al., 2012). Aunque en los últimos años se han publicado varios trabajos que analizan a las comunidades desde esta perspectiva integral, poco se ha descrito de cómo la urbanización puede modificar la dinámica en la que especies cercanamente relacionadas han re-ordenado sus distribuciones. Igualmente, existen pocos trabajos que busquen atributos clave que favorezcan la supervivencia en hábitats urbanos de especies con un régimen trófico relativamente restringido, como en los colibríes.

Estructuración Filogenética

El conocimiento de las relaciones filogenéticas de las especies que conforman una comunidad es una pieza clave para elucidar una parte importante de los procesos que intervienen en el ensamblaje de la misma (McPeck y Miller, 1996; Losos, 1996; Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009). El proceso de ensamblaje de una comunidad está determinado por varios factores que operan a diferentes escalas espaciales y temporales. Estos factores van desde las limitaciones en las capacidades de dispersión de las especies y la historia biogeográfica de los linajes hasta la heterogeneidad ambiental, interacciones entre niveles tróficos, extinciones, especiación y perturbaciones en el hábitat (Emerson y Gillespie, 2008; Cavender-Bares et al., 2009; Fine y Kembel, 2011). A escalas menores, dos factores importantes para el ensamblaje de comunidades son la competencia interespecífica y el filtrado de hábitat. En el filtrado de hábitat, las especies cercanamente emparentadas generalmente son muy similares entre sí y en sus requerimientos (más que lo esperado al azar), lo cual les permitiría coexistir en los mismos espacios geográficos a través de un ordenamiento de las especies en los hábitat o del desplazamiento de caracteres; pero esa alta similitud también podría producir una intensa competencia y generar exclusión competitiva (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009). Entonces, se podría esperar que la distancia filogenética influya en la determinación de la coexistencia de las especies en un comunidad.

Al analizar la estructuración filogenética de una comunidad nos interesa conocer el grado de cercanía filogenética entre las especies que la conforman. Para esto, primero se utilizan árboles de relaciones (filogenéticos) que permiten representar gráficamente hipótesis de parentesco (Baum y Smith, 2013). Los métodos para generar hipótesis de parentesco entre las especies son diversos y se pueden basar en caracteres morfológicos o moleculares (Gotelli, 2004; Baum y Smith, 2013). Cuando se genera una hipótesis filogenética con caracteres moleculares, también se puede calcular los largos de rama que son una cuantificación de la distancia o cantidad de diferencias entre las secuencias moleculares de las especies (Baum y Smith, 2013).

La medición de estructuración filogenética de una comunidad consiste en calcular la media de las distancias filogenéticas entre las especies coexistentes para ser comparada con patrones de ensamblaje hechos al azar (Webb et al., 2002; Gotelli, 2004). De este procedimiento se pueden obtener dos índices: el NRI (Índice de Relación Neta) y el NTI (Índice del Taxón más Cercano). Estos índices pueden representar dos distintos patrones de coexistencia, *dispersión* o *agrupamiento*. Cuando los índices muestran patrones de dispersión, es posible que la competencia interespecífica sea el factor preponderante en el proceso de ensamblaje de la comunidad (Webb et al., 2002; Gotelli, 2004; Cavender-Bares et al., 2009), mientras que el patrón de agrupamiento se presenta cuando el filtrado de hábitat es el factor principal (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009). Ambos índices presentarán valores positivos si la estructuración filogenética de la comunidad es agrupada, o negativos cuando el patrón que sigue la comunidad es de dispersión. Sin embargo, estos índices presentan diferentes sensibilidades. El NRI, cuantifica la estructuración a lo largo de toda la filogenia, mientras que el NTI la cuantifica hacia a las puntas del árbol filogenético (Webb et al., 2002). Estos dos patrones son dependientes de la escala espacial y filogenética. A medida que aumenta la escala espacial se tiende al agrupamiento filogenético, puesto que la heterogeneidad de hábitats permite que especies cercanamente emparentadas y con requerimientos ambientales similares puedan distribuirse en el espacio. Inversamente, el grado de cercanía filogenética tiende a la dispersión en las escalas más pequeñas, debido a que la similitud morfológica y de requerimientos fomenta interacciones competitivas (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009).

β filogenética y β taxonómica

Las β filogenética y taxonómica proveen una perspectiva complementaria a los análisis de estructuración filogenética y que permiten cuantificar las diferencias entre comunidades (Graham y Fine, 2008). El recambio de especies en el espacio es resultado de procesos ecológicos y evolutivos (Fine y Kembel, 2011). La cuantificación de este recambio se puede realizar a través del cálculo de la β

taxonómica y β filogenética, las cuales brindan una perspectiva complementaria a las medidas de estructuración filogenética (Graham y Fine, 2008). Estas dos medidas muestran los cambios en la composición y en las relaciones filogenéticas de las especies que coexisten en comunidades en el espacio (Koleff, 2005; Graham y Fine, 2008). El uso conjunto de la β filogenética y β taxonómicas permite evaluar los factores históricos y ambientales que dirigen el ensamblaje de comunidades (Chave et al., 2007; Graham y Fine, 2008; Cavender-Bares et al., 2009).

En general, la β taxonómica cuantifica la diferencia en la composición de especies de dos comunidades, sin embargo existen una gran variedad de índices con diferentes capacidades de capturar las diferencias (Magurran, 2004; Koleff, 2005). Algunos índices β son sensibles a los cambios en las especies compartidas por ambas comunidades, siendo considerados más como medidas de similitud, como β Jaccard (β_j) y β Sorensen (β_{sor}). En estos índices, los valores bajos se interpretan como alto grado de recambio de especies (Koleff, 2005). Otros índices β , como β_{sim} , se enfocan en los componentes no compartidos por las comunidades, por lo que se les considera como medidas de recambio, y especialmente β_{sim} cuantifica a las especies únicas y no es sensible a los ligeros cambios locales entre comunidades (Lennon et al., 2001; Koleff, 2005; Baselga, 2012).

La β filogenética mide los cambios de relaciones filogenéticas de las comunidades en función de gradientes espaciales y ambientales. En la β filogenética se utiliza la filogenia y la tasa de evolución de caracteres (largo de rama) para calcular la divergencia de las especies coexistentes en las comunidades (Chave et al., 2007). En este sentido, aun cuando dos comunidades presenten composiciones similares (β taxonómica), la β filogenética podrá reflejar las diferencias en la estructuración de la comunidad (Webb et al., 2002; Graham y Fine, 2008). El uso conjunto de la β taxonómica y la β filogenética permiten inferir el impacto de cambios ambientales en la estructura de las comunidades (Graham y Fine, 2008).

Estructuración fenotípica

Al igual que el conocimiento de relaciones filogenéticas, los análisis de la estructura fenotípica de una comunidad pueden ayudar a entender su proceso de ensamblaje (Webb et al., 2002; Ding et al., 2012), puesto que las especies que conforman una comunidad tienen el potencial de interactuar entre ellas, ya que comparten espacio y tiempo, y dichas interacciones están cimentadas en las similitudes y diferencias fenotípicas y ecológicas entre ellas (McPeck y Miller, 1996; Webb et al., 2002; Gotelli, 2004; Cavender-Bares et al., 2009).

Cuando se analiza la estructura fenotípica de una comunidad se pueden observar dos tipos de patrones: (1) atracción fenotípica, o (2) repulsión fenotípica. La atracción fenotípica se presenta cuando

el hábitat ejerce un efecto de filtro biológico sobre las especies, favoreciendo determinados fenotipos. Sin embargo, para que la atracción fenotípica se presente en especies coexistentes cercanamente relacionadas, debe presentarse un proceso de desplazamiento de caracteres que les permita reordenarse dentro la misma comunidad sin competir intensamente (Webb et al., 2002; Emerson y Gillespie, 2008). La repulsión fenotípica se presenta cuando especies coexistentes poseen el mismo fenotipo para aprovechar los mismos recursos por los cuales competirán. El resultado final de la interacción competitiva sin el desplazamiento de caracteres es la exclusión de una de las especies de la comunidad (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009).

Filogenia y ecología de comunidades de colibríes

Los colibríes conforman la familia Trochilidae, la cual cuenta con 338 especies de distribución exclusiva en el continente Americano (Howell y Webb, 1995; del Hoyo et al., 1999; McGuire et al., 2014). Se distinguen por ser aves de pequeño tamaño, vuelo rápido, plumaje brillante, por su dieta principalmente nectarívora y por aprovechar una amplia variedad de hábitats (Howell y Webb, 1995; del Hoyo et al., 1999). La familia se divide en nueve clados: Jacobinos (Topazini), Ermitaños (Phaethornithinae), Mangos (Polytmini), Brillantes (Coeligenini), Coquetas (Lophornithini), Patagóna (Patagonini), Gemas de Montaña (Lampornithini), Abejas (Mellisugini) y Esmeraldas (Trochilini), y que poseen morfologías distintivas (McGuire et al., 2007; McGuire et al., 2014).

Esta variedad de morfologías permiten que las especies de colibríes puedan coexistir y formar comunidades complejas. Los colibríes presentan diferentes mecanismos de repartición de recursos entre especies otras especies de colibríes y con otras especies nectarívoras (Brown y Bowers, 1985; Ornelas et al., 2002; Lara et al., 2011). Dos de los principales mecanismos son la variación temporal y espacial en las visitas a las fuentes de alimento. La variación temporal consiste en diferentes picos de frecuencia de visitas a lo largo del día (Lara et al., 2011). Por otra parte, la variación espacial consiste en el forrajeo de diferentes áreas o en distintos estratos de la vegetación (Ornelas et al., 2002; Lara et al., 2011). Otro mecanismo importante es a través de la coexistencia de especies de diferentes tamaños; en este caso, en los diferentes puntos de forrajeo se encontrara una especie para cada categoría de tamaño (p.e. pequeño, mediano, grande; Brown y Bowers, 1985; Ornelas et al., 2002).

Actualmente, se cuenta con una hipótesis filogenética para la familia Trochilidae basada en genes mitocondriales y nucleares (McGuire et al., 2014) que ha resultado ser consistente y ha dado lugar para nuevos análisis de la estructuración filogenética de comunidades en diferentes gradientes ambientales (Graham et al., 2009, 2012).

Urbanización y comunidades biológicas

La urbanización es el proceso de asentamiento de poblaciones humanas en el que se modifican a los ecosistemas preexistentes para satisfacer las necesidades humanas (Marzluff et al., 2001). La principal preocupación de la urbanización es su acelerada tasa de crecimiento (Naciones Unidas, 2014), lo cual señala la necesidad de entender su afecto sobre la biodiversidad para poder contrarrestarla efectivamente.

El proceso de urbanización implica modificaciones drásticas en los ecosistemas preexistentes, lo que eventualmente genera una importante pérdida de la biodiversidad a diferentes escalas (Vitousek et al., 1997; Niemelä, 1999; Czech et al., 2000; Grimm et al., 2000; Marzluff et al., 2001). Tras el desarrollo urbano, pocas especies suelen ser capaces de utilizar el conjunto de condiciones, atributos y estructuras urbanas, lo cual propicia la conformación de comunidades diferentes a las que se encuentran en hábitats contiguos no-urbanos (Emlen, 1974; Blair, 1996; Clergeau et al., 2001; McKinney, 2002; Lim y Sodhi, 2004; Chace y Walsh, 2006; Croci et al., 2008; Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors, 2011). Distintos trabajos han descrito los patrones emergentes resultantes del efecto de la urbanización sobre las comunidades de aves: desde patrones particulares de composición y estructuración de las comunidades hasta atributos específicos de las especies que pueden beneficiarlas en estos ambientes (Emlen, 1974; Blair, 1996; Clergeau et al. 2001; McKinney, 2002; Melles et al., 2003; Lim y Sodhi, 2004; Chace y Walsh, 2006; Croci et al., 2008; González-Oreja, 2011; Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors, 2011). Algunos estudios han demostrado que las especies que habitan en ambientes urbanos presentan características biológicas y ecológicas particulares que les permiten sobrevivir y ser exitosas en este tipo de hábitats (Chace y Walsh, 2006; Croci et al., 2008).

En este trabajo se analizó el efecto de la urbanización en ensamblajes de colibríes desde la perspectiva de taxonómica, filogenética y morfológica. También se evaluó como la urbanización repercute en la dinámica de ordenamiento entre especies, que además de estar cercanamente emparentadas, comparten el grupo trófico.

Objetivo general:

Determinar desde el aspecto filogenético y fenotípico si el proceso de urbanización ha modificado la estructura de ensamblajes de colibríes en ciudades del Eje Neovolcánico, así como determinar la probable existencia de caracteres clave para la presencia o exclusión de especies de colibríes en áreas urbanas.

Para poder cumplir el objetivo general, se le subdividirá en dos preguntas principales:

- 1) ¿La urbanización ha modificado la estructuración filogenética y taxonómica de los ensamblajes de colibríes en el Eje Neovolcánico Transversal?
- 2) ¿El proceso de urbanización ha ejercido un efecto de filtro biológico sobre los ensamblajes de colibríes del Eje Neovolcánico Transversal, modificando la estructuración fenotípica de los ensamblajes?

Objetivos particulares

Pregunta 1: Estructuración filogenética

1. Determinar el tipo de estructuración filogenética de los ensamblajes pre-urbanos hipotéticos.
2. Determinar el tipo de estructuración filogenética de los ensamblajes urbanos del Eje Neovolcánico Transversal (Ciudad de México, Guadalajara, Puebla, Querétaro, Morelia).
3. Calcular los índices β taxonómica y β filogenética para contrastar los patrones de los ensamblajes pre-urbanos hipotéticos con los ensamblajes actuales urbanos.

Pregunta 2: Estructuración fenotípica

4. Determinar la similitud de caracteres entre las especies que conforman los dos tipos de ensamblaje (pre-urbano hipotético, urbano).
5. Comparar la estructuración fenotípica de las comunidades urbanas y pre-urbanas y así identificar posibles caracteres clave que podrían permitir la utilización del hábitat urbano.

Para el desarrollo de este trabajo se respondieron las dos preguntas principales de forma independiente, y de igual forma se presenta el desglose de cada pregunta de forma separada a partir de los métodos.

Hipótesis

El proceso de urbanización ejerce un efecto de filtro biológico sobre los ensamblajes de colibríes del Eje Neovolcánico, generando pérdida de diversidad filogenética, taxonómica y fenotípica de esta familia como consecuencia de la modificación o sustitución de hábitats originales.

Dicha pérdida de diversidad se reflejará a través de lo siguiente:

- 1) Los ensamblajes urbanos de colibríes tenderán al agrupamiento filogenético en comparación con los ensamblajes hipotéticos. Entonces, la estructuración filogenética en los ensamblajes hipotéticos mostrará valores de los NTI y NRI negativos (estructuración sobre-dispersa), mientras que en los ensamblajes urbanos los valores de los índices serán más cercanos a 0, tendiendo así al agrupamiento filogenético.
- 2) Los índices β reflejarán que la urbanización tiene un efecto de filtro biológico sobre las especies de colibríes. Con respecto a la β filogenética, se espera que los valores disminuyan en los ensamblajes urbanos, reflejando que las especies persistentes pertenecen a clados específicos de la familia Trochilidae. En tanto que las β taxonómicas mostrarán que la composición de los ensamblajes urbanos serán más similares entre sí que con sus respectivos ensamblajes pre-urbanos hipotéticos.
- 3) Los ensamblajes en áreas urbanas mostrarán una reducción en la varianza de algunos de los caracteres estudiados, reflejando su importancia para la persistencia en dichos hábitats. Los ensamblajes pre-urbanos hipotéticos al ser más complejos presentarán valores de varianza mayores a los que presentarán los ensamblajes urbanos. Especialmente, si la urbanización tiene un efecto de filtro sobre las especies, seleccionará caracteres y reducirá sus valores varianzas. Estos caracteres estarán relacionados con la capacidad de las especies para tolerar cambios en el ambiente, con el aprovechamiento de una mayor variedad de recursos y con la evasión de depredadores.

En este caso, se puede esperar que área de distribución más grande, curvatura del pico más recta y mayor altura de colocación del nido sean los atributos que podrían permitirles a los colibríes del Eje Neovolcánico la utilización del hábitat urbano.

PREGUNTA 1:

¿La urbanización ha modificado la estructuración filogenética y taxonómica de los ensambles de colibríes en el Eje Neovolcánico Transversal?

Método

Análisis filogenético

Para la reconstrucción de las relaciones filogenéticas de los colibríes, se utilizaron secuencias de DNA de un gen mitocondrial (subunidad 2 de NADH deshidrogenasa, ND2) y un gen nuclear (intrón 5 de Adenilato Kinasa 1, AK1). Las secuencias fueron obtenidas de GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) y de una matriz de McGuire et al. (2007) disponible en TreeWeb (<http://treebase.org/treebase-web/home.html>). Como grupo externo se utilizó una especie de la Familia Apodidae, el vencejo de chimenea *Chaetura pelagica*. En el caso de *Chlorostilbon auriceps*, en el cual no se encontró secuencia disponible, se utilizó a *Chlorostilbon canivetti* en su lugar, siendo el pariente más cercano con secuencias disponibles para los análisis de estructuración filogenética (Monroe et al., 1995).

Las secuencias fueron concatenadas y alineadas utilizando MUSCLE (Edgar, 2004), implementando el programa Mesquite 3.0 (Maddison y Maddison, 2014). Se calcularon modelos evolutivos para cada gen utilizando MrModeltest (Nylander, 2004), empleando el criterio de información de Akaike (Akaike, 1973) para la elección de los modelos de sustitución con mejor ajuste.

Con lo anterior, se realizó la reconstrucción filogenética con los métodos de Inferencia Bayesiana (IB) y Máxima Verosimilitud (ML; por sus siglas en inglés). El análisis de IB fue realizado utilizando los dos modelos evolutivos correspondiente a cada gen, mientras que el análisis ML sólo fue corrido con un solo modelo para ambos genes (GTR+I+G). Para la reconstrucción con IB se utilizó el programa MrBayes 3.2, el cual realiza análisis de Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC por sus siglas en inglés) para generar múltiples árboles con diferentes combinaciones de parámetros (Ronquist et al., 2012). En la matriz de secuencias se delimitaron las secciones de los genes correspondientes y sus respectivos modelos evolutivos fueron especificados. El análisis de IB se corrió por 10 millones de generaciones con muestreos cada 1000 generaciones. Posteriormente la convergencia de las cadenas fue analizada utilizando el programa Tracer 1.5.0 (Rambaut y Drummond, 2007), el cual permite determinar si la MCMC ha alcanzado la fase estacionaria, así como la cantidad de generaciones que deben ser descartadas (*burn-in*). El resto de árboles se empleó para estimar el árbol de consenso de mayoría (>50%; Rambaut y Drummond, 2007; Hall, 2008). La reconstrucción filogenética con el método de ML se realizó en el programa RaxML (Stamatakis, 2006), empleando el modelo más

complejo de los calculados por MrModeltest. El análisis ML se evaluó con el método de *bootstrap* con 1000 iteraciones.

Los árboles filogenéticos fueron recortados considerando el clado en el que se incluyeran todas las especies presentes en el Eje Neovolcánico. Los grupos eliminados fueron Topazini (jacobinos) y Phaethornithinae (ermitaños), puesto que estos no cuentan con representantes en el área de estudio. El clado resultante incluye, de acuerdo a la topología propuesta, un ancestro común de todos los grupos y en el que están contenidas todas las especies presentes en la zona de este estudio.

Composición de ensamblajes

En este estudio, se utilizó el concepto de ensamblaje, el cual se definió como el conjunto de especies filogenéticamente relacionadas, pertenecientes al mismo grupo trófico que comparten tiempo y espacio (Fauth et al., 1996). Para comparar el efecto de la urbanización sobre la estructuración filogenética de los ensamblajes de colibríes en el Eje Neovolcánico, se determinaron dos tipos de ensamblajes: (1) pre-urbanos hipotéticos y (2) urbanos.

Previo a determinar los dos tipos de ensamblajes primero se delimitaron los polígonos de las ciudades estudiadas. Para delimitar adecuadamente los polígonos de las ciudades a estudiar se consideraron los siguientes criterios: (i) se determinó como centro de la matriz urbana al punto donde se localizan las unidades político-administrativas de cada ciudad, (ii) a partir del centro de la matriz urbana se construyó el polígono principal de la ciudad, considerando a áreas urbanizadas aledañas, (iii) se consideró como parte del polígono principal a áreas construidas conectadas a otras por al menos 1 km de espesor de área construida, (iv) o bien que la separación desde el área urbanizada principal sea menor a 500 m, (v) que el radio de urbanización del fragmento sea mayor a 1 km. Para esto, se delimitó el polígono de las cinco ciudades utilizando mapas Bing en QGIS (QGIS Development Team, 2013)

Los ensamblajes pre-urbanos hipotéticos se obtuvieron a partir de los mapas de distribuciones potenciales disponibles en el Geoportal de CONABIO (Navarro y Peterson, 2007). Cada mapa es resultado de la congruencia de cinco modelos con errores de omisión <5% y un posterior recorte para disminuir el error de comisión. Los mapas fueron superpuestos en los polígonos de las ciudades y se consideraron presencias si la distribución de la especie poseía al menos un pixel dentro de los polígonos. Los ensamblajes urbanos fueron determinados a través de la compilación de registros de presencia de especies de colibríes en cinco ciudades (Ciudad de México, Guadalajara, Puebla, Morelia, Querétaro) del Eje Neovolcánico Transversal a partir de registros publicados (MacGregor-Fors, 2008; Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors, 2009; MacGregor-Fors, 2010a, Malagamba-Rubio et al., 2013), listas especializadas (MacGregor-Fors, 2010b; Meléndez, et al., 2013), de comunicaciones personales y

de registros en línea del portal AverAves (<http://www.conabio.gob.mx/averaves/>). Puesto que la última fuente es una red de ciencia ciudadana, fue preciso utilizar filtros adicionales, para hacer más confiable los datos obtenidos de ella; sólo se consideraron aquellas especies que presentaban al menos dos registros diferentes que fueran de diferentes años y observadores. Además se consideraron sólo los registros fechados a partir del año 2000 y que se encontraran dentro de áreas urbanizadas y de áreas verdes embebidas en la matriz urbana. Sólo se consideraron registros que contaban con ubicación geográfica puntual que permitiera verificar que el registro se encontrara dentro del polígono definido previamente.

Complementariamente se realizó una caracterización de las ciudades estudiadas. Para esto se utilizaron los polígonos anteriormente definidos e imágenes satelitales. Las imágenes satelitales utilizadas son LANDSAT 8 OLI (USGS, 2014) con una resolución 100 m. Las imágenes obtenidas corresponden a los meses de Enero y Febrero 2014. Para este estudio se utilizó únicamente la banda 4-Infraroja, puesto que permite diferenciar la vegetación de otro tipo de materiales. Posteriormente para obtener los valores de vegetación/construcción para cada ciudad se escogieron 10 áreas verdes dentro de cada ciudad (e.g. parques, jardines, bosques) y registraron sus valores de reflectancia para la banda 4, y se obtuvo su respectiva media. Con las medias de reflectancia de las áreas verdes por ciudad se reclasificó los valores de la banda en dos grupos usando la media como umbral. Con el número de píxeles para cada clasificación se obtuvieron las dimensiones de las áreas verdes y de construcción multiplicándolo por la dimensión del píxel. Por último, se extrajo el número de población humana para cada ciudad del marco geoestadístico Nacional 2010 de INEGI (http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/geoestadistica/M_Geoestadistico.aspx). Se seleccionaron solo las localidades urbanas que se encuentran dentro del polígono urbano definido en este estudio, y se sumaron los valores de población total de cada localidad. También se obtuvo la información climática de cada ciudad se obtuvo de la capa climática para México, basada en la clasificación de Koppen disponible en el Geoportal de CONABIO (<http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>). Lo anterior se realizó en el programa ArcGIS 10.1(Esri, 2012).

Análisis de datos

Estructuración filogenética

Para la determinación del tipo de estructuración filogenética se calcularon los índices NTI y NRI de los dos tipos de ensambles (pre-urbano hipotético, urbano) de cada ciudad utilizando la paquetería *Picante* (Kembel et al., 2010) para R (R Development Core Team, 2008). El cálculo de dichos índices requiere introducir un árbol filogenético con sus respectivos largos de rama. De los análisis filogenéticos se

seleccionó el obtenido con IB, por ser el que contaba con la topología más similar a las filogenias publicadas (McGuire et al., 2007; McGuire et al., 2014). También, se introdujo para su análisis una matriz de presencias/ausencias con base en las listas de cada tipo de ensamble por ciudad.

Para determinar si la urbanización ha modificado consistentemente el proceso de estructuración de ensamblajes de colibríes en el Eje Neovolcánico, se calcularon medias e intervalos de confianza simétricos del 84% de ambos índices para cada tipo de ensamble. La comparación de intervalos de confianza al 84% tienen la potencia de reflejar diferencias de muestras con la misma eficiencia que pruebas de t con $\alpha=0.05$ y además tener una representación gráfica del comportamiento de las muestras (Payton et al., 2003).

β filogenética y β taxonómica (β_{sor} y β_{sim})

El cálculo de los índices β taxonómica y β filogenética fue realizado con dos paqueterías para R, *Vegan* (Oksanen et al., 2013) y *Picante* (Kembel et al., 2010), respectivamente. El valor de β filogenética para cada ciudad fue obtenido utilizando el árbol filogenético obtenido para este trabajo. La β taxonómica fue calculada utilizando dos índices, β_{sor} y β_{sim} . Esos índices pertenecen a la misma familia de índices β y cuantifican diferentes fenómenos involucrados en el cambio de composición de comunidades y ensamblajes. La β_{sor} cuantifica las diferencias totales, mientras que la β_{sim} descompone parte de la diferencia para medir el recambio de especies, además de que es capaz de detectar anidamiento entre comunidades (Lennon et al., 2001; Baselga, 2010, 2012).

Los valores de los índices fueron comparados de dos maneras, histórica y ecológica. La comparación histórica consistió en calcular los valores de β entre ensamblajes del mismo tipo, con el objetivo de contrastar las relaciones de β hipotéticas con las relaciones de β actuales. Para esto, se obtuvieron medias e intervalos de confianza simétricos del 84% (Payton et al., 2003) para los tipos de ensamble. De manera complementaria, se realizaron análisis de agrupamiento entre ensamblajes del mismo tipo (pre-urbano hipotético, urbano), lo cual permitió comparar los cambios en las relaciones entre los valores de β generados por la urbanización.

Para la construcción de los dendrogramas se aplicó el criterio *complete linkage*, el cual liga objetos sólo si todos sus componentes están relacionados (Legendre y Legendre, 1998). Igualmente, el análisis ecológico consistió en la realización de dendrogramas de agrupamiento para cada índice β incluyendo a los ensamblajes por igual, sin importar su tipo. Los agrupamientos fueron realizados utilizando la paquetería *Vegan* (Oksanen et al., 2013) para R (R Development Core Team, 2008). Los dendrogramas obtenidos fueron evaluados con el método *bootstrap* con 100 iteraciones para determinar

su nivel de confianza (Felsenstein, 1985).

Resultados

Análisis filogenético

La reconstrucción filogenética se realizó con 257 especies de la familia Trochilidae y una especie de la familia Apodidae (*Chaetura pelagica*) como grupo externo. Los modelos evolutivos calculados para los genes ND2 e intrón 5 AK1 fueron GTR+I+G y K-2, respectivamente.

Las topologías obtenidas con los métodos IB y ML concordaron con propuestas previas en al menos en siete de los nueve clados principales (p.e. Topazini, Phaethornithinae, Polytmmini, Lophornithini, Coeligenini, Patagonini, Lampornithini, Mellisugini, Trochilini; McGuire et al., 2007; McGuire et al., 2014). El árbol resultante del análisis de IB se diferenció en que, en este trabajo, Patagonini se recupera como grupo hermano del clado Lampornithini+Mellisugini, mientras que en filogenias anteriores se propone como grupo hermano del clado Lampornithini+ Mellisugini+ Trochilini (McGuire et al., 2007; McGuire et al., 2014). Por otra parte, el árbol resultante del análisis de ML se diferenció por partir al grupo Polytmmini en dos clados, reconstruyéndolo como un grupo polifilético. Para los análisis posteriores se recortó el árbol de IB (Figura 1), excluyendo a los clados Topazini y Phaethornithinae, puesto que no hay presencia de estos clados en la lista obtenida para el Eje Neovolcánico.

Composición de ensambles

Con base en la superposición de mapas de distribución potencial de las especies de colibríes, se obtuvo una lista total de 19 especies de colibríes para las ciudades del Eje Neovolcánico (Navarro y Peterson, 2007; Cuadro 2). De este lista, 16 especies son residentes y tres especies son migratorias (*Archilochus colubris*, *Selasphorus rufus*, *S. sasin*).

Los registros urbanos de colibríes varían entre ciudades. En la base resultante para este estudio, la ciudad de México contó con la mayor cantidad de registros (1,349), mientras que la ciudad de Querétaro presentó la menor cantidad de registros (24; Cuadro 1). Las ciudades de Puebla y Morelia presentaron el número de especies pre-urbanas hipotéticas más alta, con 16 especies, sin embargo, en cuanto al número de especies urbanas, presentaron seis y siete, con diferencias de 10 (62.5%) y nueve especies (56.25%), respectivamente. El siguiente número de especies pre-urbanas hipotéticas más alto lo presenta la ciudad de México (14 especies) con una diferencia de sólo una especie (7.14%). La ciudad de Guadalajara, por su parte presenta 13 especies en la lista hipotética y siete en la lista urbana (diferencia de seis especies; 46.15%). Finalmente, Querétaro con el menor número de especies, siete

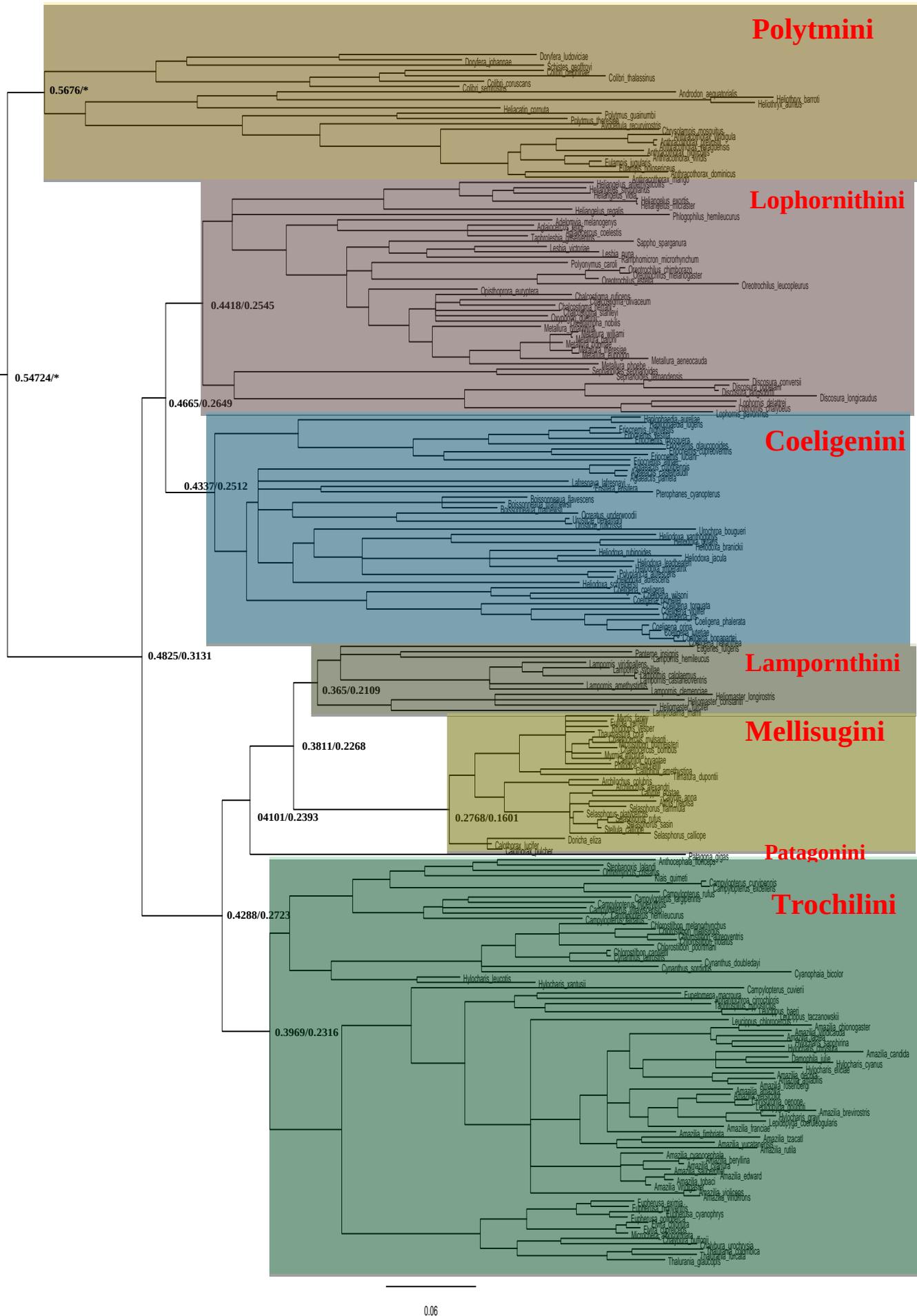
especies pre-urbanas hipotéticas y tres en la lista urbana, teniendo una diferencia de cuatro especies (57.14%; Figura 2).

El clado más diverso en las ciudades estudiadas es Mellisugini (ocho especies), seguido por Trochilini (seis especies) y Lampornithini (cuatro especies), mientras que el menos diverso es Polytmmini (una especie; Figuras 3). Los cinco clados restantes (Topazini, Phaethornithinae, Lophornithini, Coeligenini, Patagonini), no tienen especies representadas en el ensamble del Eje Neovolcánico.

Cuadro 1. Caracterización de las ciudades. Sup.Tot.= Superficie Total, Sup.Veg.= Superficie de vegetación, Sup.Con.= Superficie de construcción, PÁV/ÁC= Proporción de superficie de vegetación/superficie total, Pob.= Población humana, No. Reg.= Número de registros de especies de colibríes.

Ciudad	Sup.Tot. km ²	Sup.Veg. km ²	Sup.Con. km ²	PÁV/ÁC %	Pob. hab.	Clima	No. Reg.
Guadalajara	467.42	31.75	435.67	7.288	3,802,869	Af	91
Morelia	94.7	13.16	81.54	16.136	597,511	Cw	141
Querétaro	185.84	12.48	173.36	7.201	856,682	BS	24
México	1,573.18	164.72	1,408.46	11.695	17,755,119	Cw	1349
Puebla	294.13	3.53	290.59	1.215	1,917,294	Cw	95

Figura 1. Árbol recortado obtenido del análisis de IB. Las probabilidades posteriores (PP) de los clados principales se encuentran en el nodo correspondiente. Los valores antes de las diagonales corresponden a los valores de PP de IB; los valores posteriores a la diagonal corresponden a los valores de soporte obtenidos de ML con *bootstrap* de 1000 iteraciones. * Indica diferencias entre las topologías de IB y ML.



Cuadro 2. Lista de especies de colibríes del Eje Neovolcánico. H= presencias hipotéticas, U= registros actuales en ciudades

Especie	Ciudades de estudio									
	Guadalajara		Morelia		Querétaro		México		Puebla	
	H	U	H	U	H	U	H	U	H	U
APODIFORMES										
Trochilidae										
Trochilinae										
<i>Colibri thalassinus</i>	•		•				•	•	•	•
<i>Eugenes fulgens</i>	•		•	•	•		•	•	•	
<i>Heliomaster constantii</i>	•	•	•						•	
<i>Lampornis amethystinus</i>							•	•		
<i>Lampornis clemenciae</i>	•	•	•	•			•	•	•	
<i>Tilmatura dupontii</i>			•				•	•	•	
<i>Calothorax lucifer</i>	•		•		•	•	•	•	•	
<i>Calothorax pulcher</i>										•
<i>Archilochus colubris</i> ^M	•									
<i>Atthis heloisa</i>			•				•	•	•	
<i>Selasphorus platycercus</i>	•	•	•	•	•		•	•		
<i>Selasphorus rufus</i> ^M	•		•		•		•	•	•	
<i>Selasphorus sasin</i> ^M			•				•		•	
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	•		•						•	

Cuadro 2. (Continuación)

Especie	Ciudades de estudio										
	Guadalajara		Morelia		Querétaro		México		Puebla		
	H	U	H	U	H	U	H	U	H	U	
<i>Cynanthus sordidus</i>			•							•	•
<i>Cynanthus latirostris</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Amazilia beryllina</i>	•	•	•	•			•	•	•	•	
<i>Amazilia violiceps</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Hylocharis leucotis</i>	•	•	•	•	•		•	•	•	•	•

^M: especie migratoria

Figura 2. Número de especies de la Familia Trochilidae para cinco ciudades del Eje Neovolcánico. H= ensamble pre-urbano hipotético, U= ensamble urbano, Mx= México, G= Guadalajara, Mo= Morelia, Q= Querétaro, P= Puebla.

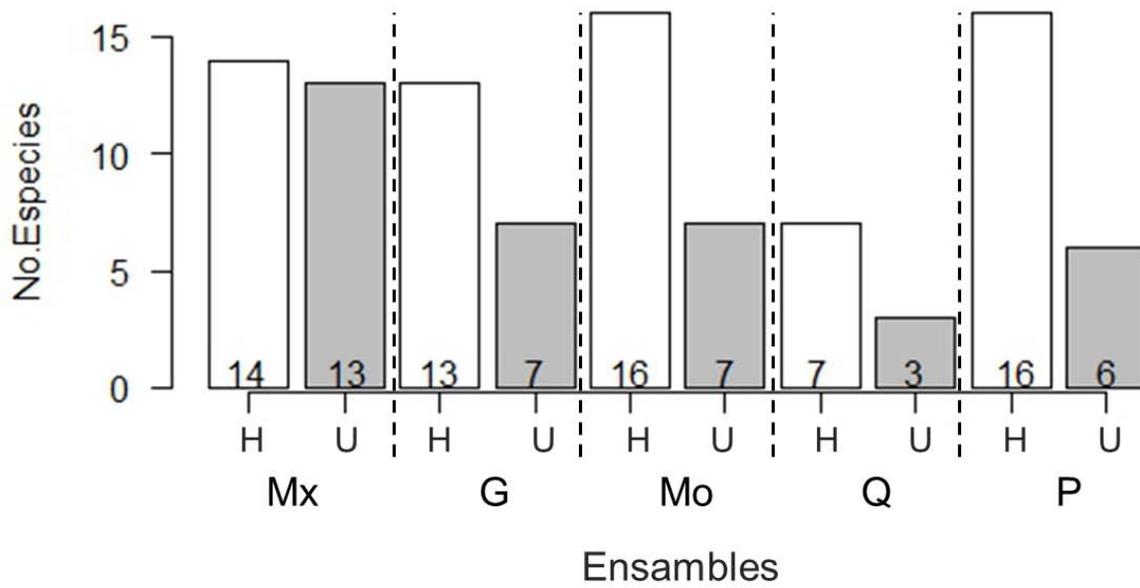
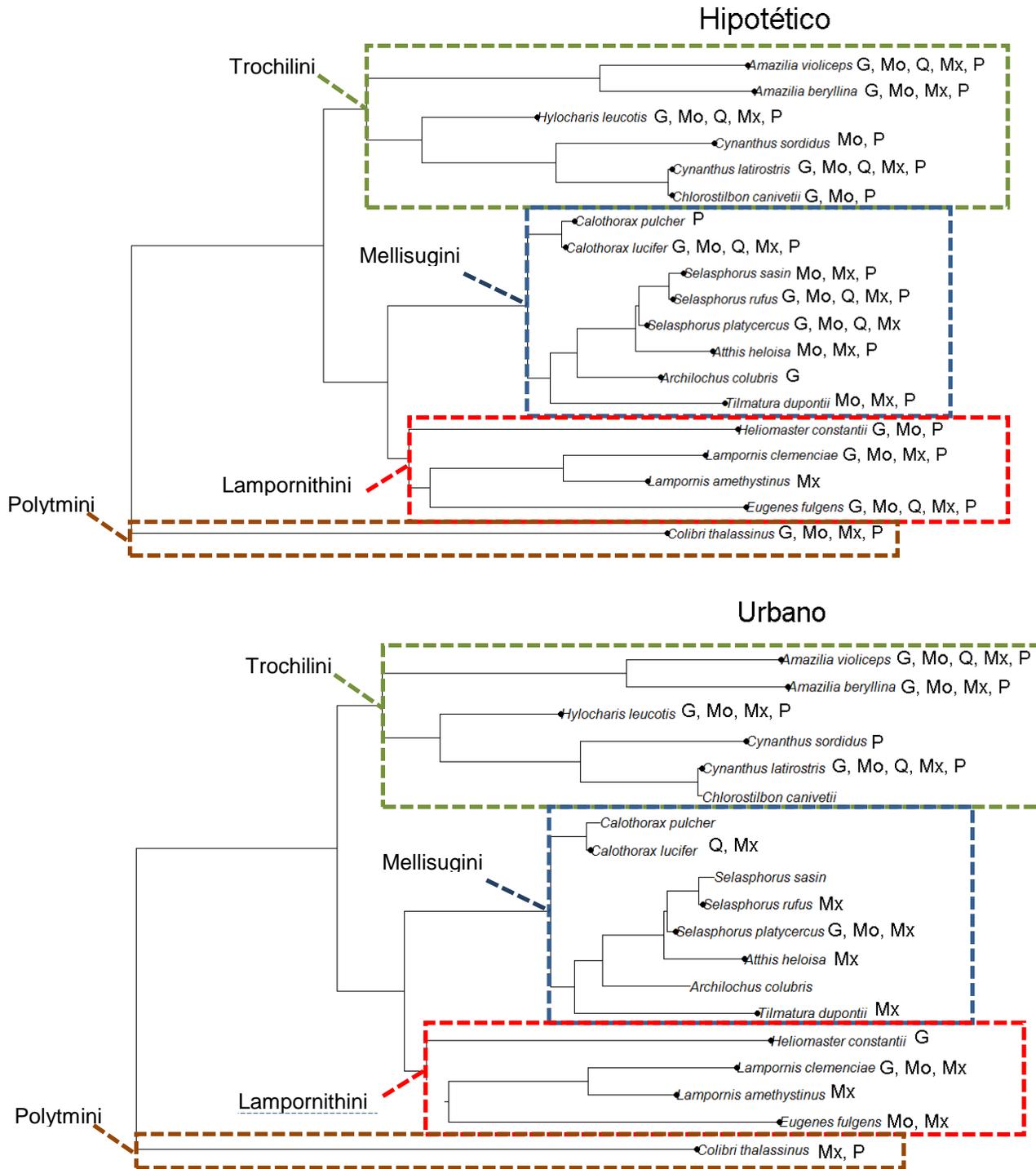


Figura 3. Se muestra el árbol resultante de IB recortado para mostrar a las especies de la familia Trochilidae presentes en los ensambles de estudio. Los puntos negros en las puntas de las ramas indican la presencia de la especie en el tipo de ensamble (pre-urbano hipotético y urbano). Después del nombre de la especie se indican las ciudades en la que la especie está presente. G= Guadalajara, Mo= Morelia, Q= Querétaro, Mx= México, P= Puebla



Estructuración filogenética

Los índices NRI y NTI muestran agrupamiento filogenético tanto a lo largo de todo el árbol filogenético así como hacia a las puntas (Figura 4). Aunque los ensambles evaluados (pre-urbano hipotético, urbano) presentaron estructuración de tipo agrupada, los ensambles urbanos presentan valores más cercanos al 0, tendiendo a la dispersión filogenética.

La amplitud de la diferencia de los valores de los dos índices de estructuración varía entre ciudades, siendo la ciudad de México la que tiene valores de los NRI y NTI muy cercanos entre los dos tipos de ensambles, mientras que las ciudades de Puebla y Querétaro mostraron las diferencias más amplias. Entre los dos tipos de ensambles (pre-urbano hipotético, urbano) no hubo diferencias significativas para los índices de estructuración filogenética calculados a IC del 84% (Figura 5). Sin embargo, tanto los valores de los NRI y NTI para los ensambles urbanos tendieron a acercarse más a 0, y por lo tanto hacia una estructuración filogenética dispersa.

Figura 4. Índice de Relación Neta (NRI) e Índice del Taxón más Cercano (NTI) de las ciudades de estudio para cada tipo de ensamble. Mx=México, G=Guadalajara, Mo=Morelia, Q=Querétaro, P=Puebla.

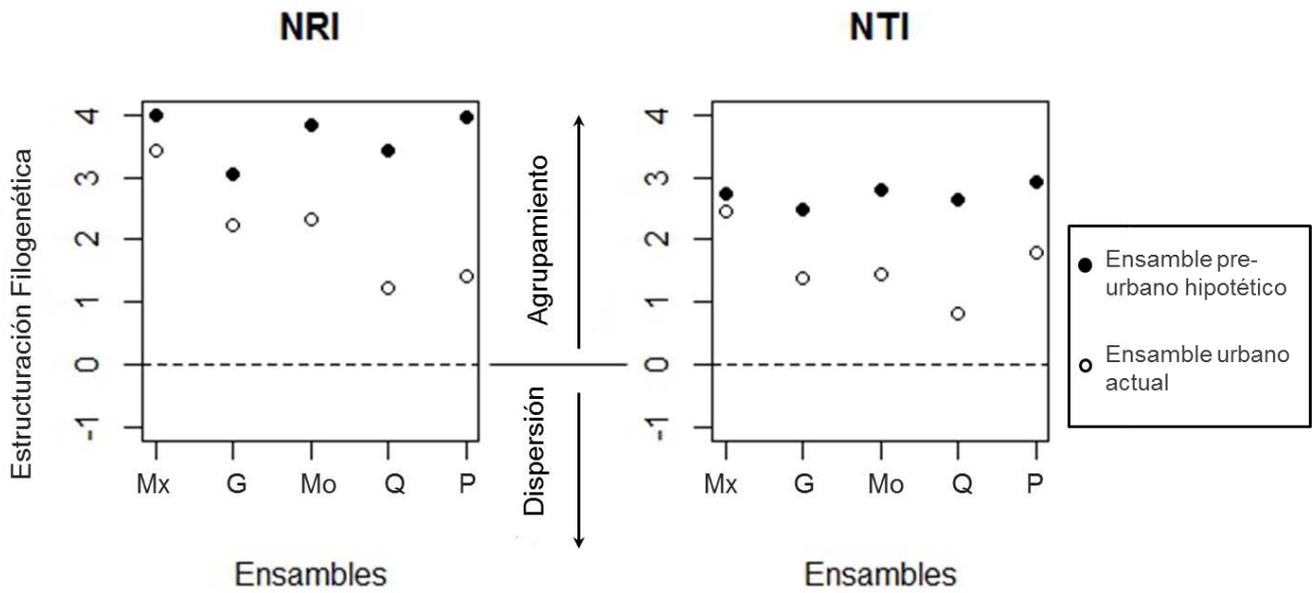
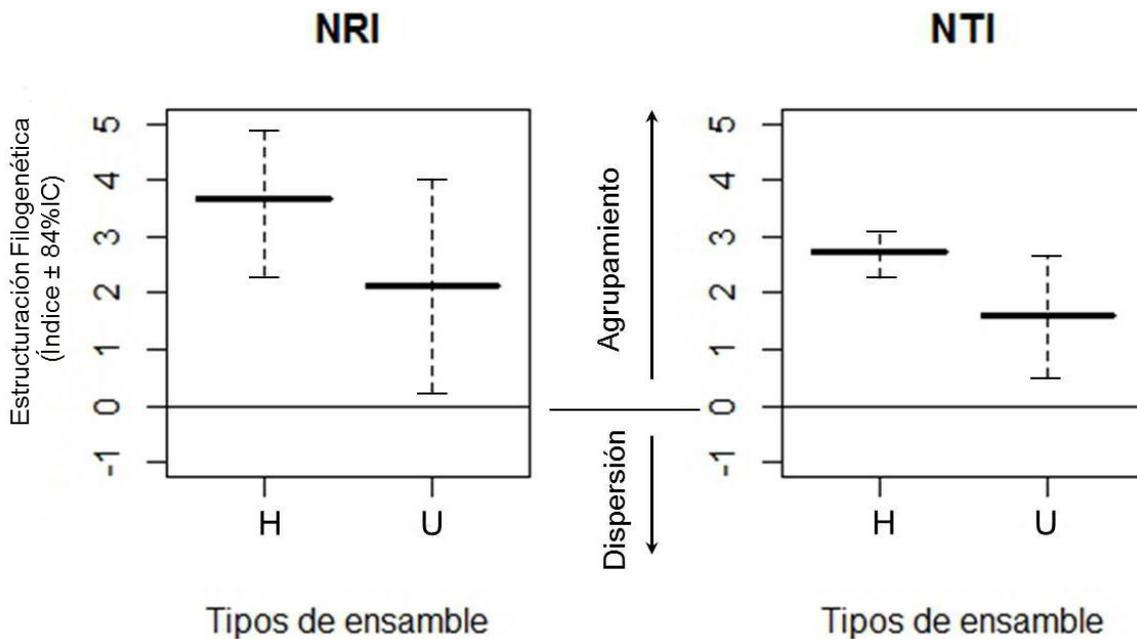


Figura 5. Índice de Relación Neta (NRI) e Índice del Taxón más Cercano (NTI) para cada tipo de ensamble de colibríes del Eje Neovolcánico. La línea negra indica el valor de la media aritmética de los valores de índice para cada tipo de ensamble. H= ensamble pre-urbano hipotético, U= ensambles urbanos actuales.



β filogenética y β taxonómica (β_{sor} y β_{sim})

La comparación histórica de los índices beta mostró que la urbanización genera una tendencia de diferenciación entre los ensambles de colibríes para las cinco ciudades estudiadas (Figura 6). Si bien sólo β_{sor} presentó diferencias significativas entre tipos de ensambles (pre-urbano hipotético y urbano), β filogenética y β_{sim} concuerdan en un aumento en el valor de las medias en los ensambles urbanos.

En los dendrogramas (Figura 7) se muestra que la urbanización ha modificado a los ensambles de tal forma que los urbanos no guardan los mismos patrones de disimilitud/similitud entre sí. Las distancias filogenéticas (Figura 7A) entre las ciudades tienden a aumentar en los ensambles urbanos. Notablemente, los ensambles hipotéticos de México y Querétaro fueron los más similares en su respectivo análisis, mientras que en los ensambles urbanos Querétaro fue más similar a Guadalajara.

Las diferencias taxonómicas totales (Figura 7B) igualmente tendieron a aumentar en los ensambles urbanos y los patrones de relación son distintos a los obtenidos para ensambles pre-urbanos hipotéticos. El agrupamiento con mayor similitud taxonómica entre los ensambles hipotéticos fue el conformado por Morelia y Puebla, en tanto que el dendrograma de ensambles urbanos tuvo como agrupamiento de mayor similitud al formado por Morelia y Guadalajara.

Los patrones de recambio de especies también muestran diferencias entre los pre-urbanos hipotéticos y urbanos (Figura 7C). En el dendrograma de pre-urbanos hipotéticos, el agrupamiento formado por México y Querétaro presentó un valor de 0, lo cual indica que uno de estos ensambles está anidado en el otro. Por otro lado en el dendrograma urbano son México y Morelia los que se presenta el valor de 0 recambio.

En la comparación ecológica, los análisis de agrupamiento mostraron que la urbanización ha generado diferentes efectos sobre los ensambles de colibríes (Figura 8). En el caso de la β filogenética (Figura 8A), México y Querétaro agruparon a los ensambles urbanos con sus respectivos ensambles pre-urbanos hipotéticos. Las demás ciudades tuvieron sus ensambles dispersos en el dendrograma.

Al igual que la β filogenética, en la β_{sor} (Figura 8B), México y Querétaro fueron las únicas ciudades que agruparon juntas a sus ensambles urbanos y pre-urbanos hipotéticos. Finalmente, en el dendrograma de β_{sim} , con excepción de Morelia, el resto de las ciudades agruparon a los ensambles pre-urbanos hipotéticos con sus respectivos ensambles urbanos, reflejando que los ensambles urbanos están completamente anidados en sus respectivos ensambles pre-urbanos hipotéticos.

Figura 6. Valores de β filogenética, β_{sor} y β_{Sim} para cada tipo de ensamble (pre-urbano hipotético, urbano). La línea negra indica el valor de la media aritmética de los valores de β para cada tipo de ensamble. .H= pre-urbano hipotético, U= urbano.

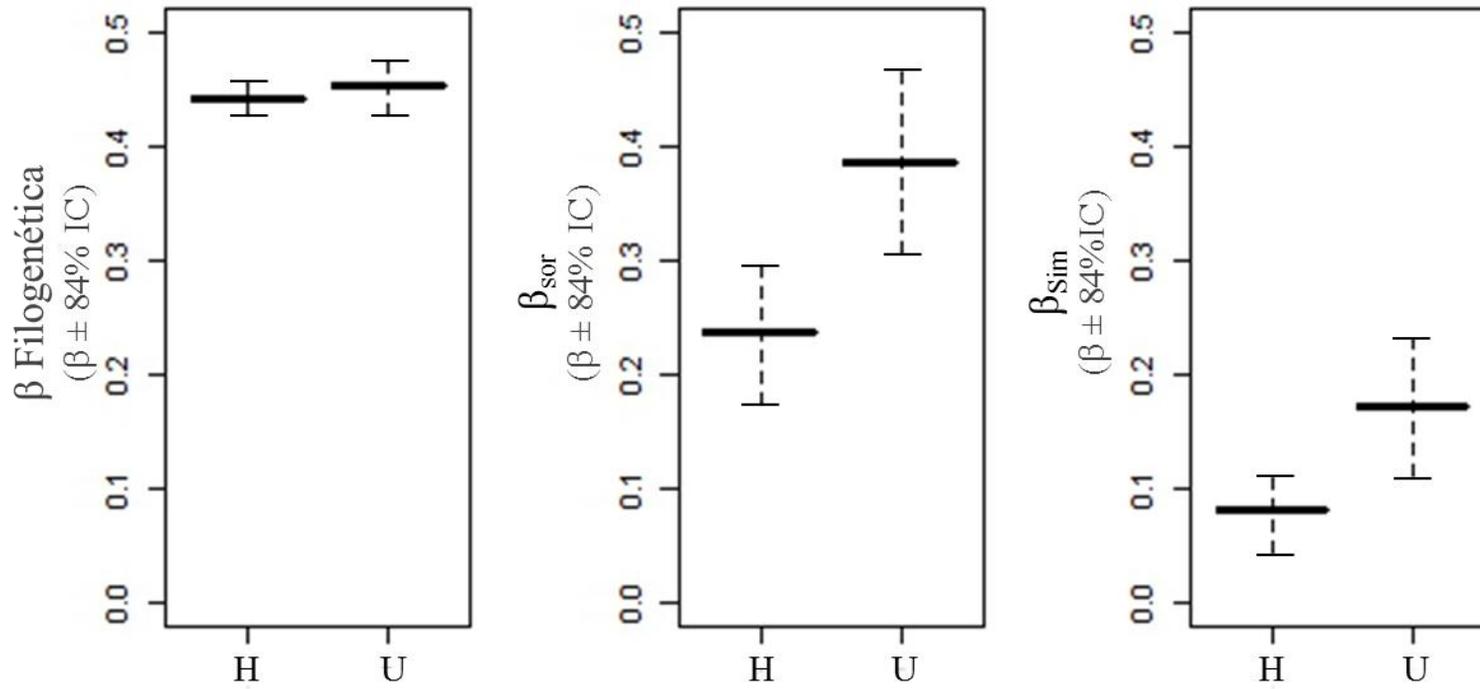


Figura 7. Relaciones entre ensambles de colibríes de cinco ciudades del Eje Neovolcánico Transversal para β filogenética (A), β_{sor} (B) y β_{Sim} (C). Los dendrogramas del lado izquierdo corresponden a las relaciones ensambles pre-urbanos hipotéticos, mientras que del lado derecho están los dendrogramas de las relaciones entre ensambles urbano. Mx= México, G= Guadalajara, Mo= Morelia, Q= Querétaro, P= Puebla. En cada nodo se encuentra su valor de confianza obtenido con el método *bootstrap* con 100 iteraciones.

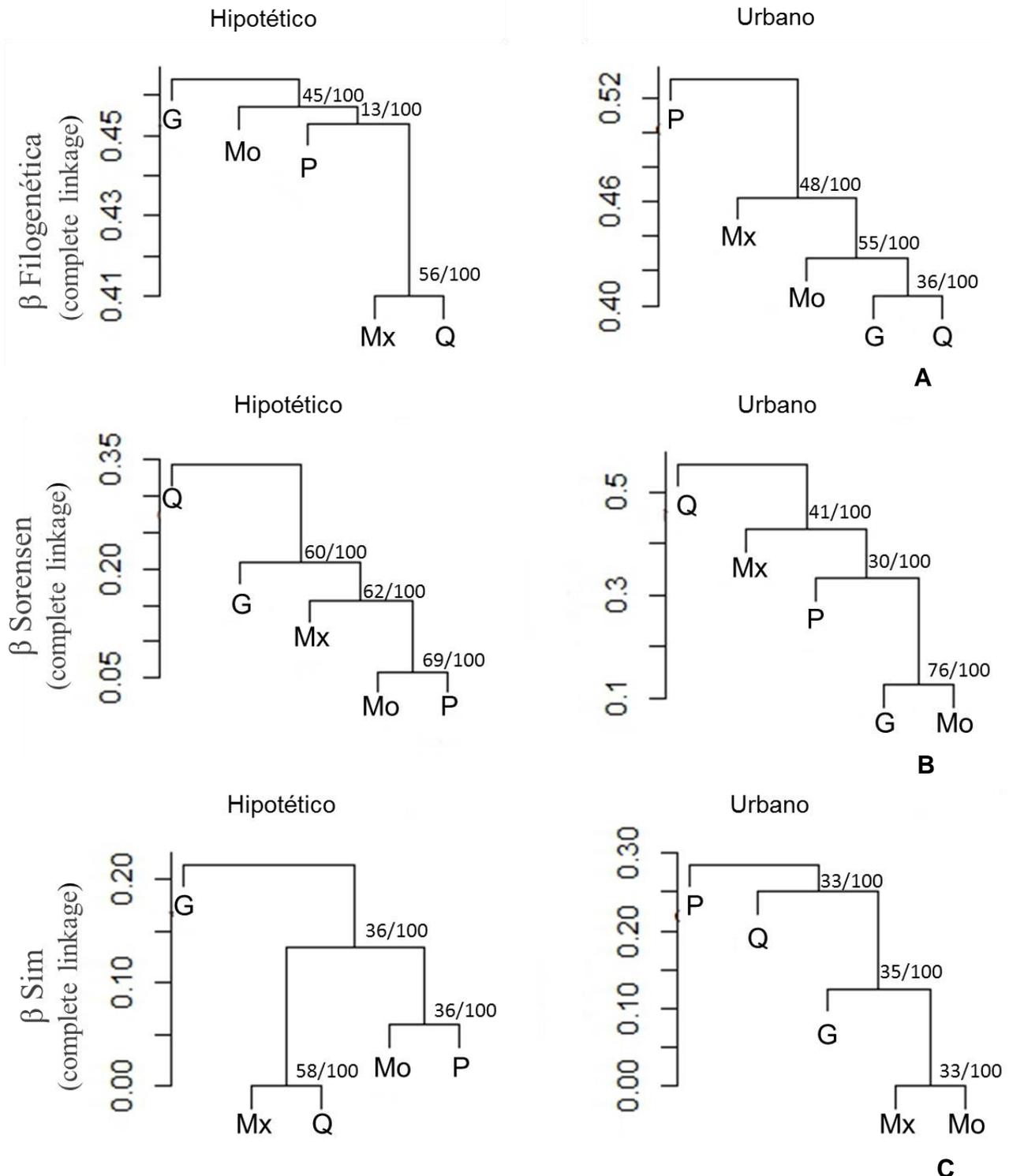
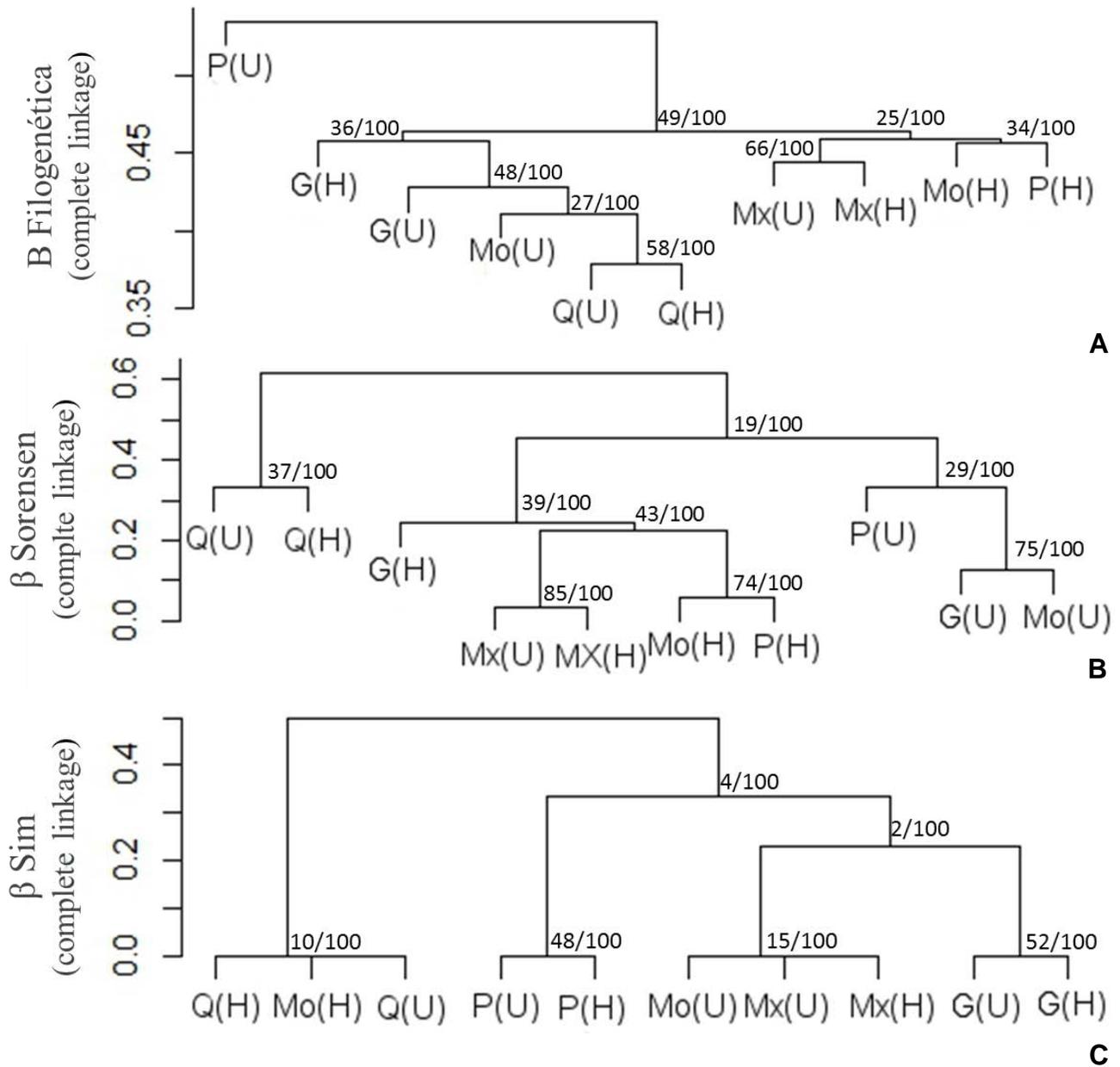


Figura 8. Relaciones entre ensambles de colibríes de cinco ciudades del Eje Neovolcánico Transversal para β filogenética (A), β_{sor} (B) y β_{Sim} (C). Mx (H)= ensamble pre-urbano hipotético de México, Mx(U)= ensamble urbano de México, G (H)= ensamble pre-urbano hipotético de Guadalajara, G(U)= ensamble urbano de Guadalajara, Mo (H)= ensamble pre-urbano hipotético de Morelia, Mo(U)= ensamble urbano de Morelia, Q (H)= ensamble pre-urbano hipotético de Querétaro, Q(U)= ensamble urbano de Querétaro, P (H)= ensamble pre-urbano hipotético de Puebla, P(U)= ensamble urbano de Puebla. En cada nodo se encuentra su valor de confianza obtenido con el método *bootstrap* con 100 iteraciones.



Discusión

Composición de ensambles

Los resultados sugieren que la urbanización en el Eje Neovolcánico ha generado una disminución en el número de especies que componen los ensambles colibríes. Aunque con los datos utilizados en este trabajo no es posible demostrar realmente que el proceso de urbanización haya generado pérdida de riqueza de especies en las ciudades estudiadas, debido a la naturaleza de los datos utilizados, la utilización de las diferencias entre los ensambles pre-urbanos hipotéticos y los urbanos si pueden servir como un símil de la pérdida de riqueza. Lo obtenido entre distintos ensambles muestra que las ciudades han registrado diferencias de al menos una especie.

Esto concuerda con los patrones generales del efecto del proceso de urbanización sobre la biodiversidad. Estas diferencias negativas de número de especies es provocada por la destrucción de los hábitats originales y por la reducción de los recursos disponibles (Blair, 1996). La familia Trochilidae se caracteriza por ser nectarívora, por lo que dependen de la abundancia de especies de plantas con flores de color brillante (del Hoyo et al., 1999). En los hábitats urbanos, se favorece la presencia de plantas de ornato en comparación de otras especies (McKinney, 2002), las cuales pueden favorecer la riqueza de especies polinizadoras, como los colibríes (Albrecht et al., 2014; Traveset y Richardson, 2014), sin embargo la abundancia de dichas especies de plantas podría no ser la suficiente para preservar completamente la composición de especies de colibríes original.

Es importante recalcar que las ciudades estudiadas no presentaron el mismo nivel de diferencias en las listas de especies, lo que sugiere que en las ciudades hay otras condiciones que pueden favorecer o perjudicar la presencia de especies de colibríes. Algunas de esas condiciones pueden ser los diferentes niveles de urbanización, la cantidad y extensión de áreas verdes dentro de las ciudades y la presencia y abundancia de bebederos (McKinney, 2002; Melles et al., 2003; Arizmendi et al., 2007; Evans et al., 2009; Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors, 2009).

Estructuración filogenética

Los resultados del análisis de estructuración filogenética de los colibríes de las principales ciudades del Eje Neovolcánico indican que el proceso de ensamblaje está dirigido principalmente por el filtrado de hábitat. Esto puede deberse a que esta región es una cadena montañosa que va de 1000 a 3000 msnm (Ferrusquía-Villafranca, 2007), lo cual implica condiciones específicas en los hábitats que algunas especies son capaces de tolerar. Particularmente, la familia Trochilidae presenta patrones de agrupamiento filogenético relacionados con cambios en la elevación (Graham et al., 2009, 2012).

El proceso de urbanización en el Eje Neovolcánico aparentemente ha generado una tendencia a

la dispersión filogenética en ensamblajes de colibríes. La comparación de valores de los NTI y NRI entre tipos de ensamblajes (pre-urbanos hipotéticos, urbanos) mostró que la urbanización generó una tendencia a la disminución de los valores ambos índices. Esta tendencia a la dispersión filogenética de los ensamblajes urbanos es opuesta a lo que se esperaba en este estudio. Puesto que las áreas urbanas han sido documentadas como hábitats con condiciones restringidas que actúan como filtro biológico sobre las especies de aves (McKinney, 2002; Croci et al., 2008; MacGregor-Fors, 2010a; Puga-Caballero et al., 2014), se esperaba que la capacidad de utilizar los hábitats urbanos estuviera restringida a ciertos clados de la familia Trochilidae, y por lo tanto el agrupamiento fuera más intenso. Las tendencias de los NRI y NTI podrían indicar que la urbanización intensifica la competencia inter-específica en los ensamblajes de colibríes urbanos, lo que resulta en que pocas especies (filogenéticamente dispersas) pueden aprovechar las nuevas condiciones ambientales. En cuanto al NRI, sus valores indican que, a pesar de la diferencia de especies, lo cual aumenta la distancia filogenética entre las especies coexistentes, se conservan representantes de los clados originales (Webb et al., 2002). Los valores del NTI pueden deberse a que especies cercanamente relacionadas compiten entre sí por los escasos recursos, resultando en exclusión de alguna de ellas (Web et al., 2002; Cardillo, 2011).

Sin embargo, es importante mencionar que la dispersión filogenética puede deberse no sólo a la competencia inter-específica de especies cercanamente relacionadas, sino también a la competencia con cualquier otra especie que comparta grupo trófico o a competencia por espacio de anidación. De igual manera, la depredación puede ser otro factor (Cavender-Bares et al., 2009; Gómez et al., 2010).

Aunque cada vez hay más trabajos sobre la ecología de colibríes en ciudades, es recomendable incrementar esfuerzos para aumentar el número de ciudades estudiadas y evaluar diferentes características de los hábitats urbanos que podrían afectar su riqueza y abundancia (Calviño-Cancela, 2006; Arizmendi et al., 2007; Rodrigues y Araujo, 2011; Escobar-Ibáñez y MacGregor-Fors, 2015).

β filogenética y β taxonómica (β_{sor} y β_{sim})

La utilización de estos diferentes tipos de β permitió analizar el efecto de la urbanización sobre los ensamblajes de colibríes desde perspectivas diferentes y complementarias tanto filogenéticas como ecológicas (Koleff, 2005; Graham y Fine, 2008). Las β taxonómicas (β_{sor} y β_{sim}) muestran la modificación de los ensamblajes en términos de las especies no compartidas (Lennon et al., 2001; Baselga, 2010, 2012). La β filogenética indica que la disminución de especies modifica las distancias filogenéticas, y puede revelar si hay clados más propensos a desaparecer en los ensamblajes urbanos (Chave et al., 2007; Graham y Fine, 2008; Cavender-Bares et al., 2009).

En cuanto al análisis histórico, la β filogenética no mostró diferencias significativas entre tipos

de ensambles (pre-urbanos hipotéticos y urbanos). Los dos tipos de ensambles presentaron valores menores a 0.5, lo que indica que los ensambles son similares entre sí, lo cual concuerda con lo encontrado para el norte de los Andes. Las condiciones ambientales que se generan con el aumento de elevación propician que sólo ciertos linajes habiten las localidades, por lo que las distancias filogenéticas entre las especies que coexisten en ensambles montañosos mantienen ciertos valores de distancia, aunque taxonómicamente no sean idénticos (Graham et al., 2009, 2012).

Los ensambles urbanos tendieron a aumentar la distancia filogenética entre las especies que los componen. Esto indica que a pesar de la disminución de especies se conservaron miembros de algunos clados, mientras que se perdieron miembros de otros clados, lo cual concuerda con los valores del NRI obtenidos en el análisis de estructuración filogenética. El clado Mellusigini+Lamponithini presentó la pérdida de casi todas sus especies en los ensambles urbanos. La ausencia de varias de estas especies en los ensambles urbanos puede ser la razón por la que los valores de β filogenética tienden a aumentar. Este patrón es similar al generado por procesos de deforestación en el Este del Amazonas, en el que la pérdida de especies generó una mayor distancia entre comunidades de Rubiaceas (Andrade et al., 2015).

Por su parte, los resultados de las β taxonómicas tampoco se ajustaron a lo que se esperaba de un proceso de filtro biológico. La β_{sor} muestra que los ensambles urbanos son diferentes significativamente y además sus valores son más altos a los pre-urbanos hipotéticos. Aunque sin diferencias significativas, los valores de β_{sim} entre las ciudades estudiadas muestran una tendencia a aumentar con respecto a los ensambles hipotéticos. Estos patrones indican que las especies no compartidas representan una mayor proporción en el total de especies en comparación con las compartidas (Baselga, 2010, 2012). Esto puede deberse a que especies con amplia distribución tienen diferentes prevalencias en las ciudades estudiadas. Esto pasa con *Colibri thalassinus*, *Eugenes fulgens*, *Heliomaster constantii*, *Lampornis clemenciae*, *Tilmatura dupontii*, *Calothorax lucifer*, el *Atthis heloisa*, *Selasphorus platycercus*, *Selasphorus rufus* e *Hylocharis leucotis*. Estas diferencias en prevalencia, pueden deberse a que las ciudades estudiadas poseen diferentes atributos, como intensidad de urbanización, número y tamaño de áreas verdes, que podrían favorecer o perjudicar a algunas de las especies. Incluso considerando que la urbanización, en general, pueda estar intensificando la competencia interespecífica, los atributos de las ciudades podrían influir en el resultado de dichas interacciones (Melles et al., 2003; Calviño-Cancela, 2006; Arizmendi et al., 2007; Rodrigues y Araujo, 2011; Escobar-Ibáñez y MacGregor-Fors, 2015; Fischer et al., 2015).

En los dendrogramas de agrupamiento se contrastaron las relaciones de similitud/disimilitud

entre los tipos de ensamblés. Éstos mostraron que la urbanización modifica la composición taxonómica y filogenética de los ensamblés de colibríes y por lo tanto las relaciones originales entre ellos. Los dendrogramas de ensamblés pre-urbanos hipotéticos tendieron a formar dos grupos con alta similitud: (1) Querétaro y México, y (2) Morelia y Puebla. El grado de similitud entre las ciudades de Querétaro y México puede explicarse porque estas ciudades tienen una porción de sus superficies en la provincia biogeográfica de Altiplano Sur, la cual es más árida y seca que el Eje Neovolcánico, generando que sus composiciones sean similares entre sí con respecto a las demás (Espinosa et al., 2008). La similitud entre las ciudades de Morelia y Puebla puede deberse a que presentan una especie exclusiva, *Cynanthus sordidus*.

En los dendrogramas de los ensamblés urbanos se observa el cambio de relaciones entre ciudades con respecto a los dendrogramas pre-urbanos. Los dos grupos que se formaban en los ensamblés pre-urbanos (Querétaro-México y Morelia-Puebla) desaparecen en los dendrogramas urbanos. En el caso de Querétaro-México, su similitud disminuyó por la ausencia de *Hylocharis leucotis* en Querétaro; además que tanto Guadalajara y Morelia disminuyeron sus diferencias con Querétaro por la diferencia de especies como *Colibri thalassinus*, *Heliomaster constantii*, *Chlorostilbon auriceps*. Estas especies se encuentran repartidas a lo largo del árbol filogenético de la familia Trochilidae y que presentan tallas diferentes, lo cual concuerda con un patrón de exclusión por competencia (Howell y Webb, 1995; Webb et al., 2002; McGuire et al., 2014). En cuanto a la pareja de las ciudades Morelia-Puebla, el aumento de sus diferencias se debe a que algunas especies compartidas en los ensamblés pre-urbanos hipotéticos tuvieron respuestas distintas a la urbanización, manteniéndose en una ciudad y no en la otra, tales como *Colibri thalassinus*, *Lampornis clemenciae* y el *Cynanthus sordidus*, lo cual puede explicarse por diferencias en los hábitats urbanos estudiados (McKinney, 2002; Melles et al., 2003; Arizmendi et al., 2007; Evans et al., 2009; Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors, 2009).

Es importante resaltar que los cambios de similitudes entre ensamblés se deben a la posible pérdida de especies, de las cuales varias pertenecen a los clados Mellusigini y Lampornitihini (Howell y Webb, 1995; McGuire et al., 2009; McGuire et al., 2014). Estos clados se caracterizan por presentar especies de tamaño pequeño y grande, respectivamente, lo que puede sugerir un patrón de filtro biológico ejercido por los hábitats urbanos, en el que se favorezca la presencia de especies de colibríes de talla mediana (McKinney, 2002; Croci et al., 2008; MacGregor-Fors, 2010a; Puga-Caballero et al., 2014).

El análisis ecológico no mostró que los hábitats urbanos dieran lugar un proceso de filtro biológico. Los dendrogramas muestran que la respuesta de los ensamblés de colibríes a la urbanización

varía a lo largo del Eje Neovolcánico. Sólo las ciudades de México y Querétaro agruparon a sus ensamblajes pre-urbanos hipotéticos anidados con sus respectivos ensamblajes urbanos. La ciudad de México mantuvo esa similitud, debido a que fue la ciudad que presentó la menor diferencia de especies (Baselga, 2012). Por su parte, Querétaro mantuvo una alta similitud entre tipos de ensamblajes debido a que es la ciudad que se encuentra en los límites del Eje Neovolcánico y del Altiplano Sur, este último se caracteriza por una zona más árida y seca que cuenta con alrededor nueve especies de colibríes (CONANP, 2014).

En el dendrograma de β filogenética se formaron dos grupos y un elemento individual. Uno de los grupos está formado por México (pre-urbano hipotético y urbano), Morelia y Puebla (pre-urbanos hipotéticos), y el otro por Querétaro (pre-urbano hipotético y urbano), Morelia (urbano) y Guadalajara (pre-urbano hipotético y urbano), mientras que el elemento individual es el ensamblaje urbano de Puebla. Este patrón de agrupaciones se puede explicar por diferencias de composición de ensamblajes determinadas por la ubicación geográfica de las ciudades a lo largo del Eje Neovolcánico y a la distribución del Eje en sí mismo. El Eje Neovolcánico atraviesa de Este a Oeste, y a lo largo tiene puntos de contacto con seis diferentes provincias biogeográficas (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Costa del Pacífico, Depresión del Balsas, Oaxaca, Altiplano Sur), que ejercen diferentes influencias de especies que podrían modificar la composición de especies de los ensamblajes (Espinosa et al., 2008).

El ensamblaje urbano de Puebla se separó del resto por la notable pérdida de especies que presenta, y especialmente porque la mayoría de estas especies pertenecen a los clados de Mellusigini y Lampornithini que son clados intermedios de la filogenia (McGuire et al., 2009; Baselga, 2012; McGuire et al., 2014).

En el dendrograma de β_{Sor} se formó un pequeño grupo de ensamblajes urbanos de Puebla, Morelia y Guadalajara, éstos aumentaron su grado de similitud por la disminución de especies exclusivas (Baselga, 2010). El dendrograma de β_{Sim} muestra que los ensamblajes urbanos están anidados en sus respectivos ensamblajes pre-urbanos hipotéticos, excepto por los ensamblajes de Morelia, los cuales están insertados entre los de Querétaro y México. Lo anterior se explica porque el ensamblaje urbano de Morelia ya no cuenta con las especies exclusivas, como *Cynanthus sordidus* (Lennon et al., 2001; Koleff et al., 2003; Baselga, 2012).

Contrario con lo que se esperaba, los valores de β no mostraron que la urbanización diera lugar a un efecto de filtro biológico, sin embargo sí se encontraron modificaciones en las relaciones de recambio y similitud de los ensamblajes con respecto a los originales. Tanto los análisis históricos como

ecológicos mostraron que la urbanización tiende a aumentar las diferencias entre los ensambles de colibríes.

Conjuntamente, los resultados de los análisis de estructuración filogenética, β filogenética y β taxonómicas muestran que la urbanización ha generado disminución en el número de especies de colibríes en el Eje Neovolcánico, y además modifica la estructuración de los ensambles tanto en su composición taxonómica como en la filogenética, que parte de una estructuración filogenética agrupada a una dispersa. Una posible explicación a estos resultados consiste en que la urbanización intensifica la competencia interespecífica entre los colibríes.

Pregunta 2:

¿El proceso de urbanización ha ejercido un efecto de filtro biológico sobre los ensambles de colibríes del Eje Neovolcánico Transversal, modificando la estructuración fenotípica de los ensambles?

Método

Estructuración fenotípica

Para el análisis de estructuración fenotípica, se evaluaron caracteres morfométricos y ecológicos. Dichos caracteres fueron recabados de ejemplares de colección (morfométricos) y de literatura especializada (ecológicos). Para esto se utilizó como base la lista de ensambles pre-urbanos hipotéticos hecha a partir de los mapas de distribuciones potenciales (<http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>).

Caracteres morfométricos. A partir de las listas pre-urbano hipotético, se seleccionaron ejemplares colectados en las mismas ecoregiones (INEGI-CONABIO-INE, 2008) de las ciudades estudiadas. La utilización de ecoregiones permitió ampliar la muestra de ejemplares de museo, al tiempo que permitió preservar las mismas dinámicas ecológicas que podrían influir en el fenotipo de las especies (Challenger y Soberón, 2008; Figura 9).

Se utilizaron ocho caracteres morfológicos probablemente relacionados con la capacidad de utilización de recursos disponibles: (1) largo del pico, (2) ancho del pico, (3) alto del pico, (4) ángulo de declinación, (5) largo total del cúlmen, (6) curvatura del pico, (7) cuerda alar y (8) peso (Figura 10; Feinsinger, 1976, Brown y Bowers, 1985, Altshuler y Dudley, 2002, Temeles et al., 2009). Estas medidas se obtuvieron a partir de ejemplares depositados en las colecciones científicas del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias “Alfonso L. Herrera” y de la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología.

Para eliminar la variación entre sexos y con juveniles, sólo se midieron machos maduros. El largo de pico, ancho del pico, alto del pico y cuerda alar se midieron con un Vernier electrónico; por su parte el ángulo de declinación se midió con un transportador, colocando la base del pico en 0°. La curvatura se calculó utilizando el largo del cúlmen, el ángulo de declinación y las ecuaciones del círculo, $K=1/((C/2)/\text{sen}(\text{radianes } A))$, donde K es la curvatura, C el largo de cúlmen, y A el ángulo de declinación (Temeles et al., 2009). Para el largo del cúlmen, como auxiliar a la medición, se utilizó un hilo que capturara el recorrido total del pico de la siguiente manera: se marcó el hilo en un extremo, esta marca inicial se colocó en la base de la maxila, el resto del hilo se colocó a lo largo del cúlmen expuesto hasta la punta donde se hizo una segunda marca; finalmente se midió la distancia de entre las dos marcas. Se utilizaron los registros de peso de los ejemplares de colección, los cuales fueron

medidos al momento de la colecta del ejemplar. Finalmente, de los ejemplares medidos, se calculó la media aritmética de cada carácter por especie para los análisis subsecuentes.

Caracteres ecológicos. Se utilizaron tres caracteres que en otros grupos de aves han sido relacionados con la capacidad de especies de aves para ocupar áreas urbanizadas (Croci et al., 2008): (9) área de distribución, (10) hábitat principal de la especie, (11) mínimo y (12) máximo de altura de colocación del nido. El hábitat principal y la altura del nido se obtuvieron de la literatura especializada (Howell y Webb, 1995; del Hoyo et al., 2009; <http://bna.birds.cornell.edu/bna>), mientras que el área de distribución se calculó con mapas de distribución de las especies publicados en el Geoportal de CONABIO y NatureServe (<http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>; BirdLife International y NatureServe, 2014). En el caso de especies con distribuciones amplias que incluyeran subespecies, se recortaron las distribuciones a las áreas de las subespecies presentes en el Eje Neovolcánico de acuerdo a literatura especializada (Friedman y Griscom, 1950). De igual manera, en el caso de especies con movimientos migratorios, sólo se consideraron las distribuciones de invierno.

Figura 9. Ubicación de las ciudades de estudio (polígonos negros) con respecto a las Ecorregiones (INEGI-CONABIO-INE, 2008). Regiones Nivel I: Sierras Templadas, Selvas cálido-secas y Elevaciones semiáridas meridionales. Subregiones Nivel II: Eje Neovolcánico (Sierras Templadas), Altiplanicie Mexicana (Elevaciones semiáridas meridionales), Lomeríos y cañones del Occidente (Selvas cálido-secas). Las Subregiones Nivel II delimitaron las localidades prioritarias para su utilización en el análisis morfométrico.

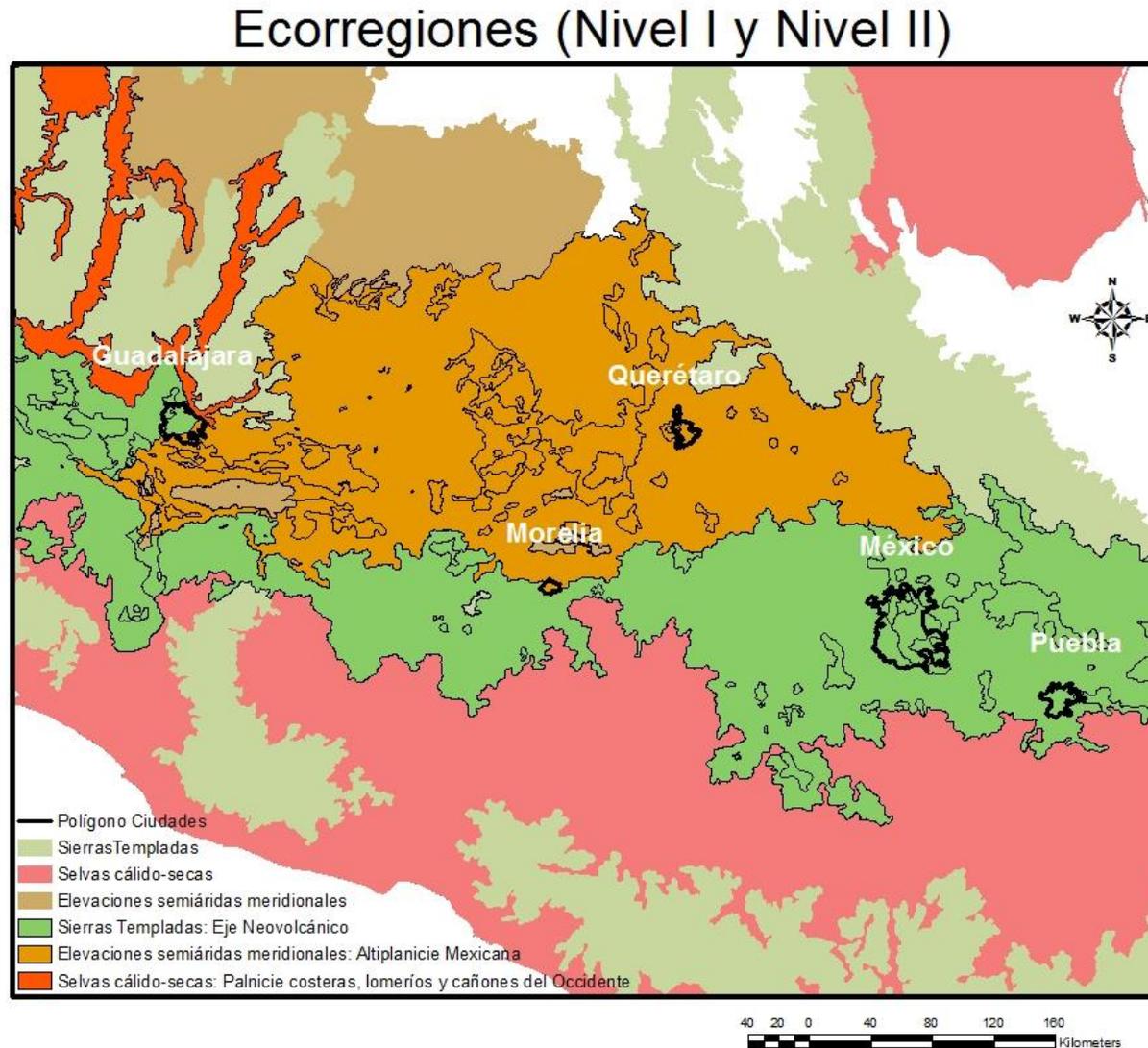
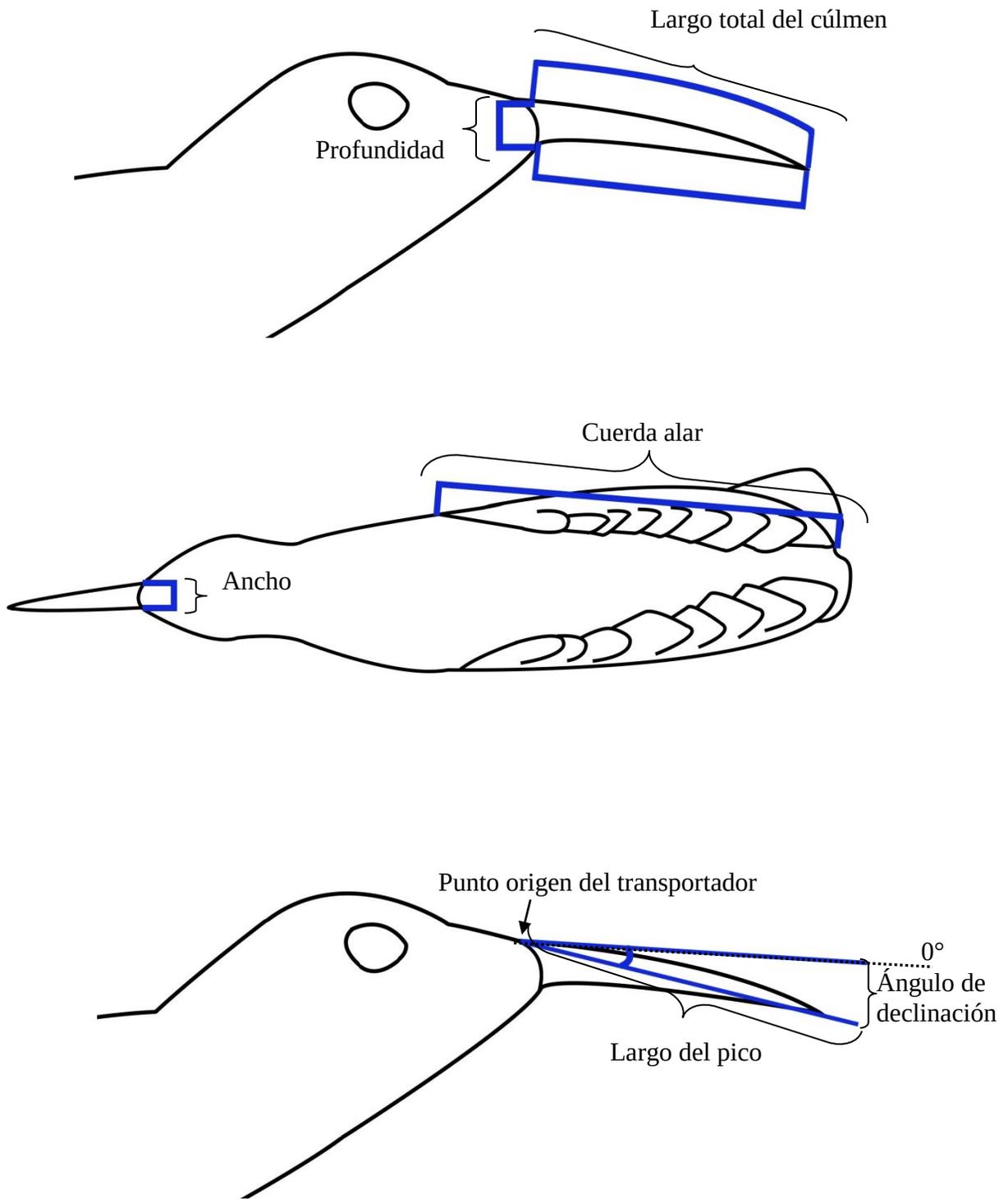


Figura 10. Esquema de las medidas morfométricas tomadas de los ejemplares de colección.



Análisis de datos

La estructuración fenotípica de los ensamblajes pre-urbanos hipotéticos y urbanos de las ciudades de estudio se evaluó utilizando dos métodos. El primer método consistió en calcular el efecto estandarizado de la varianza (SES Variance; Rabosky et al. 2007) para cada carácter medido de los ejemplares de colección, comparando los dos tipos de ensamblajes (pre-urbanos hipotéticos, urbanos actuales). El segundo método radicó en la realización de árboles de regresión (De'Ath y Fabricius, 2000).

Tamaño del efecto estandarizado de la varianza de carácter (SES Variance). Este método permite determinar si los caracteres de las especies de estudio tienden a ser dispersos o agrupados dentro de los ensamblajes (Rabosky et al. 2007; Gómez et al., 2010). Para todos los ensamblajes se obtuvo una matriz de caracteres morfológicos y ecológicos de las especies co-ocurrentes. Todos los valores fueron transformados a logaritmo natural para reducir el efecto de valores extremos. Posteriormente, cada carácter fue ordenado en secuencia ascendente, para obtener diferencias entre valores contiguos. Se calculó la varianza de las diferencias de cada carácter (*VAR*).

Para poder evaluar si el valor de la varianza de cada carácter está agrupado o disperso, se les comparó con un modelo nulo log-uniforme. Por último, se calculó el efecto estandarizado (*SES*) de la siguiente manera: $SES = (I_{obs} - I_{sim})/S_{sim}$, donde I_{obs} es el valor de varianza de los datos observados, I_{sim} es el valor de la varianza del modelo nulo y S_{sim} es la desviación estándar de los valores del modelo nulo (Rabosky et al. 2007). Tanto los cálculos de varianzas de los caracteres de cada ensamblaje como de los modelos nulos se obtuvieron utilizando R (R Development Core Team, 2010).

Árboles de regresión. Este método es capaz de explicar la variación de una variable respuesta, utilizando una combinación de variables explicativas (De'Ath y Fabricius, 2000). Para realizar árboles de regresión se requiere una variable respuesta, la cual en este caso fue prevalencia de las especies en los ensamblajes urbanos actuales. La variable respuesta fue de tipo binario: *no urbano* y *urbano*. Las especies que sólo tienen presencia registrada para el ensamblaje pre-urbano hipotético fueron clasificadas como *no urbana*; mientras que las que presentaron registros en el ensamblaje urbano actual fueron clasificadas como *urbana*.

Se construyó una base general para la lista de especies de colibríes de Eje Neovolcánico con las variables explicativas utilizando los datos de las mediciones morfométricas de los ejemplares de colección y de la información ecológica tomada de literatura especializada. De la base general se construyó una base para cada ciudad. A las bases se les sustituyeron las identidades taxonómicas con la clasificación *urbana/no urbana* correspondiente. Los árboles fueron hechos con la paquetería *tree* para R (R Development Core Team, 2010).

Resultados

Caracteres morfométricos y ecológicos. Se midieron 577 ejemplares de colibríes machos disponibles en las colecciones de Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias “Alfonso L. Herrera” y Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología (Cuadro 3). Se midió al menos un ejemplar de todas las especies de la lista hipotética.

Los ejemplares provienen de las ecorregiones nivel I: (1) Sierras Templadas, (2) Selvas cálido-secas y (3) Elevaciones semiáridas meridionales (Figura 9).

Puesto que la información de colocación de nido no es uniforme para todas las especies, es decir, que en algunos casos se cuenta con rangos de alturas y en otros sólo se cuenta con un único valor, para la altura mínima y máxima del nido, se usó el valor único para ambas variables (Cuadro 4).

Cuadro 3. Lista de especies de colibríes del Eje Neovolcánico y número de ejemplares machos medidos en colecciones científicas.

Especies	Número de ejemplares medidos
APODIFORMES	
Trochilidae	
Trochilinae	
<i>Colibri thalassinus</i>	34
<i>Eugenes fulgens</i>	44
<i>Heliomaster constantii</i>	12
<i>Lampornis amethystinus</i>	52
<i>Lampornis clemenciae</i>	33
<i>Tilmatura dupontii</i>	3
<i>Calothorax lucifer</i>	2
<i>Calothorax pulcher</i>	1
<i>Archilochus colubris</i>	26
<i>Atthis heloisa</i>	6
<i>Selasphorus platycercus</i>	18
<i>Selasphorus rufus</i>	20
<i>Selasphorus sasin</i>	2
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	13
<i>Cynanthus sordidus</i>	33
<i>Cynanthus latirostris</i>	46
<i>Amazilia beryllina</i>	100
<i>Amazilia violiceps</i>	43
<i>Hylocharis leucotis</i>	89
Total	577

Cuadro 4. Atributos morfométricos de colibríes del Eje Neovolcánico (media \pm DE).

Especies	Peso (g)	Ángulo de declinación (°)	Largo de cúlmen (mm)	Largo recto (mm)	Curvatura (mm)	Ancho (mm)	Profundidad (mm)	Cuerda alar (mm)
<i>Colibri thalassinus</i>	5.44 \pm 0.75	8.18 \pm 2.11	21.12 \pm 1.19	20.11 \pm 1.04	0.014 \pm 0.003	2.62 \pm 0.32	2.16 \pm 0.27	64.21 \pm 1.89
<i>Eugenes fulgens</i>	7.68 \pm 1.19	4.57 \pm 0.95	27.95 \pm 1.44	26.16 \pm 1.32	0.006 \pm 0.001	2.87 \pm 0.36	2.33 \pm 0.25	73.19 \pm 2.06
<i>Heliomaster constantii</i>	7.22 \pm 0.82	5.13 \pm 1.18	34.29 \pm 1.2	33.27 \pm 1.32	0.005 \pm 0.001	3.56 \pm 0.35	2.83 \pm 0.32	66.19 \pm 2.19
<i>Lampornis amethystinus</i>	6.23 \pm 0.82	5.77 \pm 1.44	20.65 \pm 1.16	20.14 \pm 1.08	0.009 \pm 0.002	2.96 \pm 0.36	2.34 \pm 0.24	68.10 \pm 2.69
<i>Lampornis clemenciae</i>	8.12 \pm 1.21	5.37 \pm 1.13	23.62 \pm 0.77	22.83 \pm 0.71	0.008 \pm 0.001	3.09 \pm 0.25	2.53 \pm 0.27	79.06 \pm 2.85
<i>Tilmatura dupontii</i>	2.2	3.44 \pm 0.68	12.94 \pm 0.29	12.79 \pm 0.53	0.009 \pm 0.001	1.50 \pm 0.03	1.42 \pm 0.22	34.80 \pm 0.54
<i>Calothorax lucifer</i>	4.35 \pm 0.92	10.16 \pm 2.12	21.37 \pm 0.75	20.71 \pm 1.39	0.016 \pm 0.002	1.91 \pm 0.15	1.6	38.01 \pm 0.11
<i>Calothorax pulcher</i>	2.60	9.33	19.35	18.12	0.017	2.00	1.84	36.42
<i>Archilochus colubris</i>	2.73 \pm 1.77	5.45 \pm 1.25	17.14 \pm 1.19	16.04 \pm 1.17	0.011 \pm 0.002	1.88 \pm 0.35	1.55 \pm 0.20	41.46 \pm 2.38
<i>Atthis heloisa</i>	2.37 \pm 0.75	4.26 \pm 1.341	12.98 \pm 0.391	11.98 \pm 0.684	0.012 \pm 0.003	1.58 \pm 0.301	1.20 \pm 0.188	35.99 \pm 2.29
<i>Selasphorus platycercus</i>	4.80 \pm 0.53	5.64 \pm 1.04	18.56 \pm 1.27	17.28 \pm 1.13	0.011 \pm 0.001	1.88 \pm 0.25	1.60 \pm 0.14	47.90 \pm 1.64
<i>Selasphorus rufus</i>	3.02 \pm 0.39	4.96 \pm 1.13	17.17 \pm 0.73	16.15 \pm 0.56	0.010 \pm 0.002	1.86 \pm 0.18	1.72 \pm 0.21	40.53 \pm 1.76
<i>Selasphorus sasin</i>	3.3	7.66	19.69	19.11	0.013	2.15 \pm 0.48	1.56 \pm 0.10	41.52 \pm 1.41
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	2.13 \pm 0.30	4.15 \pm 1.214	13.51 \pm 0.730	12.44 \pm 0.814	0.011 \pm 0.003	2.12 \pm 0.347	1.78 \pm 0.295	43.95 \pm 1.734
<i>Cynanthus sordidus</i>	3.77 \pm 1.01	6.01 \pm 1.03	21.64 \pm 1.14	20.37 \pm 0.93	0.010 \pm 0.001	3.57 \pm 0.37	2.35 \pm 0.33	55.23 \pm 2.40
<i>Cynanthus latirostris</i>	3.36 \pm 0.46	6.57 \pm 1.11	21.95 \pm 1.03	20.79 \pm 1.18	0.011 \pm 0.001	3.30 \pm 0.42	2.24 \pm 0.32	53.50 \pm 2.97
<i>Amazilia beryllina</i>	4.56 \pm 0.45	5.87 \pm 0.85	19.03 \pm 1.01	18.39 \pm 0.01	0.011 \pm 0.001	3.04 \pm 0.38	2.26 \pm 0.28	55.17 \pm 1.97
<i>Amazilia violiceps</i>	5.05 \pm 0.85	5.61 \pm 1.15	22.12 \pm 0.88	21.25 \pm 0.91	0.009 \pm 0.001	3.49 \pm 0.44	2.50 \pm 0.29	57.65 \pm 1.70
<i>Hylocharis leucotis</i>	3.66 \pm 0.88	5.93 \pm 1.38	17.12 \pm 0.92	16.28 \pm 0.77	0.012 \pm 0.002	2.93 \pm 0.40	2.033 \pm 0.26	55.81 \pm 2.42

Cuadro 5. Atributos ecológicos de colibríes del Eje Neovolcánico.

Especies	Área(km ²) distribución	Hábitat principal	Altura Nido (m)		
			Min	Prom	Max
<i>Colibri thalassinus</i>	33320	Bosques abiertos	15.0	15.0	15.0
<i>Eugenes fulgens</i>	651545	Bosques abiertos	3.0	15.0	27.0
<i>Heliomaster constantii</i>	498627	Matorral	4.5	8.2	12.0
<i>Lampornis amethystinus</i>	198559	Bosques abiertos	1.2	1.8	2.4
<i>Lampornis clemenciae</i>	466170	Bosques abiertos	2.0	6.0	10.0
<i>Tilmatura dupontii</i>	33003	Bosques abiertos	3.0	5.0	7.0
<i>Calothorax lucifer</i>	893387	Matorral	0.8	1.3	1.8
<i>Calothorax pulcher</i>	31078	Matorral	2.0	3.0	4.0
<i>Archilochus colubris</i>	520958	Bosques abiertos	0.5	7.7	15.0
<i>Atthis heloisa</i>	25410	Bosques abiertos	1.0	1.0	1.0
<i>Selasphorus platycercus</i>	587756	Bosques abiertos	0.3	0.9	1.5
<i>Selasphorus rufus</i>	3282358	Bosques abiertos	1.8	5.5	9.3
<i>Selasphorus sasin</i>	61567	Bosques abiertos	0.5	7.7	15.0
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	282082	Matorral	0.8	0.8	0.8
<i>Cynanthus sordidus</i>	106489	Matorral	1.2	1.6	2.0
<i>Cynanthus latirostris</i>	61567	Matorral	1.5	2.7	4.0
<i>Amazilia beryllina</i>	55469	Bosques abiertos	15.0	15.0	15.0
<i>Amazilia violiceps</i>	667721	Bosques abiertos	1.0	1.5	2.0
<i>Hylocharis leucotis</i>	59415	Bosques abiertos	1.6	3.8	6.0

Tamaño del efecto estandarizado de la Varianza (SES Variance). Los caracteres morfométricos y ecológicos considerados en este estudio para la especie de la Familia Trochilidae presentaron una tendencia a la dispersión en los ensambles urbanos en comparación con los ensambles pre-urbanos hipotéticos del Eje Neovolcánico (Figura 11).

El ensamble urbano de la ciudad de México tendió a mostrar a la mayoría de los caracteres como dispersos. El *SES (Variance)* para los caracteres ángulo del pico y altura promedio de colocación del nido mostró cambio de una tendencia agrupada a una dispersa con relación al ensamble pre-urbano hipotético. En el caso del peso, la cuerda alar y la altura máxima del nido no presentaron diferencias entre tipos de ensambles, y con una tendencia al agrupamiento, mientras que el largo del culmen, distancia recta del culmen, curvatura, ancho y profundidad del pico, el área de distribución y la altura mínima de colocación del nido tuvieron una tendencia a la dispersión para los dos tipos de ensambles.

Por su parte, el ensamble urbano de la ciudad de Guadalajara presentó cambios de tendencia, de agrupado a disperso con respecto al ensamble pre-urbano en los caracteres de largo del culmen, distancia recta del culmen, curvatura, ancho y profundidad del pico y en la altura mínima del nido. En el caso de peso, ángulo de pico, cuerda alar, altura promedio y máxima del nido, mantuvieron la misma tendencia agrupada que el ensamble pre-urbano hipotético. Sólo el área de distribución mantuvo la tendencia de dispersión entre los dos ensambles.

El ensamble urbano de la ciudad de Morelia tendió a conservar el agrupamiento fenotípico del ensamble pre-urbano hipotético en los siguientes caracteres: peso, ángulo del pico, largo total y distancia recta de culmen, curvatura, ancho y profundidad del pico, cuerda alar, altura promedio y máxima del nido. Los cambios de tendencia se presentaron en el área de distribución y en la altura mínima del nido, los cuales cambiaron de ser caracteres agrupados en el ensamble pre-urbano hipotético a disperso en ensamble urbano.

Las ciudades de Querétaro y Puebla presentaron una mayor variedad de efectos de los caracteres entre los ensambles pre-urbanos hipotéticos y los urbanos. La ciudad de Querétaro presentó cambios de tendencia agrupada a dispersa en ángulo y profundidad del pico y cuerda alar. Especialmente, el ancho del pico y el área de distribución cambiaron el estado disperso al agrupado para el ensamble urbano. Mientras que el peso, el largo total y distancia recta del culmen, curvatura del pico, altura mínima, promedio y máxima de colocación del nido mantuvieron la tendencia agrupada original. Puebla, por su parte, mostró cambios en la tendencia en sólo tres variables: área de distribución, altura mínima y promedio del nido, en los cuales los ensambles fueron de un estado agrupado, para el ensamble pre-urbano hipotético, a un estado disperso en el ensamble urbano. El peso, ángulo del pico, largo total y distancia recta del culmen, curvatura, ancho y profundidad del pico, cuerda alar y altura máxima de colocación del nido conservaron la tendencia fenotípica de

agrupamiento.

Figura 11. Tamaño del efecto estandarizado de la Varianza ($SES(Variance)$) de los caracteres morfométricos y ecológicos de las especies de colibríes presentes para cada tipo de ensamble. La línea punteada marca el valor 0. Los valores de $SES(Variance)$ mayores a 0 indican caracteres dispersos dentro de los ensambles, mientras que los valores menores a 0 indican agrupamiento de los caracteres dentro del ensamble. Mx=México, G=Guadalajara, Mo=Morelia, Q=Querétaro, P=Puebla.

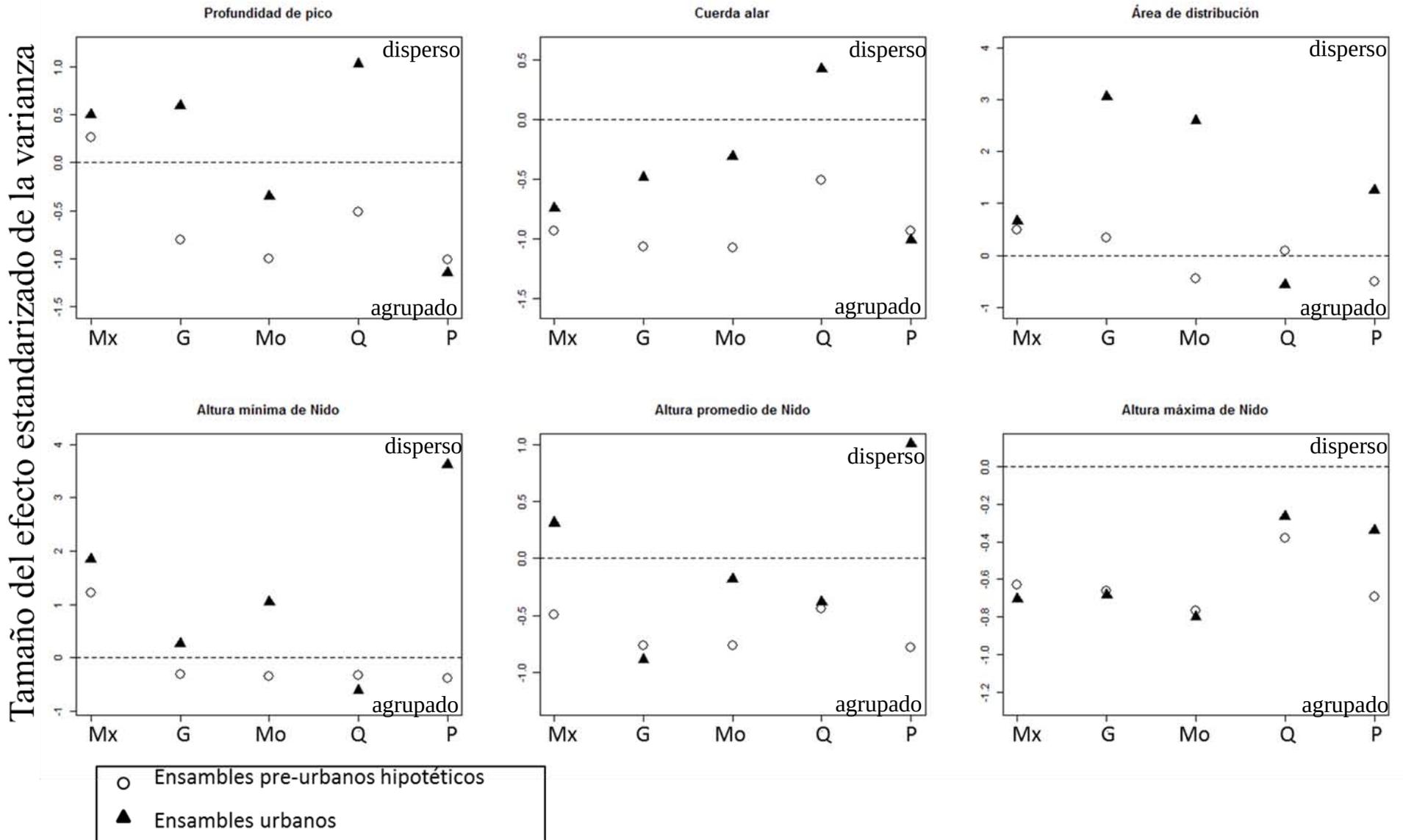
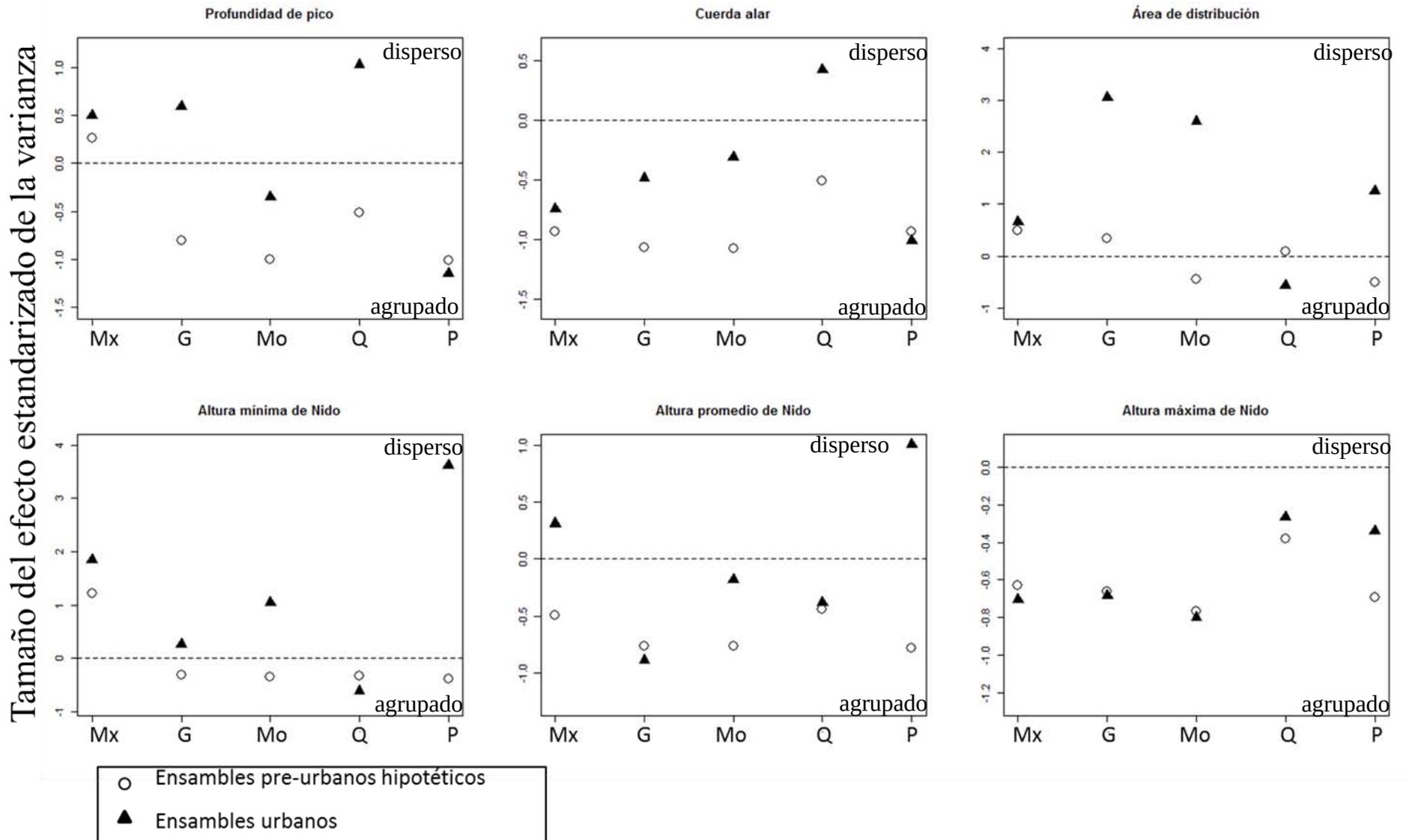


Figura 11. (Continuación)



Árboles de regresión. Con las variables respuesta (Cuadro 6) y los caracteres morfológicos y ecológicos (Cuadros 4 y 5) se intentó realizar árboles de regresión para cada ciudad estudiada (Guadalajara, Morelia, Querétaro, México, Puebla) y para la lista general de colibríes del Eje Neovolcánico (Figura 12). La ciudad de Querétaro no presentó resultados, posiblemente por la lista de especies tan reducida con la que cuenta.

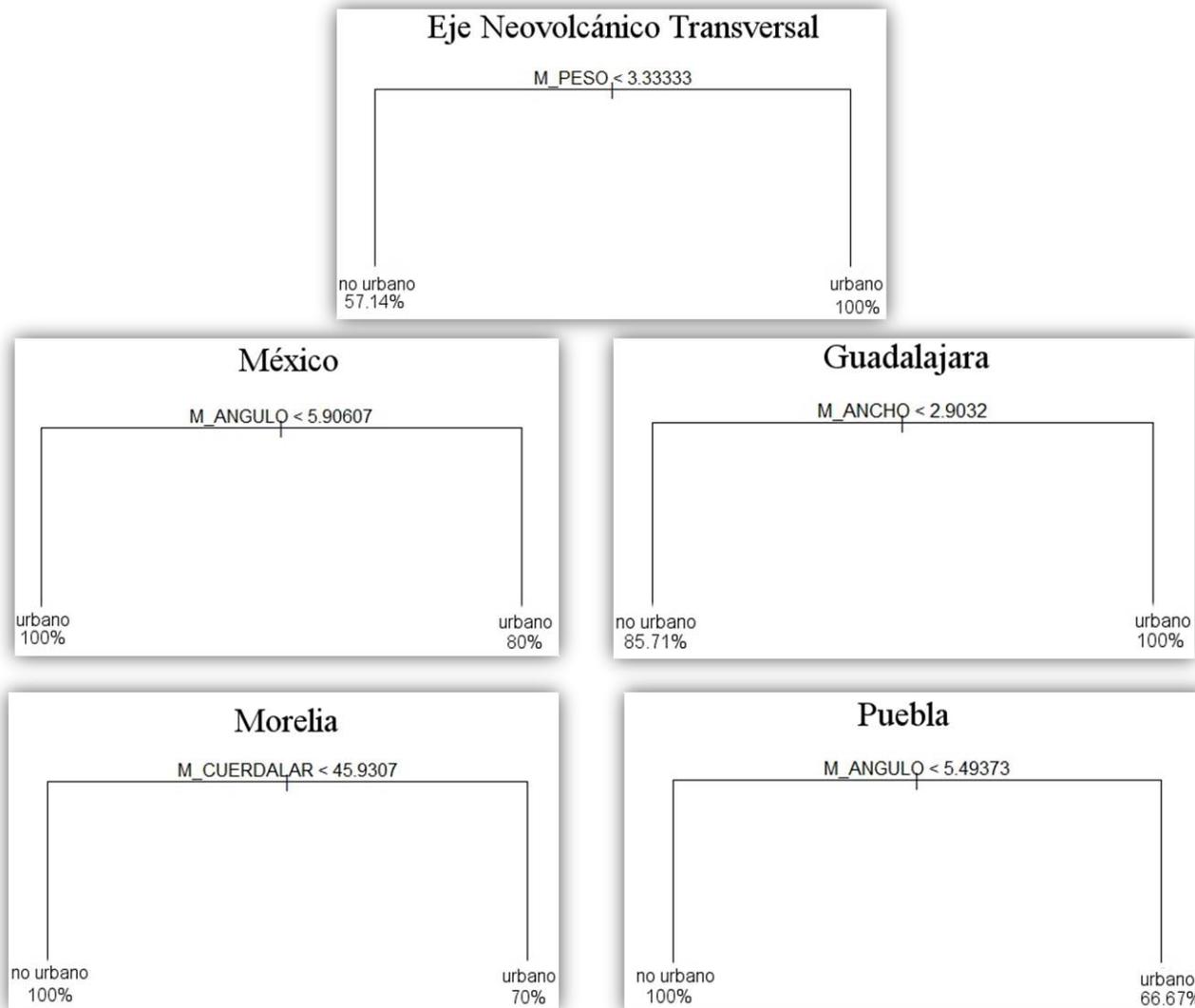
Los árboles de regresión no mostraron algún patrón consistente de caracteres que sean claros determinantes de la presencia de especies de colibríes en los ensamblajes urbanos (Figura 12). En el árbol que incluía a las cinco ciudades del Eje Neovolcánico, el peso resultó ser el carácter predominante en clasificar entre especies *no urbanas/ urbanas*. El valor umbral del peso fue de 3.33 g, siendo las especies *urbanas* las que tienden a ser mayores al umbral. Por el contrario, la otra rama, cuenta con especies de peso menor al umbral, 57.14% corresponden a las *no urbanas*.

Para la ciudad de México, el ángulo de inclinación del pico fue el único factor de clasificación, sin embargo no se conformó un grupo mayoritariamente *no urbano*. Para las pocas especies de *no urbanas* de México, los ángulos de inclinación del pico fueron menores a 5.90°. Guadalajara, por su parte presentó como carácter determinante de la clasificación el ancho del pico, con valor umbral de 2.90 mm. El 85.71% las especies de colibríes con un ancho de pico menor a 2.9 mm son *no urbanas*, mientras que el grupo *urbano* es completamente homogéneo (100%). Morelia presentó a la cuerda alar como carácter determinante, con un valor umbral de 45.93 mm, siendo el grupo *no urbano* (100%) colibríes con cuerdas alares menores al umbral, mientras que el grupo *urbano* (70%) con valores mayores. Finalmente, la ciudad de Puebla mostró que el ángulo del pico es el carácter determinante para la clasificación. El valor umbral del ángulo fue 5.49°. Las especies con ángulos de pico menores al valor umbral agruparon homogéneamente a especies *no urbanas*, mientras que, la otra rama resultó heterogénea, pero compuesta mayormente de especies *urbanas* (66.67%).

Cuadro 6. Variables respuesta para las seis bases de árboles de regresión. NA= la especie no tiene registro en el ensamble correspondiente.

Especies	Prevalencia					
	Eje Neovolcánico	Guadalajara	Morelia	Querétaro	México	Puebla
<i>Colibri thalassinus</i>	urbano	no urbano	no urbano	NA	urbano	urbano
<i>Eugenes fulgens</i>	urbano	no urbano	urbano	no urbano	urbano	no urbano
<i>Heliomaster constantii</i>	urbano	urbano	no urbano	NA	NA	no urbano
<i>Lampornis amethystinus</i>	urbano	NA	NA	NA	urbano	NA
<i>Lampornis clemenciae</i>	urbano	urbano	urbano	NA	urbano	no urbano
<i>Tilmatura dupontii</i>	urbano	NA	no urbano	NA	urbano	no urbano
<i>Calothorax lucifer</i>	urbano	no urbano	no urbano	urbano	urbano	no urbano
<i>Calothorax pulcher</i>	no urbano	NA	NA	NA	NA	no urbano
<i>Archilochus colubris</i>	no urbano	no urbanos	NA	NA	NA	NA
<i>Atthis heloisa</i>	urbano	NA	no urbano	NA	urbano	no urbanos
<i>Selasphorus platycercus</i>	urbano	urbano	urbano	no urbano	urbano	NA
<i>Selasphorus rufus</i>	urbano	no urbano	no urbano	no urbano	urbano	NA
<i>Selasphorus sasin</i>	urbano	NA	no urbano	NA	no urbano	no urbano
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	no urbano	no urbano	no urbano	NA	NA	no urbano
<i>Cynanthus sordidus</i>	urbano	NA	no urbano	NA	NA	urbano
<i>Cynanthus latirostris</i>	urbano	urbano	urbano	urbano	urbano	urbano
<i>Amazilia beryllina</i>	urbano	urbano	urbano	NA	urbano	urbano
<i>Amazilia violiceps</i>	urbano	urbano	urbano	urbano	urbano	urbano
<i>Hylocharis leucotis</i>	urbano	urbano	urbano	no urbano	urbano	urbano

Figura 12. Árboles de clasificación de variables numéricas que muestran los caracteres considerados que explican mejor la prevalencia de especies de colibríes en los ensamblajes urbanos con respecto los pre-urbanos hipotéticos. Se muestra el árbol de clasificación considerando a las cinco ciudades del Eje Neovolcánico y uno para cada ciudad. Los árboles muestran arriba de la dicotomía el umbral del carácter que está determinando la clasificación. Las puntas de las ramas muestra la proporción de especies bajo dicha clasificación.



Discusión

Tamaño del efecto estandarizado de la Varianza (SES Variance)

Los resultados del análisis de *SES Variance* sugieren que el proceso de urbanización promueve la competencia interespecífica entre los colibríes. Contrario a lo que se esperaba, los caracteres morfométricos y ecológicos evaluados no mostraron que los hábitats urbanos ejercieran un filtro biológico sobre las especies de colibríes, ya que se observó que las respuestas de los caracteres variaron entre ciudades. Este fenómeno puede deberse a otros factores dentro de las ciudades que varíen entre ellas, y propicien que una misma especie tenga diferentes prevalencias. Como se ha mencionado anteriormente, estos factores pueden ser intensidad de urbanización, número y tamaño de áreas verdes, la presencia de bebederos, los cuales no fueron evaluados en este estudio, pero que podrían impactar en la reproducción y alimentación (Melles et al., 2003; Calviño-Cancela, 2006; Arizmendi et al., 2007; Rodrigues y Araujo, 2011; Escobar-Ibáñez y MacGregor-Fors, 2015; Fischer et al., 2015).

Sólo tres caracteres morfométricos (largo del culmen, distancia recta del culmen y ancho del pico) respondieron con tendencias al agrupamiento fenotípico en la mayoría de las ciudades evaluadas. Éstos tres caracteres morfométricos están relacionados con la explotación de los recursos alimenticios hecha por los colibríes (Wolf et al., 1972) y que podrían encontrarse bajo estrés de selección en ambientes en los que hay una importante reducción de los recursos. Otros caracteres como ángulo, curvatura y profundidad del pico y cuerda alar, resultaron presentar una tendencia a la dispersión con respecto a los ensambles pre-urbanos. Lo anterior podría deberse a que la reducción de recursos en los hábitats urbanos promueve la competencia entre especies de morfologías similares, eliminando a una o algunas de ellas, por lo que se conservan especies con valores extremos de cada carácter (Feinsinger et al., 1979; Brown y Bowers, 1985; Camfield, 2006). Particularmente, los caracteres de área de distribución y de altura mínima de colocación del nido, también presentaron una tendencia a la dispersión, lo cual contrasta con lo encontrado para aves paseriformes en ciudades, en las que especies con una amplia área de distribución y que coloquen sus nidos en estratos altos de la vegetación son las favorecidas áreas urbanizadas (Croci et al., 2008).

Árboles de regresión

Los resultados obtenidos en los árboles de regresión muestran que el proceso de urbanización ha generado diferentes respuestas en los ensambles de colibríes del Eje Neovolcánico. En los árboles no se apreció que uno o dos caracteres fueran determinantes para la prevalencia de especies en todas las ciudades consideradas. Sin embargo, el árbol obtenido para Puebla sugiere que las áreas urbanizadas tienen un efecto de filtro biológico sobre los caracteres de ancho y ángulo de declinación del pico,

puesto que especies que presenten un ángulo del pico menor a 5.49° tienden a no prevalecer en ellas, lo cual podría deberse a que este carácter está relacionado con la obtención de recursos alimenticios, y más específicamente, con la capacidad de obtener néctar de una mayor o menor variedad de flores, puesto que el ángulo de declinación del pico de un colibrí puede indicar que tan especializado se encuentra hacia una especie de flor (Temeles et al., 2009). Especies de colibríes con ángulos menos pronunciados podrían indicar que pueden alimentarse de una mayor variedad de flores (generalistas) y aumentar su probabilidad de capturar artrópodos al momento de cazar (Stiles, 1995). En estudios de ecología urbana se ha reportado que en los hábitats urbanos se favorece la presencia de especies generalistas (McKinney, 2002; Chace y Walsh, 2006), lo cual podría explicar porque las especies con valores por debajo de los umbrales de curvatura tendían a ser clasificadas como *urbanas*. Por otra parte, el peso y la cuerda alar indican que especies de talla pequeña (peso < 3.3 g y cuerda alar < 45.9 mm) tienden a no prevalecer en los ensamblajes después de un proceso de urbanización. Esto, más que mostrar que los hábitats urbanos tengan un efecto de filtro biológico sobre los ensamblajes de colibríes, podría reforzar la idea de que la competencia interespecifica de colibríes se intensifica en estos hábitats. Lo anterior concuerda con lo reportado de las dinámicas de interacción entre especies de colibríes en áreas conservadas, en la que especies de menor talla subyugan su acceso a las fuentes de alimento a las de especies de mayor tamaño (Ornelas et al., 2002; Lara et al., 2011).

En conjunto los resultados del análisis fenotípico muestran dos efectos. Uno es que la urbanización intensifica las interacciones competitivas entre las especies de colibríes, lo cual está sustentado por el aumento de los valores de varianzas en los caracteres (SES Variance) y por los árboles de regresión en que el peso o la cuerda alar fueron determinantes para que las especies prevalecieran en las ciudades. El segundo efecto muestra que la urbanización puede afectar diferencialmente a los ensamblajes de colibríes dependiendo de características particulares de cada ciudad. Entonces, el proceso de urbanización ha modificado la estructuración fenotípica de los ensamblajes de colibríes del Eje Neovolcánico.

Conclusiones

- 1) La urbanización pudo haber generado disminución en el número de especies de colibríes en cinco ciudades del Eje Neovolcánico.
- 2) La urbanización modifica la estructuración de los ensambles tanto en su composición taxonómica como en la filogenética. Esto se sustenta en los cambios en las listas de especies entre los diferentes tipos de ensambles, así como en los valores de β filogenética y taxonómicas obtenidos en los análisis.
- 3) La urbanización parece generar la pérdida de especies en los ensambles de colibríes del Eje Neovolcánico a través de incrementar la competencia interespecífica.
- 4) Los valores de estructuración filogenética (NRI y NTI) no presentaron diferencias significativas entre los ensambles pre-urbanos hipotéticos y urbanos.
- 5) Los ensambles urbanos mostraron una tendencia (no significativa) hacia la dispersión filogenética.
- 6) El análisis de β mostró que la pérdida de especies aumenta las diferencias entre ensambles que hipotéticamente son similares, aunque las distancias filogenéticas se mantienen estadísticamente iguales.
- 7) El análisis de *SES Variance*, muestra patrones que podrían explicarse por competencia interespecífica, ya que los caracteres evaluados tendieron a volverse más dispersos.
- 8) Los árboles de regresión podrían indicar que el peso y la cuerda alar son los atributos clave para la supervivencia de los colibríes en los hábitats urbanos del Eje Neovolcánico, ya que les confiere ventaja en el momento de la interactuar con otra especie que compite por los mismos recursos.
- 9) El efecto de la urbanización sobre los ensambles dependerá, también de características particulares de las ciudades que promoverán diferentes prevalencias de especies en ensambles similares.
- 10) Es importante considerar que el número de casos es pequeño, tal vez por esto no se encontraron diferencias significativas en varios de los análisis. Las tendencias observadas podrían (o no) ser comprobadas con análisis a mayor escala.
- 11) Los pocos datos disponibles indican la necesidad de aumentar la cantidad y variedad de estudios ecológicos en ciudades en México, con especial enfoque en la presencia y abundancia de colibríes, así como los factores que los afectan.

Literatura citada:

- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *In*: Petrov, P. N. y Csaki, F. (Eds) Second International symposium on information theory. Kiado, Budapest: Akad. 267-281 p.
- Andrade, E. R., Jardim, J. G., Santos, B. A., Melo, F. P. L., Talora, D. C., Faria, D., Cazetta, E. 2015. Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. *Forest Ecology and Mangagement*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.049>
- Albrecht, M., Padrón, B., Bartomeus, I., Travest, A. 2014. Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant-pollinator networks. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20140773.
- Altshuler, D. L., Dudley, R. 2002. The ecological and evolutionary interface of hummingbird flight physiology. *The Journal of Experimental Biology* 2005:2325-2336.
- Arizmendi, M. C., Monterrubio-Solís, C., Juárez, L., Flores-Moreno, I., López-Saut, E. 2007. Effect of the presence of nectar feeders on the breeding success of *Salvia mexicana* and *Salvia fulgens* in a suburban park near Mexico City. *Biological Conservation* 136:155-1558.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*. 19: 134-143.
- Baselga, A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1223-1232.
- Baum, D. A., Smith, S. D. 2013. *Tree thinking: An introduction to Phylogenetic Biology*. Colorado: Roberts and Company Publishers. 476 p.
- BirdLife International, NatureServe. 2014. Bird species distribution maps of the world. BirdLife International, Cambridge, UK and NatureServe, Arlington, USA.

- Blair, R. B. 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications* 6:506-519.
- Brown, J.H., Bowers, M. A. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *The Auk* 102: 251-269.
- Calviño-Cancela, M. 2006. Time-activity budgets and behavior of the *Amazilia* hummingbird, *Amazilia amazilia* (Apodiformes: Trochilidae) in an urban environment. *Revista de Biología Tropical* 3: 873-878.
- Camfield, A. F. 2006. Resource value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* 2: 120-125.
- Cardillo, M. 2011. Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales: linking phylogenetic community ecology with macroecology. *Philosophical transactions of the Royal Society* 366: 2545-2553.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Pine, P. V. A., Kembel, S. W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693-715.
- Chace, J. F., Walsh, J. J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning* 74:46-69.
- Challenger, A., Soberón, J. 2008. Los ecosistemas terrestres. *In: Soberón, J., Halfter, G., Llorente-Bousquets, J (Eds). Capital Natural de México. Vol I: Conocimiento actual de la biodiversidad. México: CONABIO. 87-108 p.*
- Chave, J., Chust, G., Thébaud, C. 2007. The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies. *In: Storch, D., Marquet, P. A., Brown, J. H. (Eds.) Scaling Biodiversity. Reino Unido: Cambridge University Press. 150-167 p.*
- Clergeau, P., Jokimäki, J., Savard, J. P. L. 2001. Are urban bird communities influenced by the bird

diversity of adjacent landscape? *Journal of Applied Ecology* 38:1122-1134.

Comision Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2014. Estudio Previo Justificativo para el establecimiento del área natural protegida de competencia de la Federación con la categoría de Reserva de la Biosfera “Desierto Semiárido de Zacatecas”, ubicada en el estado de Zacatecas. México: CONANP. 303 p.

Croci, S., Butet, A., Clergeau, P. 2008. Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? *The Condor* 110:223-240.

Czech, B., Krausman, P. R., Devers, P. K., 2000. Economic associations among causes of species endangerment in the United States. *Bioscience* 50: 593–601.

De’Ath, G., Fabricius, K. E. 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81: 3178-3192.

Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J. 1999. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 5 Barn-owls to Hummingbirds.* Lynx Edicions. Barcelona.

Ding, Y., Zang, R., Letcher, S. G., Liu, S., He, F. 2012. Disturbance regime the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos* 121: 1263-1270.

Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic acid research* 5:1792-1797.

Ellers, J. 2010. Evolutionary processes in community ecology. *In: Verhoef, H. A., Morin, P. J.(Eds.) Community Ecology. Processes, models, and applications.* New York: Oxford University Press. 151-162 p.

Emerson, B. C., Gillespie, R. G. 2008. Phylogenetic of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 619-630.

- Emlen, J. T. 1974. An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation. *The Condor* 76:184-197.
- Escobar-Ibáñez, J. F., MacGregor-Fors, I. 2015. On a Tightrope: Use of Open Sky Urban Telephone Wires by Azure-crowned Hummingbirds (*Amazilia cyanocephala*) for Nesting. *The Wilson Journal of Ornithology*: 2, 297-302 pp.
- Espinosa, D., Ocegueda, S., Aguilar, C., Flores, O., Llorente-Bousquets, J. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. *In*: Soberón, J., Halfter, J., Llorente-Bousquets, J. (Eds.) *Capital Natural de México Vol. I*. México: CONABIO.33-65 p.
- ESRI. 2012. ArcGIS Desktop: Release 10.1. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Evans, K. L., Newson, S. E., Gaston, K. J. 2009. Habitat influences on urban avian assemblages. *Ibis* 151: 19-39.
- Fauth, J. E., Camara, B. M., Resetarits, W. J., Van Buskirk, J., McCollum, S. A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* 2: 282-286.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257-291.
- Feinsinger, P., Colwell, R. K., Terborgh, J., Chaplin, S. B. 1979. Elevation and the morphology of Tropical hummingbirds. *The American Naturalist* 4: 481-497.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 4: 783-791.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 2007. Ensayo sobre la caracterización y significación biológica. *In*: Luna, I., Morrone, J.J., Espinosa, D. (Eds.) *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. Distrito Federal: UNAM. 7-24 p.
- Fine, P. V. A., Kembel, S. W. 2011. Phylogenetic structure and phylogenetic turnover across space and

edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography* 34: 552-565.

Fischer, J. D., Schneider, S. C., Ahlers, A. A., Miller, J. R. 2015. Categorizing wildlife responses and conservation implications of terminology. *Conservation Biology* 4: 1246-1248.

Friedman, H., Griscom, L. 1950. *Distributional Check-list of the Birds of Mexico (Part I)*. Bekerley. Cooper Ornithological Club.

Gómez, J. P., Bravo, G. A., Brumfield, R. T., Tello, J. G., Cadena, C. D. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology* 79: 1181-1192.

González-Oreja, J.A. 2011. Birds of different biogeographic origins respond in contrasting ways to urbanization. *Biological Conservation* 144:234-242.

Gotelli, N. J. 2004. A taxonomic wish-list for community ecology. *Philosophical Transactions of The Royal Society* 369: 585-597.

Graham, C. H., Fine, P. V. A. 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters* 12: 1265-1277.

Graham, C. H., Parra, J. L., Rahbek, C., McGuire, J.A. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *PNAS* 106: 19673-19678.

Graham, C. H., Parra, J. L., Tinoco, B. A., Stiles, G. F., McGuire, J.A. 2012. Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology* 8: S99-S11.

Grimm, N. B., Grove, J. M., Pickett, S. T. A., Redman, C. L. 2000. Integrated approaches to long-term studies of urban ecological systems. *BioScience* 7:571-584.

Hall, B. G. 2008. *Phylogenetic trees made easy*. Sunderland. Sianuer Associates, Inc.233 p.

- Howell, S. N. G., Webb, S. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford: Oxford University Press. 851 p.
- (INEGI-CONABIO-INE) Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática-Comisión Nacional para Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Instituto Nacional de Ecología. 2008. Ecorregiones Terrestres de México. <<http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>>
- 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.
- Koleff, P. 2005. Conceptos y medidas de la Diversidad Beta. *In*: Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P., Melic, A. (Eds.) *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Zaragoza: Gorfi, S.A. Menéndez Pelayo. 19-40
- Koleff, P., Gaston, K., Lennon, J. J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- Lara, C., Martínez-García, V., Ortiz-Pulido, R., Bravo-Cadena, J., Loranca, S., Córdoba-Aguilar, A. 2011. Temporal-spatial segregation among hummingbirds foraging on honeydew in a temperate forest in Mexico. *Current Zoology* 1: 56-62.
- Legendre, P., Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science. The Netherlands. 853 p.
- Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. D., Gaston, K. J. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* 70: 966-979.
- Losos, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology* 5: 1344-1354.
- Lim, H., Sodhi, N. 2004. Responses of avian guilds to urbanisation in a tropical city. *Landscape and Urban Planning* 66:199-215.
- MacGregor-Fors, I. 2008. Relation between habitat attributes and bird richness in a western Mexico

suburb. *Landscape and Urban Planning* 84:92-98.

MacGregor-Fors, I. 2010a. How to measure the urban-wildland ecotone: redefining “peri-urban” areas. *Ecological Research* 25:883-887.

MacGregor-Fors, I. 2010b. *Guía de Aves del Bosque Los Colomos*. México. CONABIO. 137 p.

Maddison, W. P., Maddison, D. R. 2014. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.01 <http://mesquiteproject.org>

Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Reino Unido: Blackwell Publishing. 256 p.

Malagamba-Rubio, A., MacGregor-Fors, I., Pineda-López, R. 2013. Comunidades de aves en áreas verdes de la ciudad de Santiago de Querétaro, México. *Ornitología Neotropical* 24: 371-386.

Marzluff, J., Bowman, R., Donnelly, R. 2001. A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. *In*: Marzluff, J., Bowman, R., Donnelly, R. (Eds.) *Avian Conservation and Ecology in an Urbanizing World*. Boston: Kluwer Academic. 1-17 p.

McKinney, M. L. 2002. Urbanization, biodiversity and conservation. *Bioscience* 52:883-890.

McGuire, J. A., Witt, C.C., Altshuler, D. L., Remsen, J. V. 2007. Phylogenetic systematics and Biogeography of Hummingbirds: Bayesian and Maximum Likelihood Analyses of partitioned data and selection of an appropriate partitioning strategy. *Systematic Biology* 5: 837-856.

McGuire, J. A., Witt, C. C., Remsen, J. V., Dudley, R., Altshuler, D. L. 2009. A higher-level taxonomy for hummingbirds. *Journal of Ornithology* 150: 155-165.

McGuire, J. A., Witt, C.C., Remsen, J. V., Corl, A., Rabosky, D. L., Altshuler, D. L., Dudley, R. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of Hummingbirds. *Current Biology* 8: 910-916.

McPeck, M. A., Miller, T. E. 1996. Evolutionary Biology and Community Ecology. *Ecology* 77: 1319-1320.

- Meléndez, A., Wilson, R.G., Gómez de Silva, H., Ramírez, P. 2013. Aves del Distrito Federal. Distrito Federal: Universidad Autónoma Metropolitana. 253 p.
- Melles, S., Glenn, S., Martin, K. 2003. Urban Bird Diversity and Landscape Complexity: Species-environment associations along a multiscale habitat gradient. *Conservation Ecology* 7: 5.
- Monroe, B. L.Jr., Banks, R. C., Fitzpatrick, J. W., Howell, T. R., Johnson, N. K., Ouellet, H., Remsen, J. V., Storer, R. W. 1995. Fortieth supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds. *The Auk* 3: 819-830.
- Naciones Unidas. 2014. World Urbanization Prospects 2014 revision. United Nations. Fecha de consulta: 28 de julio 2015 <<http://esa.un.org/unpd/wup/Highlights/WUP2014-Highlights.pdf>>
- Navarro-Sigüenza, A. G., Peterson, A. T. 2007. Mapas de las aves de México en WWW. Informe final SNIBConabio proyecto No. CE015, Navarro-Sigüenza, México D. F.
- Niemelä, J. 1999. Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation* 8:119-131.
- Nylander, J. A. A. 2004. MrModeltest v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H. 2013. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2-0-10 <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>
- Ornelas, J. F., Ordano, M., Hernández, A., López, J. C., Mendoza, L., Perroni, Y. 2002. Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roehl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 52: 37-51.
- Ortega-Álvarez, R., MacGregor-Fors, I. 2009. Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity and composition. *Landscape and Urban Planning* 90:189-195.

- Ortega-Álvarez, R., MacGregor-Fors, I. 2011. Dusting-off the file: A review of knowledge on urban ornithology in Latin America. *Landscape and Urban Planning* 101:1-10.
- Payton, M. E., Greenstone, M. H., Schenker, N. 2003. Overlapping confidence intervals or standard error intervals: What do they mean in terms of statistical significance? *Journal of Insect Science* 3: 34.
- Puga-Caballero, A., MacGregor-Fors, I., Ortega-Álvarez, R. 2014. Birds at the urban fringe: avian communities shifts in different peri-urban ecotones of a megacity. *Ecological Research* 29:619-628.
- QGIS Development Team. 2013. QGIS. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project <<http://qgis.osgeo.org>>
- 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>.
- Rabosky, D. L., Reid, J., Cowan, M. A., Foulkes, J. 2007. Overdispersion of body size in Australian desert lizard communities at local scales only: no evidence for the Narcissus effect. *Oecologia* 154: 561-570.
- Rambaut, A., Drummond, A. J. 2007. Tracer 1.5.0. Available from <<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>>
- Rodrigues, L. C., Araujo, A. C. 2011. The hummingbird community and their floral resources in an urban forest remnant in Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 3: 611-622.
- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP. 2012 MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61:539–542.
- Stamatakis. A. 2006. RAxML-VI—HPC: Maximum Likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688-2690.

- Stiles, F. G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the Hummingbirds of a Tropical Wet Forest. *The Condor* 2: 853-878.
- Temeles, E. J., Koulouris, C. R., Sander, S. E., Kress, W. J. 2009. Effect of flower shape and size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. *Ecology* 5:1147-1161.
- Traveset, A., Richardson, D. M. 2014. Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 45: 89-113.
- (USGS) U.S. Geological Survey, 2014 >><http://glovis.usgs.gov/><< Fecha de consulta: 21 Marzo 2014.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., Melillo, J. M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., Donoghue, M. J. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Wolf, L.L., Hainsworth, F. R., Stiles, F. G. 1972. Energetics of foraging: rate and efficiency of nectar extraction by hummingbirds. *Science* 4041: 1351-1352.