

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS DE LA RIQUEZA DE ESPECIES Y EL ENDEMISMO DE LA AVIFAUNA EN EL OESTE DE MÉXICO

Erick A. GARCÍA-TREJO¹ y Adolfo G. NAVARRO S.²

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-399, México D.F. 04510, MÉXICO.

¹ ea_hunter_mx@yahoo.com, ² fcvg01@servidor.unam.mx

RESUMEN

Se analizaron los patrones de riqueza y endemismo de la avifauna en el oeste de México, desde el norte de Sonora hasta el sureste de Chiapas. La región fue dividida en 24 transectos para ser usados como unidades de estudio, y los análisis desarrollados con base en registros de distribución puntual obtenidos de colecciones científicas y bibliografía y con la ayuda de un sistema de información geográfica. Para el reconocimiento de los patrones biogeográficos generales y la regionalización de la zona se utilizaron análisis de parsimonia de endemismos (PAE) y de tasas de recambio de especies, teniendo en cuenta una propuesta taxonómica alternativa para la avifauna mexicana. Se registró un total de 783 especies de aves terrestres, de las cuales 157 poseen alguna categoría de endemismo. Los datos sugieren que existe una tendencia al aumento de la riqueza de especies hacia el sur, mientras que la riqueza de endemismos es mayor hacia el centro del área de estudio y menor hacia los extremos norte y sur. Los análisis de atenuación y de PAE revelaron la existencia de tres grupos principales de áreas: uno ubicado en la sección sur, que comprende desde el este de Oaxaca hasta el sur de Chiapas; otro en la porción norte, abarcando desde el norte de Sonora hasta el norte de Nayarit y Jalisco; y un último para la porción central, desde el sur de Jalisco y el noroeste de Colima hasta el este de Oaxaca, así como la existencia de varios subgrupos al interior de estos.

Palabras Clave: Biogeografía, oeste de México, avifauna, análisis de parsimonia de endemismos, regionalización.

ABSTRACT

We analyzed patterns of species richness and endemism in the avifauna of western Mexico from northern Sonora to southeastern Chiapas. The region was subdivided in 24 transects as study units, and analyses were performed using point data obtained from scientific collections and bibliography, helped by the use of a GIS. For the recognition of general biogeographic patterns and regionalization we used two analyses: Parsimony Analysis of Endemism (PAE), and faunal congruence curves, along with an alternative species level taxonomy. A total of 783 landbird species was recorded, 157 of which are endemic. Results suggest an increase of species richness from north to south and higher concentration of endemism in the middle of the region. Faunal congruence and PAE analyses suggest the presence of three main avifaunal groupings: Oaxaca and Chiapas east of the Isthmus of Tehuantepec, Sonora south to Jalisco, and central Jalisco south to Oaxaca west of the Isthmus, as well as subgroups within these three main groupings.

Key Words: Biogeography, western Mexico, avifauna, parsimony análisis of endemism, regionalization.

INTRODUCCIÓN

México cuenta con una gran proporción de especies de aves endémicas, que corresponde aproximadamente al 10% de su avifauna total (1060 especies, Escalante *et al.* 1993). Sin embargo, Peterson y Navarro (1999 a,b) señalan que el número de especies endémicas es muy sensible al concepto de especie utilizado, pues el número

aumenta si se utiliza el concepto filogenético de especie, lo que repercute directamente en los patrones geográficos de la diversidad y en las acciones de conservación. Aunque las regiones donde se concentra el mayor número de especies endémicas son las islas, la costa del Pacífico, la Sierra Madre Occidental y el Eje Neovolcánico (Escalante *et al.* 1993, Navarro & Benítez 1993, AOU 1998, Peterson & Navarro 2000). En un trabajo posterior (Peterson & Navarro 2000), con base en el concepto filogenético de especie, se sugiere que el oeste de México es uno de los focos principales del endemismo de aves de Mesoamérica, a pesar de que esta importancia no ha sido apreciada con anterioridad.

El oeste de México no solo es un importante centro de endemismo para la avifauna, sino que este patrón se repite en una gran variedad de grupos taxonómicos (Peterson & Navarro 2000). Un ejemplo claro son los árboles del género *Bursera* (Burseraceae, Espinosa-Organista *et al.* 2001), las mariposas de la superfamilia Papilionoidea (Llorente-Bousquets & Luis-Martínez 1993), las abejas (Ayala *et al.* 1993), la herpetofauna (Flores-Villela 1993) y la mastofauna (Ceballos *et al.* 1998, Fa & Morales 1993). Quizás una de las razones por las que el oeste de México resulta tan importante, es su compleja topografía y diversidad de hábitat, ya que podemos encontrar desde las zonas áridas y desérticas del norte, pasando por el bosque tropical subcaducifolio hasta los bosques de coníferas de las montañas y los bosques húmedos de montaña en la porción sur (Rzedowski 1988, 1990), cada uno de estos hábitat con una avifauna muy característica (e.g. Navarro 1992, Binford 1989, Gordon & Ornelas 2000).

Pese a lo anterior, han sido relativamente pocos los intentos por entender, conocer y analizar los patrones biogeográficos de la composición avifaunística en la región del oeste de México. Algunas entidades cuentan ya con monografías detalladas y recientes acerca de la distribución de la avifauna, como la Península de Baja California (Wilbur 1987), Sonora (Russell & Monson 1998), Colima (Schaldach 1963), Morelos (Urbina-Torres 2000), Guerrero (Navarro 1992, 1998) y Chiapas (Álvarez del Toro 1980), en las cuales ocasionalmente se detallan aspectos ecológicos y estacionales de las especies de aves en la región. Sin embargo, solamente en pocos casos se analizan los patrones de relaciones biogeográficas entre avifaunas y/o regiones (e.g., Oaxaca, Binford 1989; México, Escalante *et al.* 1993; Sonora-Jalisco-Chiapas, Palomera-García *et al.* 1994; Baja California, Rojas-Soto *et al.* 2003). En general, los resultados de estos trabajos han demostrado que los patrones de diversidad y endemismo no coinciden, pues la mayor riqueza de especies se distribuye en las tierras bajas del sureste de México, mientras que la riqueza de especies de aves endémicas se concentra en el oeste del país, sobre todo en las montañas (Peterson & Navarro 2000). Esta falta de correspondencia entre el endemismo y la riqueza de especies parece presentarse en otras regiones del planeta (Stattersfield *et al.* 1998).

Una de las causas por las que los análisis de los patrones detallados de distribución de avifaunas regionales son aún escasos, es que el acceso a la información completa generada a través de los años es de difícil acceso, pues a menudo está dispersa en la literatura científica, guías de campo y colecciones científicas (Navarro *et al.* 2002, 2003a). De éstas, las más importantes resultan las colecciones científicas, puesto que los ejemplares albergados en ellas poseen información relevante acerca de su

identificación, distribución histórica, localización geográfica y hábitat, entre otras cosas. Esta información representa la herramienta básica para diferentes análisis sobre los patrones de la biodiversidad (Navarro *et al.* 2002, 2003a). Una alternativa ahora disponible la constituyen las bases de datos centralizadas (*e.g.* Navarro *et al.* 2002, 2003a) y las distribuidas a través de herramientas de Internet (Navarro *et al.* 2003b, Peterson *et al.* 2003a). Éstas contienen un número considerable de datos biológicos de forma digital en un espacio reducido y poseen la información correspondiente a la de los ejemplares depositados en una colección científica. En el caso de la avifauna mexicana ya se ha desarrollado una base de datos producto del acopio de datos de especímenes de aves mexicanas en colecciones científicas en el mundo (Soberón *et al.* 1996, Peterson *et al.* 1998, Navarro *et al.* 2002, 2003 a,b). El uso complementario de bases de datos y Sistemas de Información Geográfica (SIG) es de gran ayuda para la generación de procedimientos más finos para estudiar las biotas, pues representan facilidad y rapidez para combinar e interpretar mapas e información biológica sobre las regiones de interés, también facilitan el análisis espacial y temporal de áreas de distribución de tamaño considerable y con gran número de datos, así como una mejor documentación y proyección para la conservación (Shaw & Atkinson 1990).

En este trabajo se analizan los patrones de distribución de la riqueza de especies y el endemismo de aves en el oeste de México, región considerada por muchos autores como prioritaria por su avifauna endémica (*e.g.* Escalante *et al.* 1993, Navarro & Benítez 1993, Peterson & Navarro 2000), con base en registros de distribución puntual obtenidos de diversas fuentes, y con la ayuda de Sistemas de Información Geográfica, con el fin de tener un mejor entendimiento de la regionalización biogeográfica de la zona, donde los esfuerzos de conservación en áreas prioritarias son aún escasos (Peterson & Navarro 2000).

MÉTODOS

Delimitación del área de estudio. El área de estudio fue obtenida con base en la combinación de la región propuesta por Peterson y Navarro (2000) como el oeste de México y las provincias biogeográficas de México propuestas por CONABIO (1997), abarcando desde la región continental de Sonora y Chihuahua (31° N) al sur hasta Chiapas (92° W), incluyendo las tierras bajas costeras del Pacífico, la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur y la Cuenca del Río Balsas. El límite este del área se marcó mediante una línea que representa el parteaguas de las zonas montañosas hasta la costa. Ésta fue dividida en 24 cortes, o transectos como se los llamará de aquí en adelante (Fig. 1), los cuales fueron construidos trazando una línea cada grado desde la costa hasta el parte aguas, dando como resultado transectos tanto latitudinales como longitudinales, a excepción del transecto L, el cual quedó conformado prácticamente como un cuadrante comprendido entre los 18° 0' y 19° 59' N y los 104° 0' y 105° 30' W. Estos fueron designados con letras (A-X) de norte a sur. Cada transecto, dependiendo de su localización, puede contener una variedad de hábitat y condiciones ecológicas y topográficas.

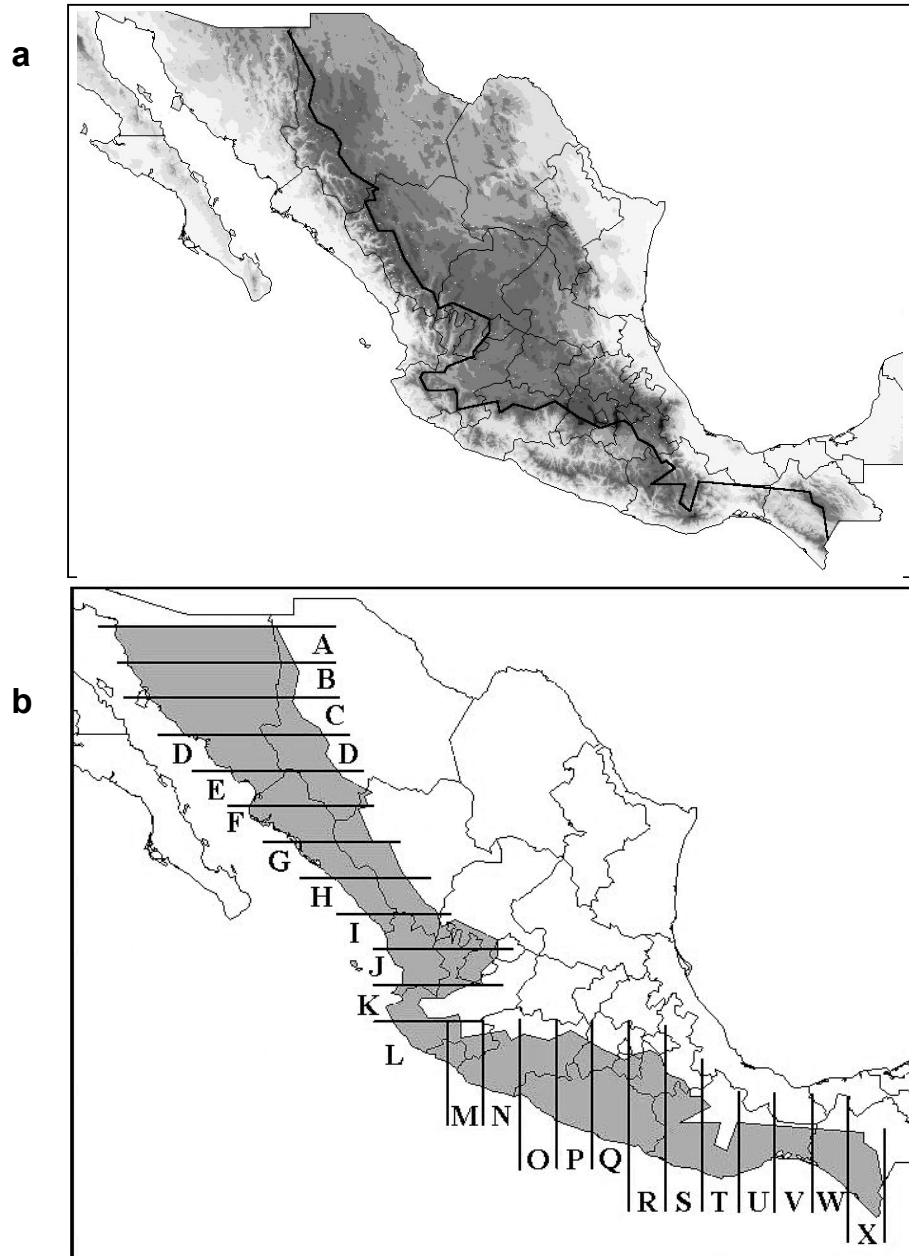


Figura 1

a) Mapa de altitud promedio proporcionado por CONABIO (<http://www.conabio.gob.mx>) que muestra la línea que une las mayores altitudes y delimita la zona de estudio; **b)** localización geográfica de los transectos en los que fue dividida la zona de estudio.

Obtención de la información puntual de especies del oeste de México. La realización de este trabajo se basó en la información obtenida de los registros georreferidos de especímenes contenidos en la base de datos del “*Atlas de las Aves de México*” (Navarro *et al.* 2002). Esta contiene los registros de especímenes de las especies de aves mexicanas, colectados y depositados en colecciones científicas de instituciones de México, Estados Unidos, Canadá y varios países de Europa. Adicionalmente a estos registros, también se utilizó información obtenida de registros bibliográficos georreferidos (Rodríguez-Yáñez *et al.* 1994, Navarro *et al.* en prep.). En este trabajo se utilizaron exclusivamente aves terrestres, seleccionándose los registros para la zona de estudio definida. Los puntos de registro se visualizaron en un SIG convencional (Arc View ver 3.2; ESRI 1999) y se llevaron a cabo las selecciones de los registros por cada transecto usando una cuadrícula de 1 grado por lado. Estos fueron tabulados y exportados a una base de datos en Access (Microsoft® 2002) como tablas individuales, las que fueron utilizadas como las unidades de análisis.

Nomenclatura, categorías de estacionalidad y endemismo. La taxonomía a nivel de especie utilizada en este trabajo se basó en la propuesta de Navarro y Peterson (en prensa), la cual está basada en el uso del concepto evolutivo de especie (Peterson & Navarro 1999a, 2000) y revisiones taxonómicas recientes utilizando tanto caracteres morfológicos como moleculares (*e.g.* Navarro *et al.* 2001, Baker *et al.* 2003). Esta propuesta tiene como ventaja el evitar la subestimación de la riqueza de especies por la aplicación del concepto biológico de especie (*e.g.* AOU 1998), y refleja con mayor claridad los patrones reales de diferenciación encontrados en la avifauna (Rojas-Soto *et al.* 2003). El ordenamiento jerárquico y la nomenclatura supraespecífica son de AOU (1998). El estatus de estacionalidad de cada especie en la zona fue asignado de acuerdo con los datos primarios de la presencia de cada especie en las regiones, y complementado con información de la literatura especializada por estados y regiones de la zona (*e.g.*, Friedmann *et al.* 1950, Miller *et al.* 1957, Howell & Webb 1995, Navarro 1998). Las categorías asignadas fueron las de residentes, para todas aquellas especies que se encuentran presentes durante todo el año en la zona, migratorias para las especies que se encuentran en la zona únicamente durante una época del año, ya sea como residentes de verano o de invierno, y transitorias para aquellas especies que solamente cruzan el área de estudio durante un corto tiempo en camino a sus zonas de reproducción o de residencia invernal. En el área de estudio hay especies que tienen poblaciones en varias categorías estacionales en el mismo transecto (*e.g.* *Calypte costae*, *Dendroica coronata*, *Cardellina rubifrons*, *Caprimulgus ridgwayi*, *Accipiter cooperi* y *Chaetura vauxi*), en este caso todas las categorías estacionales fueron asignadas. El estatus de endemismo fue asignado como endémico a México (E) y endémico al oeste de México (W) cuando el área de distribución del taxón está restringida a los límites de la zona de estudio.

Patrones de la riqueza y el endemismo. Se calculó la riqueza de especies y el endemismo para cada transecto. Con el objeto de analizar el comportamiento de la

distribución de la riqueza y la concentración de especies endémicas y de reducir el error debido a un esfuerzo de colecta desigual en el área de estudio, se elaboraron gráficas que mostraran la proporción de especies por transecto, para analizar los patrones geográficos de la distribución de la avifauna.

Para analizar los patrones de distribución latitudinal de la diversidad avifaunística, se calcularon los valores de recambio de especies que se obtuvieron mediante el uso de curvas de atenuación faunística, revelando que los sitios adyacentes con una menor tasa de congruencia faunística (menor porcentaje de especies compartidas) tienen una alta proporción de recambio de especies (Terborgh 1971, Navarro 1992).

Análisis de parsimonia de endemismos. El Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE por sus siglas en inglés) originalmente propuesto por Rosen (1988 *en* Morrone *et al.* 1999) es un método utilizado para agrupar áreas o localidades (análogas a taxones) utilizando los taxones que comparten (análogos a caracteres), de acuerdo con la solución más parsimoniosa. Los cladogramas resultantes de este análisis representan conjuntos de áreas anidadas (Morrone & Crisci 1995). De esta forma, al aplicar el PAE se pueden hipotetizar causas históricas comunes para explicar las agrupaciones de estas áreas (Morrone *et al.* 1999; Luna *et al.* 1999, Luna & Alcántara 2001). Para poder apreciar patrones de relación y regionalización con base en la avifauna de la zona se llevaron a cabo dos PAE: uno para las especies residentes y otro para la avifauna total por transecto (Rojas-Soto *et al.* 2003, Navarro *et al.* 2004). Se construyó una matriz de presencia/ausencia de especies en los 24 transectos, en ambos casos la raíz del cladograma fue un transecto hipotético codificado sólo con ausencias (0). Los cladogramas se obtuvieron mediante el programa Nona-WinClada ver. 0.9.99 (Nixon 1999), se utilizó el método de búsqueda heurística, utilizando los siguientes parámetros: 10,000 árboles por análisis, 50 repeticiones y 100 árboles por repetición. Aunado a esto, se realizó una comparación entre los resultados de los análisis de PAE y los del análisis de curvas de atenuación, con objeto de apreciar si los sitios de alto recambio de especies y la topología de los cladogramas son concordantes o no.

RESULTADOS

Riqueza avifaunística. Se obtuvo un total de 29,242 registros georreferidos para la zona de estudio, de los cuales 6,252 (21.38%) correspondieron a especies endémicas a México o a la región. De estos registros, se obtuvo un total de 783 especies terrestres presentes en la zona de estudio, que representa el 61.07% del total de especies registradas para México (1282 especies *sensu* Navarro & Peterson, en prensa). Se registró un total de 157 especies endémicas (20.05% del total), que corresponde a un 12.24% del total de la avifauna de México. De éstas, 104 (8.11% del total para el país) están restringidas a la zona de estudio. Estos resultados sugieren, aunado a las propuestas ya mencionadas por varios autores (Escalante *et al.* 1993, Peterson & Navarro 2000), que el oeste de México es una zona de alto endemismo. En relación

con la categoría de estacionalidad, se obtuvieron 638 especies residentes (81.4% del total) y 239 especies no residentes, de las cuales 228 (29.11%) tuvieron la categoría migratoria y 85 (10.85%) se consideran transitorias.

Patrones de distribución por transectos. El transecto con mayor riqueza de especies es el ubicado en el oeste de Chiapas (W) con 396 especies, mientras que el transecto Bahía de Banderas (K), cuenta con solo 154 especies. La línea de regresión de estos datos sugiere que la riqueza de especies tiende a aumentar en dirección norte-sur (Fig. 2a). Por el contrario, la riqueza de especies endémicas (Fig. 2b) es mayor hacia el centro del área de estudio y menor hacia los extremos norte y sur, siendo los transectos con mayor concentración de endemismos fueron Q (sur de los estados de México y Morelos-centro de Guerrero) con 94 especies, S (oeste de Oaxaca) y P (en Guerrero y noreste de Michoacán) con 80 y 74 especies, respectivamente, mientras que los transectos con menor riqueza de endémicas fueron el A (norte de Sonora) y X (sur de Chiapas), con 15 especies cada uno.

Patrones del recambio de especies. Los resultados del análisis de curvas de atenuación se presentan en dos gráficas que muestran cierta similitud. Para poder apreciar de mejor forma la tasa general de recambio, los resultados se resumieron obteniendo los promedios de los valores de la matriz de datos usada para la construcción de las gráficas de atenuación para cada sitio. De esta manera, se obtuvo una curva de atenuación promedio para cada análisis el análisis de avifauna total (Fig. 3a) y para especies endémicas (Fig. 3b). La gráfica para el total de especies (Fig. 3a) reveló la existencia de cuatro sitios de alto recambio entre los siguientes transectos: entre el transecto C (centro de Sonora) y D (sur de Sonora y oeste de Chihuahua), entre el transecto J (sur de Nayarit) y K (Bahía de Banderas), otro entre el Q (aproximadamente en el centro de Guerrero) y R (Guerrero-Oaxaca) y el último entre T (centro de Oaxaca) y U (este de Oaxaca).

Por su parte, en la gráfica correspondiente a las especies endémicas (Fig. 3b) se aprecian seis sitios de alto recambio: cuatro coincidentes con el patrón de especies totales y dos exclusivos de este análisis, los cuales se ubican entre los transectos H e I (localizado en el sur de los estados de Sinaloa y Durango, en el norte de Nayarit y Jalisco) y entre los transectos N y O (localizados aproximadamente en la desembocadura del río Balsas y en el oeste de Guerrero y sureste de Michoacán), respectivamente.

Análisis de parsimonia de endemismos (PAE) y regionalización. El PAE para el total de especies (Fig. 4a) produjo un solo cladograma más parsimonioso (CI= 0.34, RI= 0.55 y L= 2269) y reveló la existencia de tres agrupamientos principales. El primero (nodo 2) incluye a los transectos de la región sur, desde el este de Oaxaca hasta el sur de Chiapas, aunque también a un transecto de la porción central, Guerrero-Oaxaca (transectos R y U-X). En segundo lugar, un grupo que incluye, en su mayoría, a los transectos de la porción central, desde Jalisco-Colima hasta el centro de Oaxaca (nodo

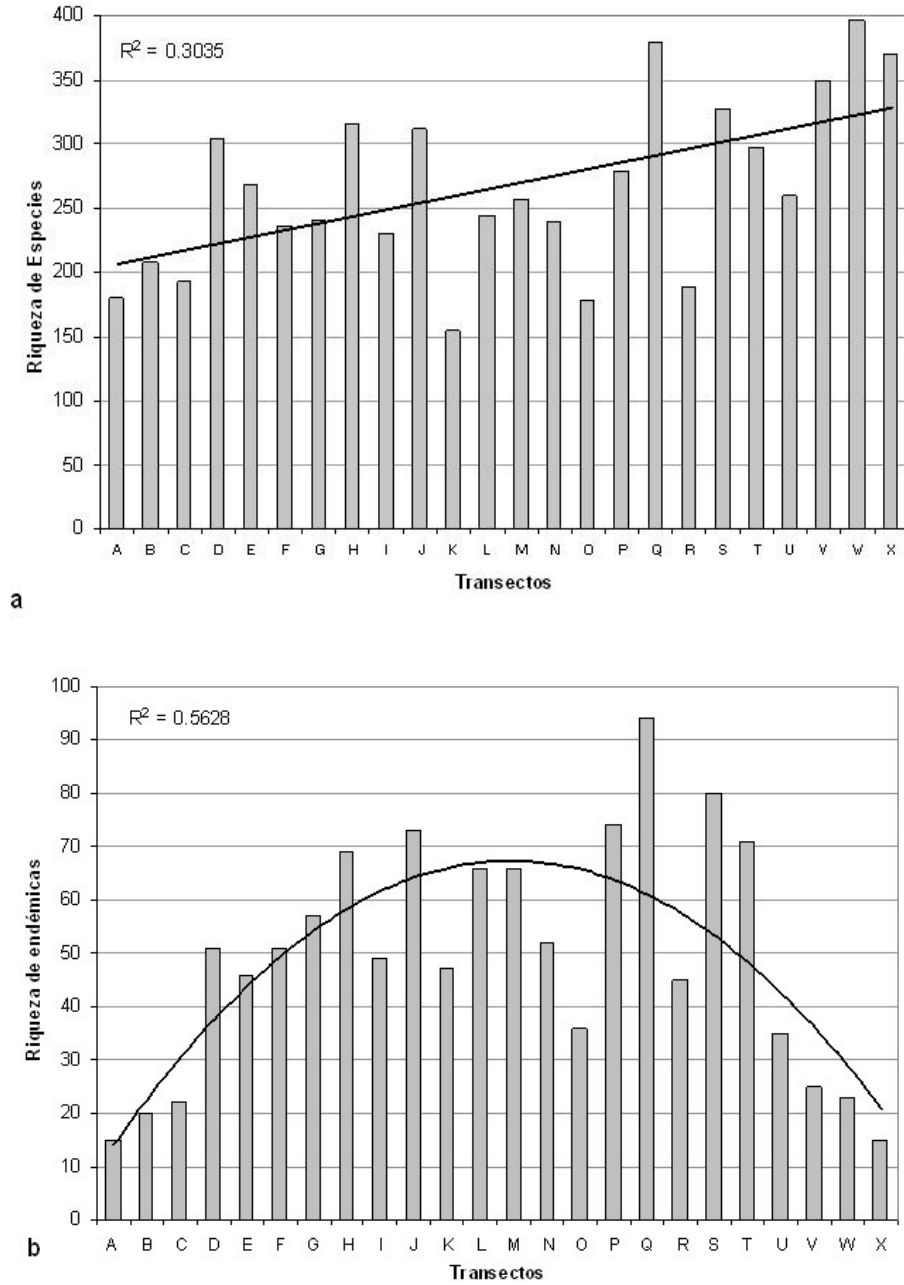


Figura 2
Riqueza de especies por transecto: a) especies totales y b) especies endémicas.

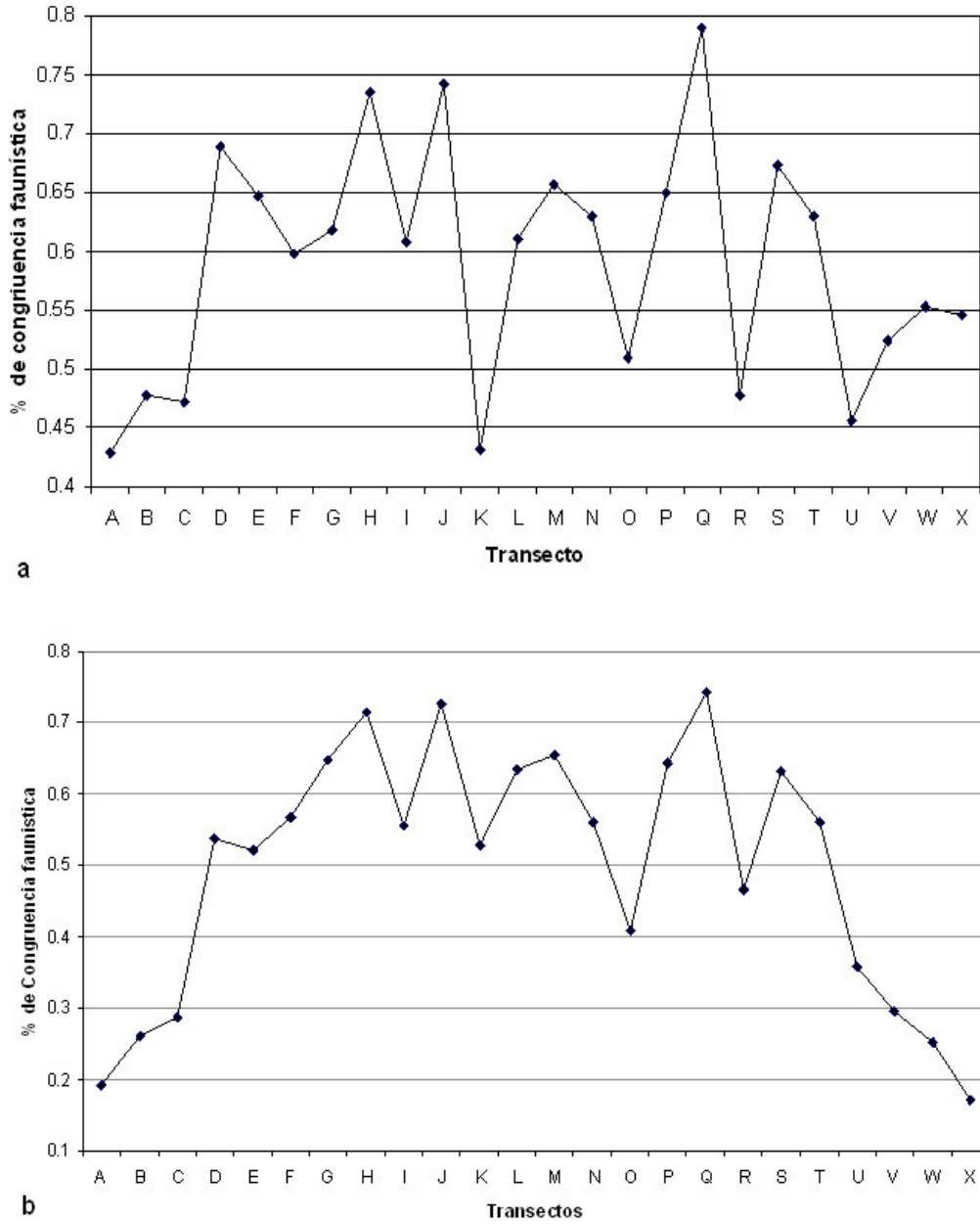


Figura 3
Promedio de los valores de recambio obtenidos de las curvas de atenuación de cada estación, referidos a los transectos: a) avifauna total y b) especies endémicas.

4, transectos L-T, exceptuando los transectos O y R). Finalmente, un grupo que comprende a los transectos de la porción norte desde el norte de Sonora hasta el sur de Nayarit (transectos A-J, nodo 5), cabe mencionar que el grupo de la porción central es el grupo hermano del norteño (nodo 3); por su parte el transecto Bahía de Banderas (K) quedó conformado como el grupo hermano de los tres grupos principales.

En el caso del análisis de especies residentes, se obtuvo un solo cladograma más parsimonioso (CI=0.37, RI= 0.59, L=1711) el cual también reveló la existencia de tres agrupaciones (Fig. 4b); en primer lugar nuevamente se encuentra un grupo correspondiente a la porción sur desde el este de Oaxaca hasta el sur de Chiapas (transectos U-X, nodo 1). Posteriormente se separa una rama (nodo 2) que contiene, por un lado un agrupamiento formado por la mayoría de los transectos de la porción central (exceptuando los transectos L, O, K y R, nodo 4) desde Colima-Michoacán hasta el centro de Oaxaca. Por otro lado, se conforma un grupo que contiene a los transectos de la porción norteña (nodo 5, transectos A-J) al igual que en el análisis anterior, desde el norte de Sonora al sur de Nayarit. En este caso, a diferencia del cladograma de especies totales, el transecto L resultó ser el grupo hermano del clado que contiene a los grupos norteño y central.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que el oeste de México es una zona de gran interés ornitológico, cuya importancia tal vez no había sido apreciada correctamente con anterioridad, especialmente debido a un deficiente respaldo taxonómico basado en el concepto biológico de especie (Escalante *et al.* 1993, Peterson & Navarro 2000). Aunado a esto, en el estudio de diversidad avifaunística difícilmente se integran diversas disciplinas con el fin de entender el comportamiento de los patrones de distribución o su estatus de conservación. En el presente trabajo, el uso de diferentes metodologías, entre las que destacan las bases de datos, un concepto taxonómico alternativo, el uso de un análisis filogenético como el PAE y uno de corte ecológico como lo es el análisis de curvas de atenuación proporcionan mayor información y evidencias para una mejor propuesta de regionalización de la zona, con base la avifauna.

Puesto que un 61.07% del total de la avifauna nacional fue registrado en la zona de estudio (la que corresponde aproximadamente al 30.94% del territorio nacional), esto podría sugerir que es una zona con una alta riqueza de especies. No obstante, existen otras regiones que comparativamente alojan una mayor riqueza de especies, como la Sierra Madre Oriental, que presenta una riqueza de 532 especies (41.5% del total para México) en un área que ocupa aproximadamente el 3.5% de la superficie continental de México (Navarro *et al.* 2004). Por otro lado, en localidades de la vertiente Atlántica donde se presentan las selvas tropicales húmedas, se concentran grandes cantidades de especies en áreas mucho menores, tal es el caso de los Chimalapas (Peterson *et al.* 2003b), Yaxchilán (Puebla-Olivares *et al.* 2002) y Montes Azules (González-García

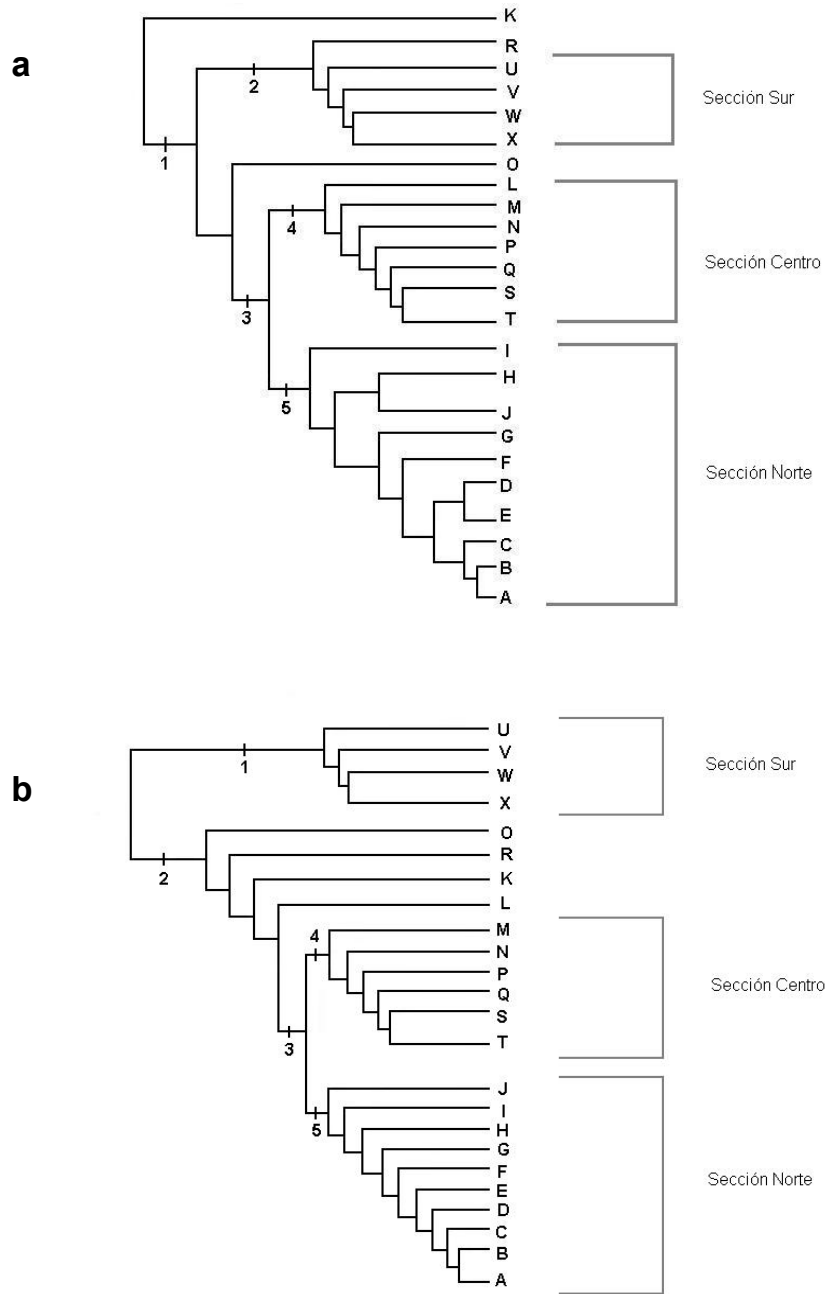


Figura 4

Cladogramas resultado del Análisis de PAE para: a) la avifauna total y b) las especies residentes solamente.

1993). En cuanto a la estacionalidad, los resultados confirman que la zona del oeste de México es de gran importancia para las aves migratorias, como ya ha sido mencionado por varios autores (Hutto 1981, 1987, Palomera *et al.* 1994, Escalona *et al.* 1995), gracias a la variedad de hábitat de la zona.

Contrariamente a los patrones de riqueza, la concentración de endemismos en el oeste es especialmente alta (20.05% del total de especies registradas), de las cuales un alto porcentaje están restringidas al oeste de México. En otras palabras, del total de especies endémicas a de México (249 *sensu* Navarro & Peterson en prensa), el 66.24% se encuentra en el oeste de México, lo que significa que 41.7% del total de endemismos es exclusivo de la región, por lo que se puede concluir que la región del oeste del país es la zona de mayor riqueza de endemismos y efectivamente uno de los focos de diversificación *in situ* de Mesoamérica (Escalante *et al.* 1993, Peterson & Navarro 2000).

Patrones geográficos y regionalización. La comparación de los cladogramas obtenidos del PAE con los patrones de recambio surgidos de las curvas de atenuación faunística y su correspondencia geográfica (Fig. 5) sugiere la existencia de tres grupos faunísticos principales. En primer lugar se separa un grupo que contiene a la porción sur desde el este de Oaxaca hasta el sur de Chiapas, el cual está caracterizado por especies endémicas a la zona (*e.g.* *Campylorhynchus chiapensis*, *Passerina rositae* y *Aimophila sumichrasti*) y especies cuya distribución se extiende hacia Centroamérica (*e.g.* *Crypturellus cinnamomeus*, *Ortalis leucogastra* y *Mimus gilvus*).

En segundo lugar, existe una agrupación que contiene a las porciones centro y norte del país. Por un lado se separa el grupo de la porción central, que va desde el sur de Colima y este de Michoacán hasta el centro de Oaxaca. En comparación con los análisis de atenuación, entre la Sierras Madre del Sur y de Miahuatlán y las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec aparece el último sitio de recambio, precisamente donde comienza el grupo de la porción sur y termina el central. Al respecto, Binford (1989) menciona que una serie de montañas pequeñas separan las tierras bajas costeras del Atlántico de las del Pacífico, y que se extienden desde la base de la Sierra Madre del Sur (Sierra de Choapan) en el oeste, hasta la de la Sierra Madre de Chiapas en el este; las cuales representan una barrera mayor para las especies de tierras altas y un corredor importante entre las faunas de las planicies Atlántica y Pacífica. El recambio alto de especies en este sitio, puede deberse precisamente a la existencia de esta barrera, pues los taxones endémicos de las zonas montañosas ven frenada su distribución (*e.g.* *Amazilia wagneri*, *Chlorospingus albifrons*), apareciendo nuevos taxones propios de tierras bajas (*e.g.* *Crypturellus cinnamomeus*) o endémicos de áreas muy restringidas ("narrowly endemic", Cracraft 1985) como *Aimophila sumichrasti* y *Passerina rositae* restringidas a las tierras bajas del Istmo.

En relación con esto, varios autores (Goldman & Moore 1945, Smith 1941, Stuart 1964, Álvarez & de Lachica 1974) han hecho mención a una provincia, en cierta medida concordante con la posición del sitio de alto recambio aquí mencionado: la provincia de Tehuantepec. Esta región se reconoce claramente por la avifauna

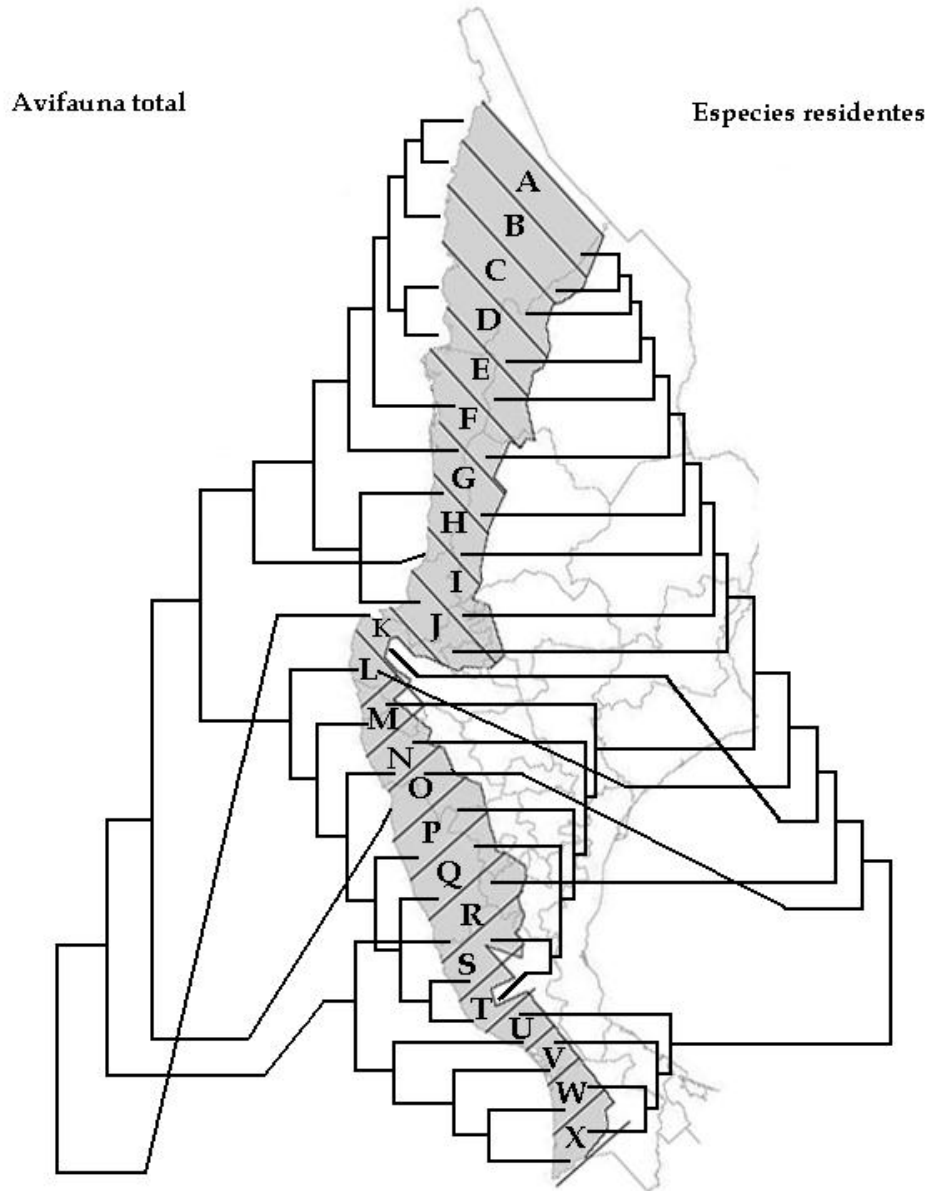


Figura 5
Correspondencia geográfica de los cladogramas obtenidos del análisis de PAE.

presente, ya que coincidentemente con los límites marcados por Smith (1941), existen taxones endémicos (e.g. *Passerina rositae*) que solo se circunscriben a esta área.

Finalmente, la porción norte, que abarca desde el norte de Sonora hasta el sur de Nayarit, está definida por las mismas especies tanto de montaña como de tierras bajas, en su mayoría endémicas, para ambos cladogramas (e.g. *Euptilotis neoxenus*, *Campephilus imperialis* y *Aphelocoma wollweberi* de las montañas, *Cyanocorax beecheii*, *Melanerpes uropygialis*, y *Corvus sinaloae* de las tierras bajas). Es posible apreciar que el grupo de la porción norte coincide con un sitio de alto recambio de especies entre la Bahía de Banderas, donde las estribaciones del Eje Neovolcánico llegan prácticamente hasta la costa en la parte sur de la Bahía, en Cabo Corrientes, éstas podrían estar representando una barrera geográfica que separe algunas de las especies de la agrupación norte con la central. De acuerdo con los resultados obtenidos, algunas especies - especialmente de las tierras bajas costeras - terminan su distribución en este sitio (e.g. *Callipepla douglasii*, *Ortalis wagleri*, *Calocitta colliei*, *Cyanocorax beecheii* y *Vireo paluster*). Posteriormente, aparecen nuevas especies (e.g. *Calocitta formosa*, *Ortalis poliocephala* y *Cyanocorax sanblasianus*).

Al interior de los tres grupos principales se definen subgrupos. Es posible apreciar que los transectos A-C guardan una relación estrecha en ambos árboles (Fig. 4). En ambos análisis, una sola especie es la que le da identidad a este grupo (*Toxostoma crissale*), esta información se llevó al contexto geográfico y se ubicó en la porción más norteña de la sección norte (Fig. 5), en el desierto de Sonora. Al comparar este subgrupo con los análisis de atenuación, existe una concordancia con el primer sitio de alto recambio, entre centro y sur de Sonora y el oeste de Chihuahua; de acuerdo con el mapa de provincias biogeográficas (CONABIO 1997), precisamente en este lugar termina el Desierto de Sonora (región Sonorense) y comienzan las selvas bajas secas del Pacífico (bosque tropical caducifolio). Por otra parte, de acuerdo con el mapa de vegetación potencial de Rzedowski y Reyna-Trujillo (1990), es la zona donde el matorral xerófilo termina y comienza el bosque espinoso. Tomando en cuenta lo anterior, aunado a que la especie que apoya la formación del grupo (*Toxostoma crissale*) se distribuye en las zonas desérticas del noroeste, y que otras especies registradas en los transectos que lo conforman tienen una distribución similar (e.g. *Amphispiza belli*, *Spizella breweri*, y *Colinus ridgwayi*); este subgrupo provee de sustento para la validación de la región Sonorense reconocida por Stuart (1964) y por Álvarez & de Lachica (1974), no concordando con la propuesta de CONABIO (1997).

Dentro del grupo de la porción central, los transectos P, Q, S y T forman también un subgrupo, en este caso las especies que le dan identidad son exactamente las mismas en ambos cladogramas y todas endémicas típicas de los hábitat meso-montanos, (*Lampornis margaritae*, *Aulacorhynchus wagleri*, *Cyanolyca mirabilis* y *Chlorospingus albifrons*), las que se sabe son especies estrictamente endémicas a la Sierra Madre del Sur (Navarro 1998, 2001, Navarro & Peterson enviado). Dentro de este pequeño grupo, existen dos grupos más, uno formado por los transectos Q, S y T, que está apoyado por especies cuya distribución también se restringe a las montañas de la Sierra Madre

del Sur (*Cyrtonyx sallei*, *Aimophila sumichrasti*, *Pipilo albicollis* y *Dendrocolaptes sheffleri*). El otro agrupamiento está formado por los transectos S y T, geográficamente ubicados en la porción meridional de Oaxaca. Este pequeño clado es definido nuevamente por especies de montaña y de distribución restringida a las montañas de Oaxaca (*Amazilia wagneri*, *Eupherusa cyanophrys*, *Aimophila notosticta*, y *Cyanolyca nana*) particularmente, la Sierra de Miahuatlán y las serranías del norte de Oaxaca, muy posiblemente el Nudo de Zempoaltépetl. Para estos dos grupos, se ha documentado la ocurrencia de especies o subespecies de acuerdo a criterios taxonómicos tradicionales (Phillips 1966, AOU 1998), cuya distribución está restringida a tales zonas montañosas, lo cual es un indicador del alto grado de aislamiento geográfico y de la importancia del cambio evolutivo que ha ocurrido en ellas. Binford (1989) menciona que en la Sierra de Miahuatlán, existen al menos una especie y varias subespecies de aves endémicas a ella, además de alojar a otras especies endémicas al oeste de México. Coincidiendo con esto, Escalante *et al.* (1993), basándose en el esquema de regionalización de Smith (1941), proponen el estatus de provincia biótica para estas dos regiones, al realizar un análisis de similitud resultan congregadas en un grupo, en el que la Sierra de Miahuatlán está más cercana a la Sierra Madre del Sur, y el Nudo de Zempoaltépetl. Los resultados del presente trabajo concuerdan con esta propuesta.

La información disponible sobre las aves de México en diversas fuentes, y los modernos métodos de análisis biogeográfico, permiten tener una vista más detallada de los patrones geográficos de la diversidad de este grupo. Aunque los esfuerzos de reconocer regiones faunísticas han sido variados, continuar con análisis como el aquí presentado y otros similares en diversas regiones naturales del país (e.g. Morrone *et al.* 2002, Rojas-Soto *et al.* 2003) permitirá refinar nuestro actual conocimiento de las posibles relaciones biogeográficas entre las áreas que componen el complejo mosaico que es la diversidad biológica de México.

AGRADECIMIENTOS

A Juan José Morrone, Octavio Rojas, Raúl Contreras, Luis Antonio Sánchez y dos revisores anónimos por sus revisiones y valiosos comentarios realizados a este trabajo. A Alejandro Gordillo por su asesoría en la georreferenciación de datos y análisis estadísticos. A los curadores de las colecciones científicas de las siguientes instituciones: American Museum of Natural History, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Bell Museum (University of Minnesota), Carnegie Museum of Natural History, California Academy of Sciences, Canadian Museum of Nature, Denver Museum of Natural History, Delaware Museum of Natural History, Florida Museum of Natural History, Fort Hays State College, Field Museum, Iowa State University, University of Kansas, Los Angeles County Museum, Leiden Natuurhistorische Museum, Louisiana State University Museum of Zoology, Museum of Comparative Zoology (Harvard University), Moore Laboratory of Zoology, University of Michigan, Museo de Historia Natural de París, Museo de Ciencias Naturales de Madrid, Museum of Vertebrate Zoology (Berkeley Univ.), Museo de Zoología (Facultad de Ciencias UNAM), University of Nebraska, Royal Ontario Museum, San Diego Natural History Museum, Southwestern College, Texas A&M University, University of Arizona, University of British Columbia, University of California Los Angeles, University of Oklahoma, Western Foundation of Vertebrate Zoology, United States

National Museum y Peabody Museum (Yale University), por brindarnos el acceso a sus datos, muy en especial al Dr. Robert Prí s-Jones, Michael Walters, F. E. "Effie" Warr y Mark Adams del Natural History Museum (British Museum) de Tring, Inglaterra, por las facilidades y la ayuda que nos otorgaron para tener acceso a los ejemplares alojados en esta colección. Gabriela Meza y Alejandro Villafranco capturaron los datos de registros bibliográficos. Apoyo financiero para la construcción de la base de datos del Atlas fue obtenido de Conabio (A002, E018 y V-009). El desarrollo de este trabajo fue posible gracias al apoyo de PAPIIT-UNAM (IN 218598 y 214200), CONACYT (R-27961), CONABIO (E-018), National Science Foundation, British Council México y una beca tesis del programa PROBETEL-UNAM.

LITERATURA CITADA

- Álvarez, T. & F. de Lachica.** 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México. Pp. 221-295. *In:* D. A. Flores, L. G. Quintero, T. Álvarez & F. de Lachica. (Eds.). *El escenario geográfico.* Recursos Naturales. Sep-INAH. México, D. F.
- Álvarez del Toro, M.** 1980. *Las aves de Chiapas.* ICACH, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México.
- American Ornithologist's Union AOU.** 1998. *Check-list of North American birds.* 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C. USA.
- Ayala, R., T. L. Griswold, & S. H. Bullock.** 1993. The native bees of Mexico. Pp. 179-228. *In:* T. P. Ramamoorthy; R. Bye; A. Lot; J. Fa. (Eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution.* Oxford University Press. USA.
- Baker, J. M., E. López-Medrano, A. G. Navarro, O. Rojas-Soto & K. E. Omland.** 2003. Recent speciation in Orchard Orioles group: divergence of *Icterus spurius spurius* and *Icterus spurius fuertesi*. *Auk* 120 (3):848-859.
- Binford, L. C.** 1989. A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca. *Ornithol. Monog.* 43: 1-418.
- Ceballos, G., R. Medellín & P. Rodríguez.** 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse México: mammalian diversity, endemism and endangerment. *Ecol. Appl.* 8:8-17.
- CONABIO.** 1997. *Provincias biogeográficas de México.* Escala 1:4 000 000. México.
- Cracraft, J.** 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of endemism. *Ornithol. Monog.* 36:49-84.
- Escalante, P., A. G. Navarro & A. T. Peterson.** 1993. A geographic, ecological and historical analysis of the land bird diversity in Mexico. Pp 281-307. *In:* T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa. (Eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution.* Oxford University Press. USA.
- Escalona, G., M. Torres Ch., A.G. Navarro S., R. Villalón C., B. Hernández B. & H. Benítez D.** 1995. Migratory birds of the cloud forests of Mexico. Pp 15-33. *In:* Wilson, M. & S. Sader (Eds.). *Conservation of Neotropical Migratory Birds in Mexico.* Maine Agric. Forestr. Exper. Station Publ. US Fish and Wildlife Service Miscellaneous Publication 727.
- Espinosa-Organista D., C. Aguilar -Zúñiga & T. Escalante-Espinosa.** 2001. Endemismo, áreas de endemismo & regionalización biogeográfica. Pp. 31-37. *En:* Llorente-Bousquets J. & J. J. Morrone. (Eds). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, métodos & aplicaciones.* Las Prensas de Ciencias, UNAM, México.
- ESRI.** 1999. *Arc View GIS Ver. 3.2.* Environmental Systems Research Inc., USA.
- Fa, J. E., & L. Morales.** 1993. Patterns of mammalian diversity in México. Pp. 319-361. *In:* T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa. (Eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution.* Oxford University Press. USA.
- Flores-Villela, O.** 1993. Herpetofauna of Mexico: Distribution and endemism. Pp. 253-279. *En:*

- T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa. (Eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press. USA.
- Friedmann, H., L., Griscom & R. T. Moore.** 1950. Distributional check-list of the birds of Mexico. Part I. *Pacific Coast Avifauna* 29: 1-202.
- Goldman, E. A. & R. T. Moore.** 1945. The Biotic Provinces of Mexico. *J. Mammal.* 26 (4): 347-360.
- González-García, F.** 1993. Avifauna de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 55:1-86.
- Gordon, C. E. & J. F. Ornelas.** 2000. Comparing endemism and habitat restriction in Mesoamerican tropical deciduous forest birds: implications for biodiversity conservation planning. *Bird Conserv. Inter.* 10:289-304
- Howell, S. N. G. & S. Webb.** 1995. *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hutto, R. L.** 1981. Seasonal variation in the foraging behavior of some migratory Western Wood Warblers. *Auk* 98 (4):765:777.
- _____. 1987. A description of mixed-species insectivorous bird flock in Western Mexico. *Condor* 89(2):282-292.
- Llorente-Bousquets J. & A. Luis-Martínez.** 1993. Analysis of Mexican butterflies: Papilionidae (Lepidoptera, Papilionoidea). Pp. 147-178. In: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa. (Eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press. USA.
- Luna, I. & O. Alcántara.** 2001. Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) para establecer un modelo de vicarianza preliminar del bosque mesófilo de montaña mexicano. Pp 273-277. In: Llorente-Bousquets J. & J. J. Morrone (Eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, métodos y aplicaciones*. Las prensas de Ciencias, UNAM, México.
- Luna I., O. Alcántara, D. Espinosa-Organista & J. J. Morrone.** 1999. Historical relationship of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *J. Biogeog.* 26:1299-1305.
- Miller, A. H., H. Friedmann, L. Griscom & R.T. Moore.** 1957. Distributional Checklist of the birds of Mexico. Part II. *Pacific Coast Avifauna* 33: 1-436.
- Morrone, J. J. & J. V. Crisci.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26,373-401.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista, C. Aguilar, J. Llorente-Bousquets.** 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony Analysis of Endemicity based on plant, insect and bird taxa. *Southwest. Nat.* 44(4):507.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista & J. Llorente-Bousquets.** 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 85:83-108.
- Navarro, A. G.** 1992. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico. *Condor* 94:29-39
- _____. 1998. *Distribución geográfica y ecológica de la avifauna del estado de Guerrero, México*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM, México D. F.
- Navarro, A. G. & H. Benítez.** 1993. Patrones de riqueza y endemismo de las aves. *Ciencias, No. Esp.* 7: 45-54.
- Navarro, A. G., H. A. Garza-Torres, S. López de Aquino, O. Rojas-Soto & L. A. Sánchez-González.** 2004. Patrones biogeográficos de la avifauna de la Sierra Madre Oriental, México. In: Luna, I., J. J. Morrone & D. Espinosa Organista (Eds.) *La Sierra Madre Oriental*. UNAM, México. (En prensa).
- Navarro, A. G. & A. T. Peterson.** (En prensa). An alternative species taxonomy of the birds of México. *Biota Neotropica*.

- Navarro, A. G., A. T. Peterson & A. Gordillo-Martínez.** 2002. A Mexican case study on a centralized database from world natural history museums. *CODATA Data Sci. J.* 1 (1): 45-53
- _____. 2003a. Museums working together: the atlas of the birds of Mexico. Pp. 207-225. In: Collar, N., C. Fisher, and C. Feare (Eds.) *Why museums matter: avian archives in an age of extinction*. Bulletin British Ornithologists' Club Supplement 123A.
- Navarro, A.G., A.T. Peterson, E. López-Medrano & H. Benítez D.** 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* toucanets. *Wilson Bull.* 113 (4):363-372.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson, Y. Nakazawa-Ueji & I. Liebig-Fossas.** 2003b. Colecciones biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. Pp. 115-122. In: Morrone, J.J. & J. Llorente (Eds.). *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. CONABIO-UNAM, México.
- Nixon, K. C.** 1999. *Win Clada Ver. 0.9.99*. K. C. Nixon, <http://www.cladistics.com>
- Palomera-García C., E. Santana & R. Amparán-Salido.** 1994. Patrones de distribución de la avifauna en tres estados del occidente de México. *An. Inst. Biol., UNAM, Ser. Zool.* 65(1):137-175.
- Peterson, A. T. & A. G. Navarro.** 1999a. Species concepts and setting conservation priorities: a Mexican case study. Pp. 1483-1489. In: Adams, N. J. & Slotow, R. H. (Eds.) *Proc. 22nd International Ornithological Congress, Durban*. Johannesburg: BirdLife South Africa.
- _____. 1999b. Alternate species concepts as bases for determining priority conservation areas. *Conserv. Biol.* 13:427-431.
- _____. 2000. Western Mexico: a significant center of avian endemism and challenge for conservation action. *Cotinga* 14:42-46.
- Peterson, A. T., A. G. Navarro-Sigüenza & H. Benítez-Díaz.** 1998. The need for continued scientific collecting: A geographic analysis of Mexican bird specimens. *Ibis* 140:288-294.
- Peterson, A. T., A. G. Navarro-S., B. E. Hernández-Baños, G. Escalona-Segura, F. Rebón-Gallardo, E. Rodríguez-Ayala, E. M. Figueroa-Esquivel & L. Cabrera-García.** 2003b. The Chimalapas Region, Oaxaca, Mexico: A high-priority region for bird conservation in Mesoamerica. *Bird Conserv. Inter.* 13.
- Peterson, A. T., D. Vieglais, A. G. Navarro & M. Silva.** 2003a. A global distributed biodiversity information network: building the world museum. Pp. 186-196. In: Collar, N., C. Fisher, and C. Feare (Eds.) *Why museums matter: avian archives in an age of extinction*. Bull. British Ornithologists' Club Supplement 123A.
- Phillips, A. R.** 1966. Further systematic notes on Mexican birds. *Bull. British Ornithol.' Club* 86:86-94.
- Puebla-Olivares, F., E. Rodríguez-Ayala, B. E. Hernández-Baños & A. G. Navarro S.** 2002. Status and conservation of the avifauna of the Yaxchilán Natural Monument, Chiapas, México. *Ornitol. Neotrop.* 13: 381-396.
- Rodríguez-Yáñez, C., R. Villalón C. & A.G. Navarro S.** 1994. Bibliografía de las aves de México (1825-1992). *Pub. Esp. Mus. Zool. Fac. Cien., UNAM.* 8:1-153.
- Rojas-Soto, O. R., O. Alcántara-Ayala, & A. G. Navarro S.** 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modeling approach. *J. Biogeog.* 30,449-461.
- Russell, S. M. & G. Monson.** 1998. *Birds of Sonora*. University of Arizona Press, Tucson, AZ, USA.
- Rzedowski, J.** 1988. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México.
- _____. 1990. Vegetación Potencial de México. IV.8.2. *Atlas Nacional de México. Vol II.* Escala 1:4 000 000. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Rzedowski, J. & T. Reyna-Trujillo.** 1990. Divisiones florísticas. In: Tópicos fitogeográficos (provincias, matorral xerófilo y cactáceas). IV.8.3. *Atlas Nacional de México. Vol. II.* Escala 1:8 000 000. Instituto de Geografía, UNAM..México.

- Schaldach, W. J. Jr.** 1963. The avifauna of Colima and adjacent Jalisco, Mexico. *Proc. West. Found. Verteb. Zool.* 1(1):1-100.
- Shaw, D. M. & S. F. Atkinson.** 1990. An introduction to the use of geographic information systems for the ornithological research. *Condor* 92:564-570.
- Smith, H. M.** 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *An. Esc. Nac. Cien. Biol.* 2:103-110.
- Soberón, J., J. Llorente & Benítez- D. H.** 1996. An International view of National Biological Surveys. *Ann. Miss Bot. Gard.* 83:562-573
- Stattersfield, A. J., M. Crosby, A. J. Long & D. C. Wege.** 1998. *Endemic bird areas of the World; Priorities for Biodiversity Conservation*. BirdLife International, Cambridge, UK.
- Stuart, L. C.** 1964. Fauna of Middle America. Pp. 316-363. *In:* West, R. C. (Ed.) *Handbook of Middle American Indians*. Vol. 1. R. C. West, USA.
- Terborgh, J.** 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 58:23-40.
- Urbina-Torres, F.** 2000. New distributional information of birds from the state of Morelos, Mexico. *Bull. British Ornithol.' Club* 120: 8-16.
- Wilbur, S. R.** 1987. *Birds of Baja California*. University of California Press, Berkeley, California. USA.

Recibido: 20 de mayo 2003

Aceptado: 22 de marzo 2004