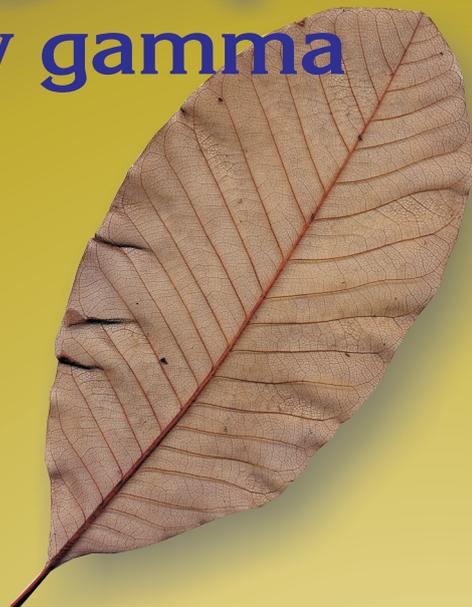


Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades

α β γ
alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter
Jorge Soberón
Patricia Koleff
& Antonio Melic
(eds.)



S.E.A.



CONABIO



CONACYT

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science

m3m
vol. 4
Monografías
3er Milenio

**Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades
alfa, beta y gamma**



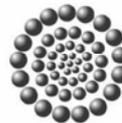
S.E.A.



CONABIO



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science



CONACYT
Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Zaragoza, 2005

Primera edición: 30 Noviembre 2005

Título:

***Sobre Diversidad Biológica:
el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma.***

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón, Patricia Koleff & Antonio Melic

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m : Monografías Tercer Milenio
vol. 4, SEA, Zaragoza.

Patrocinadores del volumen:

• **SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA (SEA)**

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Avda. Radio Juventud, 37; 50012 Zaragoza (ESPAÑA)

• **COMISION NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO**

• **GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO**

• **CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO**

Portada, diseño y maqueta: A. Melic

Imprime:

GORFI, S.A. Menéndez Pelayo, 4 - Zaragoza (España)

Forma sugerida de citación de la obra:

Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) 2005. *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza. IV + 242 pp.

Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades

$\alpha\beta\gamma$

alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter
Jorge Soberón
Patricia Koleff
& Antonio Melic
(eds.)





S.E.A.

Sociedad Entomológica Aragonesa

D. Antonio Melic Blas
Presidente

D. César González Peña
Vicepresidente

D^a Inés Montañés Alcaine
Secretaria

Comité Editorial:
Director Publicaciones: A. Melic
Comité científico-editorial compuesto por
22 entomólogos



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science

Grupo DIVERSITAS

Dr. Gonzalo Halffter
Presidente

Dra. Claudia E. Moreno
Secretaria Técnica



CONABIO

**Comisión Nacional para el
Conocimiento
y Uso de la Biodiversidad**

Ing. José Luis Luege Tamargo
Secretario Técnico

Dr. José Sarukhán Kermez
Coordinador Nacional

Mtra. Ana Luisa Guzmán y López Figueroa
Secretaría Ejecutiva

M. en C. María del Carmen Vázquez Rojas
Dirección de Evaluación de Proyectos



CONACYT

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Dr. Gustavo Chapela Castañares
Director General

Dr. Efraín Orestes Aceves Piña
Director de Asuntos Internacionales

Lic. Clara Morán Andrade
Subdir. de Organismos Multilaterales
y Estrategia de Cooperación



CAPÍTULO 8:

Límites inferiores de la diversidad alfa de aves en México y contribuciones del estudio de comunidades con baja diversidad

Héctor Gómez de Silva

Instituto de Ecología
UNAM
Col. del Valle
México, D.F. 03100, México
hgomez@miranda.ecologia.unam.mx

**Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades
Alfa, Beta y Gamma.**

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón,
Patricia Koleff & Antonio Melic

Patrocinadores:

COMISION NACIONAL PARA EL
CONOCIMIENTO Y USO DE LA
BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO

SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA
(SEA), ZARAGOZA, ESPAÑA.

GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO

CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y
TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m: Monografías Tercer Milenio
vol.4, S.E.A., Zaragoza, España
30 Noviembre 2005
pp: 97 – 108.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org/m3m

**LÍMITES INFERIORES DE LA DIVERSIDAD ALFA DE
AVES EN MÉXICO Y CONTRIBUCIONES DEL ESTUDIO
DE COMUNIDADES CON BAJA DIVERSIDAD**

Héctor Gómez de Silva

Resumen: Los ecólogos que estudiamos la diversidad de especies solemos estar muy comprometidos con las diversidades altas. Para estudiar sus causas solemos comparar comunidades que esperamos tendrán diversidades similares entre sí, o contrastar comunidades que esperamos que tendrán diversidades diferentes entre sí. Aquí discuto que es interesante el estudiar las comunidades que tienen las menores diversidades alfa y el buscar semejanzas entre comunidades entre las que no tenemos razón para sospechar que se vayan a encontrar semejanzas. El interés radica en el potencial de estos enfoques para ayudar a comprender el concepto de comunidad y para poner en contexto las semejanzas y diferencias entre comunidades, además de que es en comunidades con diversidades bajas donde se puede vislumbrar mejor la influencia de factores abióticos sobre el ensamble de comunidades, y por otras razones. Al estudiar comunidades de aves de México empleando estos enfoques, pudimos percatarnos de que suele haber uno o más representantes de cada gremio alimentario en todas las comunidades, lo cual proporciona un límite inferior a la diversidad alfa de las comunidades.

Palabras clave: Comunidades de aves, ecología de comunidades, diversidad alfa, reglas de ensamble de comunidades, México.

Lower limits of the alpha diversity of birds in Mexico, and contributions made by the study of low diversity communities

Abstract: Ecologists studying species diversity tend to focus on high diversities. To study their causes, we usually compare communities which we expect to be similar or contrast communities which we expect to be different. Here, I discuss the interesting possibilities of studying communities with low species diversity and of looking for similarities between communities which are not expected, beforehand, to be similar. These approaches have the potential to help us understand the concept of community, to provide a context for the similarities and differences we find between communities, and because it is in species-poor communities that it is easier to study the influence of abiotic factors in community assembly, among other reasons. The study of bird communities in Mexico using these approaches revealed that there tend to be one or more species from each food guild in every community, which places a lower limit on the alpha diversity of communities

Key words: Bird communities, community ecology, alpha diversity, community assembly rules, Mexico.

Sobre los sesgos

La existencia de una disciplina particular "ecología de comunidades" se justifica sólo si en las comunidades existieran propiedades emergentes que no ocurren en niveles de organización inferiores, la diversidad alfa (riqueza de especies) pudiera ser una de estas propiedades emergentes.

Los ecólogos que estudiamos diversidad y comunidades muchas veces tenemos dos sesgos fundamentales. Uno es que estamos muy comprometidos con las diversidades altas y sus causas, por ejemplo al hacer preguntas como las clásicas *Why are there so many kinds of animals?* (Hutchinson, 1959) o *¿Porqué la diversidad es tan alta en los trópicos?* (MacArthur *et al.*, 1966), o al querer justificar que cierta zona de estudio es importante para la conservación en base a que tiene una alta diversidad. El enamoramiento de los ecólogos durante los 1970's y 1980's de la competencia interespecífica como causa principal de la diversidad y la estructura de comunidades se debe en parte a este sesgo: las comunidades estudiadas eran relativamente ricas en especies. En comunidades con un mínimo de especies, tal vez es menor o no hay competencia interespecífica, y la estructura de la comunidad está más influenciada por factores abióticos y competencia intraespecífica.

Otro sesgo es que solemos anticipar la respuesta a nuestra pregunta. La gran mayoría de los estudios comparativos de comunidades ya sea buscan semejanzas entre comunidades de ambientes físicos semejantes (por ejemplo, Mares, 1993; varios capítulos de Ricklefs & Schluter, 1993), o buscan diferencias entre comunidades de ambientes físicos contrastantes (por ejemplo, todos los estudios comparativos de bosques de diferentes etapas sucesionales, o entre los trópicos y zonas templadas). Rara vez se han estudiado la semejanzas entre lugares con ambientes físicos contrastantes (uno de los pocos casos es Steneck & Dethier, 1994), lo cual es paradójico en vista de que en principio no se podría interpretar la significancia de semejanzas y diferencias observadas entre comunidades (por ejemplo para poner a prueba hipótesis sobre convergencia entre comunidades, Mares, 1993) si no es a la luz de las semejanzas generales compartidas por todas las comunidades. Por ejemplo es común encontrar cuando se presenta un inventario avifaunístico resultados como “se encontró que el gremio más representado fue el de las insectívoras y las familias más representadas fueron Parulidae y Tyrannidae”. La significancia de esas observaciones depende de qué tan inesperado o usual es este resultado, por ejemplo qué tan inusual es que el gremio más representado sea el de las insectívoras o que las familias más representadas sean Tyrannidae y Parulidae. El buscar semejanzas generales entre comunidades, por diferentes que parezcan, proporcionaría un modelo nulo para toda comparación entre comunidades, de manera análoga a como en genética molecular el equilibrio de Hardy-Weinberg es un modelo nulo para documentar el grado de aislamiento genético entre poblaciones.

Los estudios que buscan semejanzas donde las esperan encontrar y buscan diferencias donde las esperan encontrar son sumamente importantes en la teoría ecológica, pero también lo serían los casi inexistentes estudios que buscan semejanzas donde no se esperan, pues revelarían la esencia profunda de las comunidades, las "reglas de ensamble" que explican su estructura. No se puede comprender cabalmente un concepto sin antes conocer las características que comparten todas las manifestaciones de ese concepto (como lo decía Platón en Lisis, Cármides y Laques de *Diálogos*); en este caso, este enfoque sería útil para comprender el concepto de comunidad.

En cualquier libro de comunidades ecológicas encontraríamos que las comunidades son “el conjunto de poblaciones de diferentes especies que interactúan en una localidad particular”. Esta es una muy buena definición abstracta. Pero, en concreto, ¿qué características tienen estos conjuntos de poblaciones de diferentes especies? ¿Cómo averiguarlo?

Para dar un ejemplo alejado de la biología, todos sabemos lo que es una mesa. A primera vista, una mesa se podría decir que es una tabla rectangular con cuatro patas ¿no? Pero luego recordamos que hay mesas que no son rectangulares, empezando por la mesa redonda del Rey Arturo... También hay mesas con más de cuatro patas, y con menos de cuatro patas. Pero no hay mesas sin patas... La característica que tienen todas las mesas es que son muebles compuestos de una tabla con una o más patas.

¿Qué estrategia empleamos para llegar a ese conocimiento de lo que es una mesa? Pues analizamos la diversidad de objetos que son mesas (rectangulares, redondas, etc.) y sobre todo tratamos de conocer como es una mesa reducida a su mínima expresión (tabla con una pata). Hagamos lo mismo con comunidades de aves de la República Mexicana. Las comunidades reducidas a su mínima expresión son las de menor diversidad alfa.

Es interesante estudiar las comunidades que tienen las menores diversidades alfa porque ayudan a comprender el concepto de comunidad, ayudan a poner en contexto las semejanzas entre comunidades y porque en ellas se pueden vislumbrar la influencia de factores abióticos en comunidades con menor competencia interespecífica (y por otras razones).

Métodos

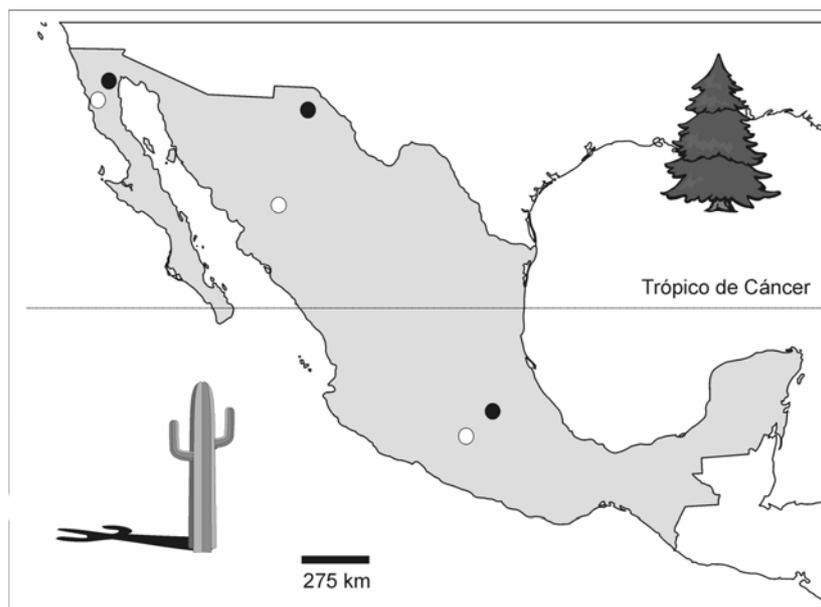
Selección de sitios de estudio.

La literatura científica nos dice que la riqueza de especies está correlacionada positivamente con la energía disponible para el crecimiento y la reproducción de los organismos, de manera que en lugares tropicales con climas cálidos y suficiente humedad es donde hay mayor riqueza de especies (Allen *et al.*, 2002; Blackburn & Gaston, 1996; Gaston & Williams, 1996; Hunter, 2002; Walter, 1985). En este estudio buscamos lo contrario, lugares de México a altas latitudes, con bajas temperaturas y/o baja precipitación pluvial. Los sitios estarían fuera del sureste mexicano y serían desiertos o altas montañas. Para evitar la pseudorreplicación los tres desiertos y tres bosques de pino se escogieron para que estuvieran distantes entre sí (no importó si un desierto estaba cerca de un bosque de pino, pues prácticamente no compartirían especies simplemente por sus diferencias climáticas y ecológicas).

Como la escala espacial de los estudios afectan sus conclusiones (por ejemplo, Shmida & Wilson, 1986; Levin, 1992; Wiens, 1989), fue importante que los sitios fueran de una extensión comparable. Es común en trabajos de diversidad vegetal estudiar sitios de una extensión estandarizada (por ejemplo, una hectárea), pero en estudios de diversidad animal esto no es frecuente. Para que el sitio a estudiar correspondiera a una comunidad (poblaciones interactuantes de diferentes especies), la escala debía ser lo suficientemente pequeña y el tipo de vegetación lo suficientemente homogéneo para no correr el riesgo de que algunas especies no interactúen con el resto. Por otra parte, la escala no debía ser tan pequeña como para que el ámbito hogareño de algunas especies fuese mucho más grande que el sitio estudiado porque las especies con territorios más grandes suelen volverse “invisibles” al muestreo en áreas menores (Terborgh *et al.*, 1990: 225-6). Dado que áreas mucho menores de 1 km² contienen una muestra incompleta de la comunidad de aves, se escogió una extensión de 1 km² para todos los sitios de estudio.

Por otra parte se evitó seleccionar sitios donde hubiera aves acuáticas (porque aumentaría la diversidad alfa “artificialmente”), sitios carentes de vegetación leñosa

Fig.1. Ubicación de los sitios de estudio. Los círculos negros indican desiertos y los círculos con relleno blanco indican bosques de clima frío.



(ya que las aves predominantemente están adaptadas a árboles), y sitios en islas (porque la baja riqueza de especies pudiera ser influenciada por la resistencia de muchas aves a cruzar grandes distancias sobre el agua y no tanto por los efectos ecológicos del clima). Los seis sitios se muestran en la fig. 1. Los sitios 1 y 2 además de ser extremadamente áridos son extremos en el sentido de que están en unas de las pocas zonas de México donde la diferencia entre la temperatura máxima mensual y la temperatura mínima mensual excede los 20°C (Sánchez Molina, 1985).

El sitio 1 es un desierto rocoso en la Sierra de las Pintas, Baja California ($31^{\circ}35.6'N$, $115^{\circ}06.5'W$) con palo fierro (*Olneya tesota*) y palo verde (*Cercidium microphyllum*). Hay ocotillos (*Fouquieria* sp.) aislados en algunas laderas. Abarca de los 100 a los 220 m sobre el nivel del mar. Precipitación anual aproximada 56 mm, gama aproximada de precipitación media mensual de 0.1 a 13.3 mm, 10-12 meses con menos de 10 mm de precipitación (datos basados en estaciones climatológicas a 60 km al NNW y 68 km al SSE; García, 1987). Temperatura media anual 27.4°C, gama de temperaturas medias mensuales de 20.8 a 36°C, 0 meses con temperatura menor a 0°C (datos basados en mediciones realizadas a menos de 1 km de distancia entre enero de 1996 y junio de 1998, Juan Carlos García, comunicación personal). Un arroyo seco tiene paredes de hasta 10 m de altura en ciertas secciones. La vegetación y topografía circundantes son similares hacia el noreste, norte, oeste y suroeste y consisten de planicies de palo fierro y palo verde hacia el sur y este.

El sitio 2 es un desierto arenoso en El Bocán, Samalayuca, Chihuahua ($31^{\circ}20'N$, $106^{\circ}23.5'W$) con mezquite (*Prosopis glandulosa*) de 1.5 m de altura en promedio (pero con algunos árboles de hasta 3.5 m) y con artemisa (*Artemisia filifolia*). Las plantas anuales y pastos son muy escasas. La altitud es de 1250 m sobre el nivel del mar. Precipitación anual aproximada 212.8 mm, gama aproximada de precipitación media mensual de 4.7 a 46 mm, 5 meses con menos de 10 mm de precipitación. Temperatura media anual 17°C, gama de

temperaturas medias mensuales de 6.9 a 27.5°C, 3 meses con temperatura menor a 0°C (datos basados en una estación climatológica a 6 km al W; García, 1987). Hacia el sur y oeste hay dunas carentes de vegetación y al norte y este, entre 1 y 3 km de distancia, planicies con *Larrea tridentata* y pendientes con matorral sarcocaulé.

El sitio 3 es un desierto pedregoso con matorral sarcocaulé con mesquite, acacia y ocotillo (*Prosopis-Acacia farnesiana-Fouquieria-Opuntia-Hechtia*) en lomeríos, inmediatamente al sur de Peña Blanca, Querétaro ($21^{\circ}1.08'N$, $99^{\circ}44.34'W$, 1400-1460 m sobre el nivel del mar). Precipitación anual aproximada 456 mm, gama aproximada de precipitación media mensual de 4.4 a 82.3 mm, 3 meses con menos de 10 mm de precipitación. Temperatura media anual 21.7°C, gama de temperaturas medias mensuales de 17.3 a 25.1°C, 0 meses con temperatura menor a 0°C (datos basados en una estación climatológica a 8.75 km al WNW; García, 1987). Los arroyos tienen en sus márgenes mezquites ligeramente más altos (hasta 5 m de altura) y tienen paredes hasta de cinco m de altura. La vegetación y topografía circundantes son similares excepto que hacia el norte el ejido de Peña Blanca y el Río Estorax con su vegetación riparia están muy cercanos, separados de la zona de estudio por cerros de 25 a 70 m de altura.

El sitio 4 es un bosque de pino y oyamel (*Pinus jeffreyi-Abies concolor*) en la Sierra San Pedro Mártir, Baja California ($31^{\circ}02.3'N$, $115^{\circ}28'W$; 2600 a 2830 m sobre el nivel del mar); el sotobosque generalmente es muy abierto, pero en algunas partes hay manchones densos de *Baccharis* sp. y *Arctostaphylos* sp.; en algunas áreas hay rocas muy grandes. Precipitación anual aproximada 500 mm (Álvarez, 1983). Temperatura media anual 7.3°C, gama de temperaturas medias mensuales de -1.5 a 16.3°C, 7 meses con temperatura menor a 0°C (datos basados en Álvarez & Maisterrena, 1977). El bosque nunca ha sido talado, ni se ha practicado supresión de incendios (Minnich *et al.*, 1994). La vegetación circundante es similar, aunque en algunos sitios incluye especies adicionales de coníferas.

El sitio 5 es bosque de pino-encino (*Pinus-Quercus*), fuertemente dominado por pino, a 1 km al norte de Batosárachi, Chihuahua (27°42.4'N, 107° 34.95'W; 2380 a 2420 m sobre el nivel del mar). Precipitación anual aproximada 673 mm, gama aproximada de precipitación media mensual de 8.8 a 171 mm, 1 mes con menos de 10 mm de precipitación. Temperatura media anual 11.1°C, gama de temperaturas medias mensuales de 5 a 17.6°C, 5 meses con temperatura menor a 0°C (datos basados en una estación climatológica a 6.5 km al NW; García 1987). Existen grandes afloramientos rocosos, con acantilados hasta de 30 m en ciertos lugares. Se encuentra en un nivel moderado de perturbación antropogénica: hay 3 pequeños claros (0.15, 0.24 y 0.5 hectáreas); se excluyeron de la lista a 5 especies de aves que estaban restringidas a estos claros para no inflar el cálculo de la riqueza de especies del bosque. Al norte y al sur se encuentran pastizales con ganadería.

El sitio 6 es un bosque de pino (*Pinus hartwegii*) con sotobosque de gramíneas amacolladas, en el límite superior del bosque en la ladera NE del Nevado de Toluca, estado de México (19°07.5'N, 99°44'W; 3750 a 4000 m sobre el nivel del mar). Precipitación anual aproximada 1243.5 mm, gama aproximada de precipitación media mensual de 17.2 a 270 mm, 0 meses con menos de 10 mm de precipitación. Temperatura media anual 5.2°C, gama de temperaturas medias mensuales de 3.8 a 6.8°C, 12 meses con temperatura menor a 0°C (datos basados en una estación climatológica a 1.25 km al W y 100 m más arriba; se añadió 1°C a todas las temperaturas para compensar esta diferencia de altura). La vegetación circundante es bosque de pino por tres lados y pastizal alpino hacia el otro lado.

Técnica de muestreo

Se identificaron las aves por medio de observación visual y auditiva, empleando la técnica de “búsqueda intensiva en un área” (“area search”). Se trató de reducir posibles fuentes de sesgo al hacer los inventarios. Primero, al inicio del estudio ya se tenía familiaridad con la identificación visual de todas las especies y con la vocalización principal del 90% de ellas. Segundo, cada sitio se muestreó durante las cuatro estaciones del año (5 días cada 3 meses). Tercero, se abarcó un año y medio (del 21 de marzo de 1997 al 30 de septiembre de 1998), no un año como es común en los inventarios avifaunísticos, para “controlar” de cierta manera que no se estuviera muestreando un año inusual. Durante el primer año los sitios se muestrearon en orden de menor a mayor distancia a la Ciudad de México y en los últimos 6 meses se muestrearon en el orden inverso (para que no le tocara siempre a algún sitio el principio o el fin de una estación). Se tuvo atención de buscar aves en todos los microhábitats y niveles de la vegetación, además de aves que estuvieran sobrevolando, para no omitir aves con nichos específicos o aves que pasan la mayor parte del tiempo en el dosel o arriba de él. Se muestreó desde 1 o 2 horas antes del amanecer hasta 1 o 2 horas después del anochecer (generalmente no se realizaron observaciones durante las 4 o 5 horas del medio día que es cuando la detectabilidad de las aves generalmente es menor).

Finalmente, se excluyeron las especies “accidentales” como recomiendan Remsen (1994) y Gómez de Silva *et al.* (1999). Debido a la gran capacidad de vuelo de las aves, la dispersión accidental ocasiona que se registre un número limitado de individuos fuera del área principal de distribución geográfica, altitudinal o ecológica. Aunque las especies accidentales pueden desempeñar un papel importante en escalas de tiempo evolutivo (Grinnell, 1922; Veit, 2000), en escala de tiempo ecológico no influyen significativamente en las interacciones en la comunidad. Los criterios que se usaron para reconocer especies accidentales fueron que sólo se registraron volando por encima del hábitat sin parar o que sólo paraban brevemente pero no forrajeaban (a las aves que habitualmente cazan volando se les incluyó cuando su conducta sugería que estuvieran forrajeando y no sólo sobrevolando) o que se registraron durante 2 días (7% del trabajo de campo en cada sitio) o menos, además de que algunas se reconocían como accidentales porque estaban fuera de su hábitat usual.

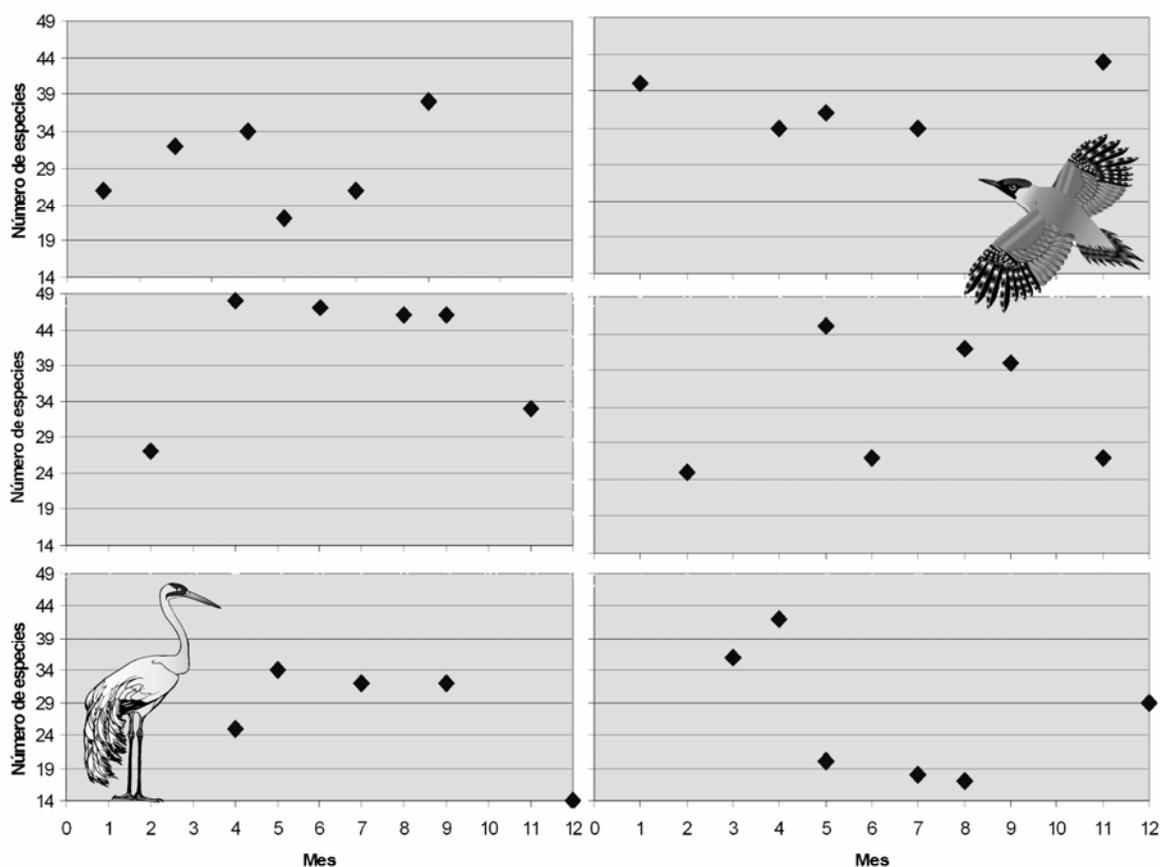
El tratar de reducir sesgos de muestreo no asegura que los inventarios estén completos. Una cosa es tener una muestra relativamente no sesgada y otra es tener una muestra completa. Se evaluó qué tan completos eran los inventarios al final del trabajo de campo mediante la aplicación de curvas de acumulación de especies y se usó el valor asintótico para estimar la verdadera riqueza de especies (diversidad alfa) de cada sitio. Se empleó el modelo de Michaelis-Menten para la estimación, dado que es un modelo robusto (Chazdon *et al.*, 1998) y preciso (Peterson & Slade, 1998). Los cálculos se realizaron con el programa EstimateS (Colwell, 1997) empleando 50 aleatorizaciones del orden de las muestras. El emplear aleatorizaciones del orden de las muestras es muy útil, particularmente para aves u otros organismos con conductas estacionales, para evitar confundir una acumulación de especies debida a la estación o a las migraciones con una acumulación de especies debida al esfuerzo de muestreo.

Resultados

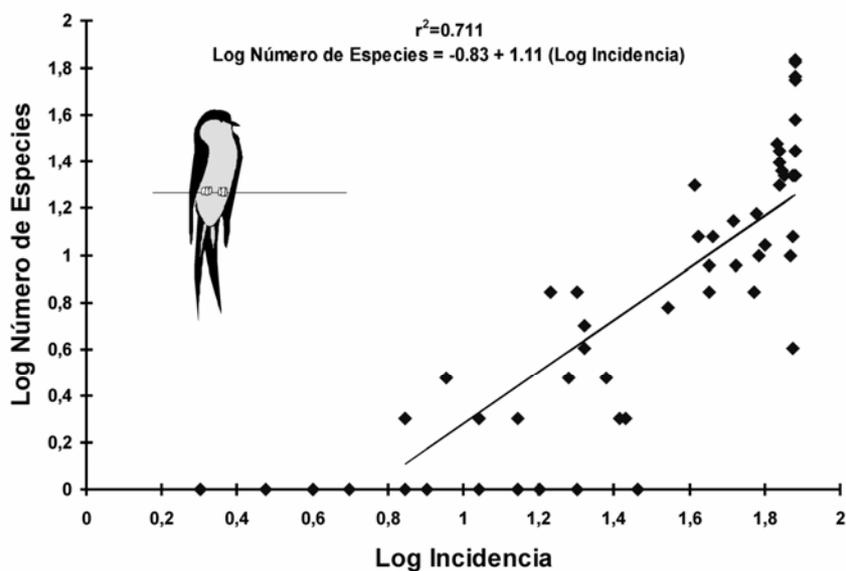
Se registraron 152 especies de aves pertenecientes a 38 familias en los 6 sitios de estudio (Apéndice 1). En los diferentes sitios se registraron entre 35 y 60 especies en total y las curvas de acumulación de especies sugirieron que la verdadera riqueza de especies (diversidad alfa) es de 36 a 63 (Tabla I). El número de especies registradas en cada visita fluctuó entre 14 y 48 (fig. 2). El número de especies registradas en cada visita era similar entre las dos localidades de Baja California, las dos de Chihuahua y las dos del centro de México (fig. 2).

Tabla I. Diversidad alfa de los sitios de estudio

Área de estudio (hábitat)	Diversidad alfa	
	observada	estimada
1. (desierto)	43	47
2. (desierto)	48	52
3. (desierto)	48	50
4. (pino-oyamel)	35	36
5. (pino-encino)	60	63
6. (pino)	43	45



2



3

Fig. 2. Número de especies registradas en cada visita a cada uno de los sitios de estudio. Todas las gráficas usan la misma escala para que sea fácil compararlas. A la izquierda están los bosques fríos; de arriba abajo, los sitios son Nevado de Toluca, Batosárachi, Sierra San Pedro Mártir. A la derecha están los desiertos; de arriba abajo, los sitios son Peña Blanca, Samalayuca, Sierra de las Pintas.

Fig. 3. Gráfica que indica la fuerte relación entre el número de especies en las familias de aves terrestres de México y el número de localidades donde se encuentra representada la familia (“incidencia”). Para estimar la incidencia se usó el porcentaje de localidades de las consideradas en Gómez de Silva y Medellín (2002), cuya avifauna incluía determinada familia.

Discusión

Sitios con menor diversidad alfa y factores que pueden haber influido

Tanto el frío como la aridez ocasionan comunidades de aves con baja diversidad alfa (Fig 3 de Gómez de Silva & Medellín, 2002), ya sea directamente (por restricciones fisiológicas de las aves) o indirectamente (por ejemplo, mediante una baja productividad primaria), o por una mezcla de ambos factores. En las condiciones que se presentan en el territorio mexicano, ¿cuál de estos dos factores ecológicos deprime más la diversidad alfa? La localidad con considerable menor diversidad alfa (tanto observada como predicha por la curva de acumulación de especies) fue el bosque de pino-oyamel de la Sierra San Pedro Mártir, que es la localidad mexicana que combina la mayor latitud (por lo tanto la temporada de crecimiento de las plantas es corta) con mayor altitud (por lo tanto, las temperaturas son bajas aún en la temporada de crecimiento), y por lo tanto se puede suponer que la productividad primaria es baja. También pudiera haber influencia del efecto de peninsularidad. Este sitio no fue el que tiene la menor temperatura media anual (7.3, versus aproximadamente 5.2 en el Nevado de Toluca), ni el menor número de meses con temperatura media mensual menor de 10°C (7 meses, versus 12 en el Nevado de Toluca), aunque sí fue el sitio que alcanza la menor temperatura media mensual (-1.5°C en marzo versus 2.8°C en febrero en el Nevado de Toluca) y con las menores temperaturas mensuales durante el invierno (menor de 1.5°C, vs casi 5°C en el Nevado de Toluca). El Nevado de Toluca fue la localidad con la segunda más baja diversidad alfa estimada (Tabla I).

Bajas temperaturas limitan las distribuciones de las aves, particularmente en el invierno (Root, 1988a, 1988b, 1989). El sitio de la Sierra San Pedro Mártir fue el que tuvo la menor diversidad alfa en invierno: 14 especies. Las demás emigran a otras latitudes o descienden a menores altitudes en la misma sierra. Si se excluyen las especies que sólo se registraron sobrevolando (*Cathartes aura*, *Buteo jamaicensis*, *Corvus corax*) o en los puntos más bajos del km², sólo 6 especies pequeñas y medianas (una terrestre y las demás arbóreas) permanecieron durante el invierno. Lo interesante es que las seis fueron insectívoras que duermen en agujeros: *Picoides villosus*, *Colaptes auratus*, *Sitta pygmaea*, *Sitta carolinensis*, *Poecile gambelli* y *Catherpes mexicanus* (Gómez de Silva, 2002). El dormir en agujeros entre rocas o en árboles, donde la temperatura no desciende tanto como al aire libre, probablemente les confiere una estrategia adaptativa.

En el Nevado de Toluca se registraron 15 especies durante el invierno: *Picoides stricklandi**, *Colaptes auratus**, *Sitta pygmaea**, *Sitta carolinensis**, *Certhia americana**, *Poecile sclateri**, *Troglodytes aedon**, *Regulus calendula*, *Sialia mexicana**, *Turdus migratorius*, *Dendroica coronata*, *Peucedramus taeniatus*, *Pipilo maculatus*, *Oriturus superciliosus* y *Junco phaeonotus* (Gómez de Silva, 2002). Ocho de ellas (señaladas con asteriscos) se sabe que duermen obligatoriamente en agujeros. Pudiera ser que algunas otras

duermen facultativamente en agujeros, por ejemplo *Regulus calendula*, aunque otras estrategias también son posibles (vea por ejemplo Heinrich, 2003). En este caso, el comportamiento de dormir en agujeros aparentemente influye fuertemente sobre la composición de la comunidad.

El desierto con la menor diversidad alfa (Sierra de las Pintas) tuvo la misma diversidad alfa observada que el Nevado de Toluca, aunque la diversidad alfa estimada fue ligeramente mayor. También en este caso pudo haber influencia del efecto de peninsularidad, no sólo del clima. El segundo año del muestreo incluyó una temporada extraordinariamente lluviosa (observación personal) y la diversidad alfa observada (y estimada) probablemente fueron mayores de las que se observan en años normales (por ejemplo, una especie *Carduelis lawrencei*, que normalmente no se encuentra en esa región geográfica anidó en el sitio de estudio en esa temporada, Patten *et al.*, 2001). Pero aún sin las especies que aparecieron durante la temporada extraordinariamente lluviosa, la diversidad alfa fue mayor que en la Sierra San Pedro Mártir.

Porqué este límite inferior de la diversidad alfa

Coincidió que la localidad con el menor número de especies fue la del menor número de familias. La menor diversidad alfa estimada fue de 36 especies en 21.49 (entre 21 y 22) familias. Creo que en parte se debe a que 1) las especies tienden a tener una distribución libre ideal (Gómez de Silva & Medellín, 2002) de la misma manera que los individuos tienden a la distribución libre ideal (Fretwell & Lucas, 1970; Tregenza, 1995), y 2) algunas familias tienen mayores tasas netas de especiación que otras.

Distribución libre ideal de especies

La hipótesis de la distribución libre ideal de especies plantea que donde existe un recurso tenderá a haber por lo menos una especie que haga uso de él. Esta premisa es un caso particular de la teoría de optimización en ecología (MacArthur & Pianka, 1966; Rosen, 1967). Básicamente se debe a que una comunidad en un ambiente que contiene algún recurso no utilizado (o subutilizado) tenderá a ser invadida por una especie capaz de utilizar dicho recurso (Fox & Brown, 1995) o, si tal especie no existe en el "acervo de especies", se crea una presión selectiva para que se origine dicha especie (Darwin, 1872: 235; Benton, 1983).

Desde luego que las barreras a la dispersión, por una parte, y las restricciones fisiológicas, por otra, pueden impedir una distribución libre ideal. Por eso se habla de una tendencia. Pero se puede suponer que no hay grandes barreras para la dispersión de aves dentro del área continental de México (la dispersión hacia islas es otra historia) y existen en México aves capaces de alimentarse de los principales tipos de alimentos. Si bien en ninguna parte del mundo hay aves que se alimenten predominantemente de tierra, en México existen especies que corresponden a los 14 principales gremios alimenticios (Tabla II; los únicos gremios ausentes son

Tabla II. Gremios alimenticios en los que se pueden catalogar las aves de México

Carnívoras	Nocturnas
	Diurnas, capturan presas terrestres
	Diurnas, capturan presas arbóreas/aéreas
	Carroñeras
Insectívoras	Nocturnas
	Diurnas, capturan sus presas en el aire (arriba del dosel)
	Diurnas, capturan presas terrestres
	Diurnas, capturan sus presas en el interior de la madera
	Diurnas, recogen sus presas de la corteza/epífitas
	Diurnas, recogen sus presas del follaje
Nectarívoras	---

Frugívoras/Granívoras	Arbóreas
	Terrestres



Tabla III. Familias de aves terrestres mexicanas y el porcentaje de localidades mexicanas en las que se registran (adaptado de Gómez de Silva, 2001b).

Strigidae	100	Cuculidae	81	Furnariidae	22
Corvidae	100	Mimidae	79	Ardeidae	21
Parulidae	100	Sylviidae	78	Aegithalidae	21
Trochilidae	100	Trogonidae	70	Certhiidae	21
Troglodytidae	100	Odontophoridae	69	Formicariidae	18
Tyrannidae	100	Fringillidae	61	Motacillidae	18
Accipitridae	100	Cotingidae	60	Peucedramidae	18
Cathartidae	99	Cracidae	58	Charadriidae	16
Caprimulgidae	99	Dendrocolaptidae	56	Passeridae	14
Emberizidae	99	Psittacidae	53	Pipridae	12
Hirundinidae	99	Momotidae	45	Remizidae	12
Picidae	99	Bombycillidae	38	Bucconidae	9
Apodidae	97	Ptilonotidae	36	Phasianidae	9
Vireonidae	94	Regulidae	35	Coerebidae	9
Columbidae	92	Ramphastidae	31	Alaudidae	6
Cardinalidae	91	Paridae	27	Galbulidae	5
Thraupidae	91	Tinamidae	27	Scolopacidae	4
Turdidae	91	Laniidae	27	Sturnidae	4
Icteridae	90	Thamnophilidae	26	Timaliidae	3
Falconidae	83	Sittidae	26		

los de frugívoras nocturnas y folívoras arbóreas, que en el mundo sólo están representados por una especie sudamericana *Steatornis capensis* y *Opisthocomus hoazin*, respectivamente). Dado que los recursos que corresponden a estos 14 gremios principales (diferentes tipos de vertebrados, carroña, diferentes tipo de invertebrados, néctar, y diferentes tipos de frutos y semillas) se encuentran en todo México, incluso en las zonas más áridas y las más frías, en toda localidad mexicana tenderá a haber una o más especies de los 14 gremios.

Esta es sólo una tendencia, pues aparentemente hay uno o dos gremios ausentes en algunas de las localidades con climas más severos, aunque ninguno está ausente del sitio con menor diversidad alfa (Gómez de Silva & Medellín, 2002). Dada la tendencia de que haya representantes de 14 gremios en toda localidad, ¿porqué el límite inferior a la diversidad alfa no es 14 especies, una por gremio alimenticio?

Especiación

No se puede predecir el número de especies por gremio, pues aún en la localidad con menor diversidad alfa algunos gremios están representados por más de una

especie. A nivel de la avifauna de todo México, así como a nivel de comunidades individuales, hay 5 gremios alimenticios que tienen mayor número de especies. En el orden de mayor a menor número de especies mexicanas, son los de las insectívoras de follaje, frugívoras/granívoras arbóreas, insectívoras de presas terrestres, frugívoras/granívoras terrestres e insectívoras que atrapan su presa en el aire debajo del dosel (fig. 4 de Gómez de Silva & Medellín, 2002).

Un resultado de haber comparado una diversidad de comunidades incluyendo especialmente comunidades en su mínima expresión (véase **De los sesgos** al principio de este capítulo) es que aparentemente hay 7 familias de aves que se encuentran en todas las comunidades de México y 12 que se encuentran en el 90% de las comunidades o más (Gómez de Silva & Medellín, 2001; Tabla III). Es más, todas las familias con 22 especies o más se encuentran en 90% o más comunidades, y las cinco familias con 38 especies o más se encuentran en el 99% o 100% de las comunidades. La relación entre el número de especies en una familia y la proporción de comunidades en donde se encuentra la familia (su incidencia) es altamente significativa (fig. 2; $p < 0.0001$).

Esta relación podría ser análoga a una curva de especies-área porque la proporción de comunidades es proporcional al área abarcada. Carece de una limitación común de las curvas especies-área, que es que se suele comparar la diversidad de áreas mutuamente excluyentes, como diferentes islas, paisajes, provincias bióticas o continentes. El defecto es que áreas excluyentes casi siempre difieren en cuanto a los hábitats presentes, la disponibilidad de recursos y la historia de colonización (Graves & Gotelli, 1993), por lo que algunos investigadores han tratado de estudiar la relación especies-área de áreas anidadas (Palmer & White, 1994; Leitner & Rosenzweig, 1997; Lyons & Willig, 1999). Sin embargo, esta alternativa tiene el defecto de que las áreas anidadas no son muestras independientes. El comparar la relación especies-área para diferentes grupos taxonómicos de una región, como es el caso de las diferentes familias de aves terrestres de México, minimiza estos defectos porque 1) los diferentes taxones coinciden en partes de su distribución (o toda) y en estas áreas de coincidencia las condiciones ecológicas son las mismas, y 2) los diferentes taxones son estadísticamente independientes.

Es interesante que de acuerdo con Rosenzweig (1995) las curvas especie-área para escalas geográficas comparables con el territorio mexicano (las "curvas especies-área regionales", causadas en gran parte por especiación geográfica) tienen pendientes de ente 0.8 y 1.1, y que la pendiente para familias de aves mexicanas es 1.11. Tal vez la semejanza se deba a factores causales similares.

Por cierto, la "ubicuidad" de ciertas familias de aves tiene implicaciones sobre la naturaleza de la coevolución. La teoría de la coevolución ha sido criticada con base a que las interacciones entre pares de especies rara vez han durado el tiempo necesario para la coadaptación entre especies (Foster *et al.*, 1990). Por otra parte, otros investigadores (por ejemplo, Jordano, 1987) han apoyado el concepto de coevolución difusa (coevolución entre taxones superiores). La ubicuidad de ciertas familias apoya el concepto de coevolución difusa. Por ejemplo, sugiere que aunque no haya habido interacción entre las mismas especies, en todo México los vertebrados han estado sujetos a la presión selectiva causada por la depredación de Accipitridae, los animales que usan huecos en troncos de árboles han sido librados de la necesidad de escarbar sus propios huecos debido a la presencia casi omnipresente de Picidae, los granívoros terrestres de todo tipo han tenido que enfrentar la competencia potencial por alimento con Emberizidae, y las plantas con flor han tenido la oportunidad de interactuar con Trochilidae. La posibilidad de esta coevolución difusa sugiere que ciertas coadaptaciones pudieran ser difíciles de detectar por medio de una perspectiva estricta de coadaptación especie-específica que promueven algunos investigadores (por ejemplo, Brooks & McLennan, 1991).

La ubicuidad de ciertas familias de aves también tiene implicaciones para la elaboración y el análisis de

inventarios avifaunísticos. Dado que sería engañoso basar un análisis macroecológico o de conservación en inventarios incompletos, es importante reconocer aquellos inventarios que están incompletos (la literatura científica incluye un gran número de éstos) antes de usarlos para un análisis o antes de dar por concluido el trabajo de campo. El conocer cuáles son los taxones ubícuos puede ayudar a reconocer estas deficiencias, pues un inventario en el que faltan taxones ubícuos se pueden reconocer rápidamente como incompleto (el conocer el límite inferior empírico a la diversidad alfa también puede contribuir a reconocer inventarios incompletos). Se pueden ver ejemplos en Gómez de Silva & Medellín (2001).

Volviendo a la diversidad alfa, estas observaciones sugieren que las comunidades tienden a tener representantes de todos los gremios alimenticios, particularmente de los gremios dominados por especies de las familias que han generado mayor número de especies. Es de esperarse entonces que el límite inferior a la diversidad alfa sea un tanto mayor que el número de gremios. Empíricamente, para comunidades de aves de México en áreas continentales con vegetación leñosa, parece ser que este límite representa un promedio de alrededor de 2.6 especies por gremio.

El estudio de comunidades con baja diversidad alfa y su comparación con comunidades que tienen mayores diversidades es una línea productiva para abordar diferentes preguntas ecológicas. En este capítulo se vió cómo el estudio de comunidades con baja diversidad puede ayudar a poner a prueba si cada gremio tiende a estar representado en todas las comunidades y a ejemplificar cómo esta generalización tiene excepciones, puede ayudar a reconocer semejanzas en los gremios y familias representados en las comunidades que deben tomarse en cuenta como "modelo nulo" al hacer comparaciones y para reconocer inventarios que están incompletos, y permite conocer situaciones en las que factores abióticos (como la temperatura invernal) limitan la composición de las comunidades.

Agradecimiento

Este capítulo esté intimamente relacionado con mi tesis doctoral. Agradezco a Rodrigo Medellín y a los demás miembros de mi comité tutorial, por los comentarios que me hicieron durante la elaboración de mi tesis. El trabajo de campo fue apoyado por el Scott Neotropic Fund de Lincoln Park Zoo, el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, A.C. y el Programa de Apoyo de la División de Estudios de Posgrado, UNAM. Recibí apoyo logístico y hospitalidad de la Compañía San Felipe, S.A. de C.V.; el Instituto de Astronomía, UNAM; Moisés, Ignacio y Estéban Álvarez del Nevado de Toluca, la familia Esparza Meléndez de Samalayuca; Don Lorenzo y familia del Ejico Enramadas/Peña Blanca; y Benjamín Vieyra.

Bibliografía

- Allen, A.P., J.H. Brown & J.F. Gillooly. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, **297**: 1545-1548.
- Álvarez, M. 1983. *Climatología de la Sierra San Pedro Mártir*. Contribución 123, Inst. Astronom., UNAM. México, D.F.
- Álvarez, M. & J. Maisterrena. 1977. Climatological and meteorological characteristics of the Observatorio Astronómico Nacional at San Pedro Mártir, B.C. *Rev. Mexicana de Astronom. y Astrofísica*, **2**: 43-52.
- Benton, M. J. 1983. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. *Quart. Rev. Biol.*, **58**: 29-55.
- Blackburn, T. M. & K. J. Gaston 1996. A sideways look at patterns in species richness, or why there are so few species outside the tropics. *Biodiversity Letters*, **3**: 44-53.
- Brooks, D. L. & D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chazdon, R. L., R. K. Colwell, J. S. Denslow & M. R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rainforests of NE Costa Rica. In: Dallmeier, F. & J. A. Comiskey (eds.), *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and Old World case studies*. Parthenon Publishing. Paris, France. pp. 285-309
- Colwell, R. K. 1997. EstimateS: statistical estimation of species richness and complementarity from samples. - <http://vice-roy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- Darwin, C. 1872. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 6th edition. Reprinted 1952 In: Hutchins, R. M. (ed.) Great Books of the Western World, volume 49. Encyclopaedia Britannica, Inc. Chicago.
- Foster, D. R., P. K. Schoonmaker & S. T. A. Pickett. 1990. Insights from paleoecology to community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **5**: 119-122.
- Fox, B. J. & J. H. Brown. 1995. Reaffirming the validity of the assembly rule for functional groups or guilds: a reply to Wilson. *Oikos*, **73**: 125-132.
- Fretwell, S. D. & H. L. Lucas. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, **19**: 16-36.
- García, E. 1987. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Inst. Geografía, UNAM. México, D. F.
- Gaston, K. J. & P. H. Williams. 1996. Spatial patterns in taxonomic diversity. Páginas 202-229 en K. J. Gaston, editor. *Biodiversity: a biology of numbers and difference*. Blackwell Science Ltd., Oxford, Reino Unido.
- Gómez de Silva, H. 2002. Elevational and winter records of birds on two Mexican mountains. *Ornitología Neotropical*, **13**: 197-201.
- Gómez de Silva Garza, H., F. González-García & P. Casillas-Trejo. 1999. Birds of the upper montane forest at El Triunfo, Chiapas, Mexico. *Ornitología Neotropical*, **10**: 1-26.
- Gómez de Silva, H. & R.A. Medellín. 2001. Evaluating completeness of species lists for conservation and macroecology: case-study of Mexican land birds. *Conservation Biology*, **15**: 1384-1395.
- Gómez de Silva, H. & R.A. Medellín. 2002. Are landbird assemblages functionally saturated?: an empirical test in Mexico. *Oikos*, **96**: 169-181.
- Graves, G. R. & N. J. Gotelli. 1993. Assembly of avian mixed-species flocks in Amazonia. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **90**: 1388-1391.
- Grinnell, J. 1922. The role of the "accidental". *Auk*, **39**: 373-380.
- Heinrich, B. 2003. Overwintering of Golden-crowned Kinglets during winter. *Wilson Bulletin*, **115**: 113-114.
- Hunter, M. Jr. 2002. *Fundamentals of Conservation Biology*. Segunda edición. Blackwell Science, Massachusetts, Estados Unidos.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**: 145-159.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interaction in pollination and seed dispersal: connectance, dependence, asymmetries and coevolution. *American Naturalist*, **129**: 657-677.
- Leitner, W. A. & M. L. Rosenzweig. 1997. Nested species-area curves and stochastic sampling: a new theory. *Oikos*, **79**: 503-512.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**: 1943-1967.
- Lyons, S. K. & M. R. Willig. 1999. A hemispheric assessment of scale dependence in latitudinal gradients of species richness. *Ecology*, **80**: 2483-2491.
- Palmer, M. W. & P. S. White. 1994. Scale dependence and the species-area relationship. *American Naturalist*, **144**: 717-724.
- MacArthur, R. H., H. Recher & M. L. Cody. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist*, **100**: 319-332.
- MacArthur, R. H. & E. R. Pianka. 1966. On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100**: 603-609.
- Mares, M. A. 1993. Desert rodents, seed consumption, and convergence. *Bioscience*, **43**: 372-379.
- Minnich, R.A., E. Franco-Vizcaino, J. Sosa Ramirez, M.G. Barbour, J. H. Burk & W. J. Barry. 1994. The potential of the Sierra San Pedro Mártir as a biosphere reserve. *Report to the Project on Natural Protected Areas of Mexico*, Mexico, D.F.
- Patten, M. A., E. Mellink, H. Gómez de Silva & T. E. Wurster. 2001. Status and taxonomy of the Colorado desert avifauna of Baja California. Pp. 29-63 En: R.A. Erickson & S.N.G. Howell (eds.) *Birds of the Baja California Peninsula: status, distribution and taxonomy*. Monographs in Field Ornithology 3. American Birding Association. Colorado Springs, Colorado.
- Peterson, A. T. & N. A. Slade. 1998. Extrapolating inventory results into biodiversity estimates and the importance of stopping rules. *Diversity & Distributions*, **4**: 95-105.
- Remsen, J. V. 1994. Use and misuse of birdlists in community ecology and conservation. *Auk*, **111**: 225-227.
- Ricklefs, R. E. & D. Schluter (eds.). 1993. *Species diversity in ecological communities*. Univ. of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- Root, T. 1988a. Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography*, **15**: 489-505.
- Root, T. 1988b. Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology*, **69**: 330-339.
- Root, T. 1989. Energy constraints on avian distributions: a reply to Castro. *Ecology*, **70**: 1183-1185.

- Rosen, R. 1967. *Optimality principles in biology*. Butterworths, Londres.
- Sánchez Molina, A. 1985. *Síntesis geográfica de México*. 11a edición. Trillas. México, D. F.
- Shmida, A. & M. V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**: 1-20.
- Steneck, R. S. & M. N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, **69**: 476-498.
- Terborgh, J., S. Robinson, T. A. Parker III, C. A. Munn & N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird assemblage. *Ecological Monographs*, **60**: 213-238.
- Tregenza, T. 1995. Building on the ideal free distribution. *Advances in Ecological Research*, **26**: 253-302.
- Veit, R. R. 2000. Vagrants as the expanding fringe of a growing population. *Auk*, **117**: 242-246.
- Walter, H. 1985. *Vegetation of the Earth and ecological systems of the geo-biosphere*. Tercera edición, corregida y aumentada; traducida a partir de la quinta edición alemana por Owen Muise. Springer-Verlag, Nueva York, Nueva York, Estados Unidos.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, **3**: 385-397.

Apéndice A. Lista de especies registradas en los sitios de estudio

● = Registro ; ○ = Sin registro

Familia	Especie	Sitio					
		1	2	3	4	5	6
Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>	○	○	○	○	●	○
	<i>Cathartes aura</i>	●	●	●	●	●	○
Accipitridae	<i>Circus cyaneus</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Accipiter striatus</i>	○	●	○	○	●	●
	<i>Accipiter cooperi</i>	○	○	○	○	●	○
	<i>Buteo swainsoni</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Buteo albonotatus</i>	○	○	○	○	●	○
	<i>Buteo jamaicensis</i>	●	●	●	●	●	●
Falconidae	<i>Falco sparverius</i>	●	○	○	○	○	●
	<i>Falco columbarius</i>	○	○	○	○	○	●
	<i>Falco peregrinus</i>	○	○	○	●	○	○
Odontophoridae	<i>Callipepla squamata</i>	○	●	●	○	○	○
	<i>Callipepla gambelli</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Callipepla picta</i>	○	○	○	●	○	○
Columbidae	<i>Zenaida asiatica</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Zenaida macroura</i>	●	●	●	○	○	○
	<i>Columbina inca</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Columbina passerina</i>	○	○	●	○	○	○
Cuculidae	<i>Geococcyx californianus</i>	○	●	●	○	○	○
Tytonidae	<i>Tyto alba</i>	●	●	○	○	○	○
Strigidae	<i>Otus kennicottii</i>	●	○	○	○	●	○
	<i>Otus trichopsis</i>	○	○	○	○	●	○
	<i>Bubo virginianus</i>	●	●	●	●	●	●
	<i>Glaucidium gnoma</i>	○	○	○	○	○	●
	<i>Micrathene whitneyi</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Athene cunicularia</i>	○	●	○	○	○	○
Caprimulgidae	<i>Chordeiles acutipennis</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Chordeiles minor</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Phalaenoptilus nuttalli</i>	○	●	○	○	●	○
	<i>Caprimulgus arizonae</i>	○	○	○	○	●	●
Apodidae	<i>Cypseloides niger</i>	○	○	○	○	●	●
	<i>Aeronautes saxatalis</i>	●	○	●	●	●	●
Trochilidae	<i>Colibri thalassinus</i>	○	○	○	○	○	●
	<i>Cyananthus latirostris</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Basilinna leucotis</i>	○	○	○	○	●	●
	<i>Lampornis clemenciae</i>	○	○	○	○	○	●
	<i>Amazilia violiceps</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Archilochus sp.</i>	○	●	○	○	○	○

Familia	Especie	Sitio					
	<i>Archilochus colubris</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Archilochus anna</i>	○	○	○	●	○	○
	<i>Archilochus costae</i>	●	○	○	○	○	○
	<i>Selasphorus platycercus</i>	○	●	○	○	●	●
	<i>Selasphorus rufus</i>	○	○	○	●	○	○
Trogonidae	<i>Euptilotis neoxenus</i>	○	○	○	○	●	○
Picidae	<i>Sphyrapicus varius</i> (sensu lato)	○	○	○	○	●	○
	<i>Sphyrapicus thyroideus</i>	○	○	○	●	●	○
	<i>Picoides scalaris</i>	○	●	●	○	○	○
	<i>Picoides villosus</i>	○	○	○	●	●	○
	<i>Picoides stricklandi</i>	○	○	○	○	○	●
	<i>Colaptes auratus</i>	○	○	○	●	●	●
Tyrannidae	<i>Campostoma imberbe</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Contopus borealis</i>	○	○	○	●	○	○
	<i>Contopus pertinax</i>	○	○	○	○	●	●
	<i>Contopus sordidulus</i>	●	●	○	●	●	○
	<i>Empidonax minimus</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Empidonax hammondii</i>	○	●	○	○	○	●
	<i>Empidonax wrightii</i>	○	●	●	○	○	○
	<i>Empidonax affinis</i>	○	○	○	○	●	○
	<i>Empidonax difficilis</i> (sensu lato)	●	○	○	●	●	○
	<i>Sayornis saya</i>	●	●	●	○	○	○
	<i>Myiarchus cinerascens</i>	○	●	●	○	○	○
	<i>Tyrannus verticalis</i>	○	●	○	○	○	○
Hirundinidae	<i>Tachycineta thalassina</i>	○	○	●	●	●	●
	<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Hirundo pyrrhonota</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Hirundo rustica</i>	○	○	●	○	○	○
Corvidae	<i>Cyanocitta stelleri</i>	○	○	○	○	●	●
	<i>Aphelocoma coerulescens</i>	○	○	○	●	○	○
	<i>Gymnorhinus cyanocephalus</i>	○	○	○	●	○	○
	<i>Nucifraga columbiana</i>	○	○	○	●	○	○
	<i>Corvus cryptoleucus</i>	○	●	●	○	○	○
	<i>Corvus corax</i>	●	○	○	●	●	○
Paridae	<i>Parus sclateri</i>	○	○	○	○	●	●
	<i>Parus gambeli</i>	○	○	○	●	○	○
Remizidae	<i>Auriparus flaviceps</i>	●	●	●	○	○	○
Aegithalidae	<i>Psaltriparus minimus</i>	○	○	○	○	●	○
Sittidae	<i>Sitta carolinensis</i>	○	○	○	●	●	●
	<i>Sitta pygmaea</i>	○	○	○	●	●	●
Certhiidae	<i>Certhia americana</i>	○	○	○	○	●	●
Troglodytidae	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	○	●	●	○	○	○
	<i>Salpinctes obsoletus</i>	●	○	●	○	○	○
	<i>Catherpes mexicanus</i>	○	○	●	●	●	○
	<i>Thryomanes bewickii</i>	●	●	●	○	●	○
	<i>Troglodytes aedon</i> (sensu lato)	○	○	●	●	●	●
Regulidae	<i>Regulus calendula</i>	●	●	○	●	●	●
Sylviidae	<i>Polioptila caerulea</i>	●	●	●	○	○	○
	<i>Polioptila melanura</i>	●	●	●	○	○	○
Turdidae	<i>Sialia mexicana</i>	○	○	○	●	○	●
	<i>Myadestes townsendi</i>	○	○	○	○	●	○
	<i>Catharus occidentalis</i>	○	○	○	○	○	●
	<i>Catharus ustulatus</i>	●	○	○	○	○	○
	<i>Catharus guttatus</i>	○	○	○	○	●	●
	<i>Turdus migratorius</i>	○	○	○	○	●	●
Timaliidae	<i>Chamaea fasciata</i>	○	○	○	●	○	○
Mimidae	<i>Mimus polyglottos</i>	●	●	●	○	○	○
	<i>Oreoscoptes montanus</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Toxostoma curvirostre</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Toxostoma crissale</i>	○	●	○	○	○	○
Ptilonotidae	<i>Phainopepla nitens</i>	●	○	●	○	○	○

Familia	Especie	Sitio					
Laniidae	<i>Lanius ludovicianus</i>	●	●	●	○	○	○
Vireonidae	<i>Vireo solitarius</i> (sensu lato)	○	○	○	●	●	○
	<i>Vireo huttoni</i>	○	○	○	○	●	●
	<i>Vireo gilvus</i>	●	○	○	○	○	○
Parulidae	<i>Vermivora celata</i>	●	○	●	○	●	●
	<i>Vermivora ruficapilla</i>	●	○	●	○	○	○
	<i>Vermivora superciliosa</i>	○	○	○	○	●	○
	<i>Dendroica petechia</i>	●	○	○	○	○	○
	<i>Dendroica coronata</i>	●	○	○	○	●	●
	<i>Dendroica nigrescens</i>	○	○	○	●	●	○
	<i>Dendroica townsendi</i>	●	○	○	○	●	●
	<i>Dendroica occidentalis</i>	○	○	○	●	●	○
	<i>Dendroica graciae</i>	○	○	○	○	○	○
	<i>Oporornis tolmiei</i>	●	●	○	○	○	○
	<i>Wilsonia pusilla</i>	●	●	○	○	●	○
	<i>Cardellina rubrifrons</i>	○	○	○	○	●	○
	<i>Ergaticus ruber</i>	○	○	○	○	○	●
	<i>Myioborus pictus</i>	○	○	○	○	●	○
<i>Myioborus miniatus</i>	○	○	○	○	●	○	
Peucedramidae	<i>Peucedramus taeniatus</i>	○	○	○	○	●	●
Thraupidae	<i>Piranga flava</i>	○	○	●	○	●	○
	<i>Piranga ludoviciana</i>	●	○	○	○	○	○
Cardinalidae	<i>Cardinalis cardinalis</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Cardinalis sinuatus</i>	○	●	●	○	○	○
	<i>Pheucticus melanocephalus</i>	●	○	○	○	●	○
	<i>Passerina caerulea</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Passerina versicolor</i>	○	○	●	○	○	○
Emberizidae	<i>Pipilo chlorurus</i>	○	●	●	○	○	○
	<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	○	○	○	●	●	●
	<i>Diglossa baritula</i>	○	○	○	○	○	●
	<i>Aimophila ruficeps</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Oriturus superciliosus</i>	○	○	○	○	○	●
	<i>Amphispiza bilineata</i>	●	●	○	○	○	○
	<i>Amphispiza belli</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Spizella passerina</i>	●	●	○	○	○	○
	<i>Spizella pallida</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Spizella breweri</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Chondestes grammacus</i>	○	○	●	○	○	○
	<i>Calamospiza melanocorys</i>	○	●	○	○	○	○
	<i>Ammodramus sandwichensis</i>	●	○	○	○	○	○
	<i>Melospiza lincolni</i>	●	○	○	○	○	●
	<i>Zonotrichia leucophrys</i>	●	○	○	○	○	○
	<i>Junco hyemalis</i>	○	○	○	●	○	○
<i>Junco phaeonotus</i>	○	○	○	○	●	●	
Icteridae	<i>Icterus bullockii</i> (abeillei)	●	○	○	○	○	○
	<i>Icterus parisorum</i>	○	●	●	○	○	●
Fringillidae	<i>Carpodacus cassinii</i>	○	○	○	●	○	○
	<i>Carpodacus mexicanus</i>	●	○	●	○	○	○
	<i>Loxia curvirostra</i>	○	○	○	○	○	●
	<i>Carduelis pinus</i>	○	○	○	●	●	●
	<i>Carduelis psaltria</i>	●	○	●	●	○	○
	<i>Carduelis lawrencei</i>	●	○	○	○	○	○
	<i>Coccothraustes vespertinus</i>	○	○	○	○	●	●
Passeridae	<i>Passer domesticus</i>	○	○	●	○	○	○

Entre los días 18 y 20 de mayo del 2004 se celebró en la Ciudad de México el simposium titulado “Conversaciones sobre diversidad: el significado de alfa, beta y gamma” organizado por CONABIO y el grupo DIVERSITAS-México, con el apoyo financiero de la Dirección de Asuntos Internacionales del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México. La celebración de esta reunión respondió a una verdadera necesidad, sentida por muchos investigadores: convocar a una parte importante de los interesados en esta temática para discutir ideas y enfrentar puntos de vista sobre lo que significan las distintas expresiones de la biodiversidad, las relaciones que tienen entre sí y la forma de medirlas. El simposio fue un éxito, tanto por las comunicaciones presentadas, como por la amplia discusión desarrollada en su seno y ello nos llevó a considerar la publicación de sus contenidos, con la ayuda de la Sociedad Entomológica Aragonesa (España), para ofrecer al mundo científico un libro que los editores creemos nuevo y original, y en español, con las contribuciones más destacadas de aquel evento.

