



**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**

---

**Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias**

**Variación espacio-temporal en el  
ensamblaje de aves y estructuración  
filogenética en los Passeriformes del  
Volcán de Tequila, Jalisco, México**

**Tesis  
que para obtener el grado de**

**Maestro en Ciencias en Biosistemática  
y Manejo de Recursos Naturales y  
Agrícolas**

**Presenta  
Adhaly Salomón Sánchez Hernández**

**Zapopan, Jalisco**

**Enero de 2020**



# **UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**

---

**Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias**

## **Variación espacio-temporal en el ensamblaje de aves y estructuración filogenética en los Passeriformes del Volcán de Tequila, Jalisco, México**

**Tesis  
que para obtener el grado de**

**Maestro en Ciencias en Biosistemática y Manejo de  
Recursos Naturales y Agrícolas**

**Presenta  
Adhaly Salomón Sánchez Hernández**

**Director  
Aarón Rodríguez Contreras**

**Codirector  
Luis Antonio Sánchez González**

**Zapopan, Jalisco**

**Enero de 2020**



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Variación espacio-temporal en el ensamblaje de aves y  
estructuración filogenética en los Passeriformes del Volcán de  
Tequila, Jalisco, México

Por

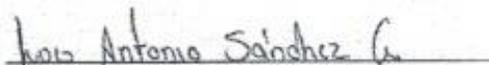
Adhaly Salomón Sánchez Hernanuez

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos  
Naturales y Agrícolas

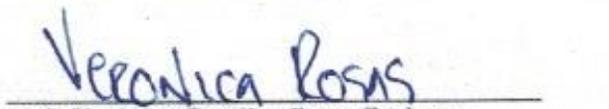
Aprobado por:

  
Dr. Aarón Rodríguez Contreras  
Director de Tesis e integrante del jurado

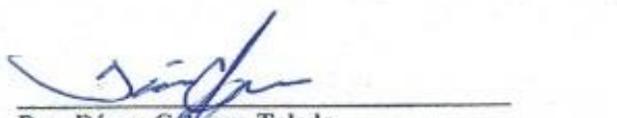
Dic. 10, 2019  
Fecha

  
Dr. Luis Antonio Sánchez González  
Codirector de tesis e integrante del jurado

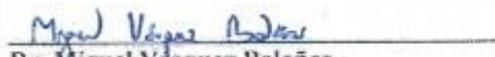
9-Dic-19  
Fecha

  
M.C. Verónica Carolina Rosas Espinoza  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

9-Dic-19  
Fecha

  
Dra. Dánae Cabrera Toledo  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

10-Dic-19  
Fecha

  
Dr. Miguel Vásquez Bolaños  
Sinodal e integrante del jurado

9-dic-2019  
Fecha

## **Dedicatoria**

A mis padres, Mary y Beto, por su apoyo incondicional durante toda mi formación académica, desde intentos por desertar la prepa hasta terminar una carrera universitaria e iniciar otra porque descubrí mi pasión. A mis hermanos Ale, Iván y May por estar siempre presentes, como la gran familia que somos. A mis hermanos Ricardo y Humberto, en su memoria. A Judith, por su apoyo durante toda la carrera, por motivarme, darme ánimos, por ser mi pareja de vida. A Carmina, por venir a revolucionar nuestras vidas y hacerme experimentar sentimientos inexplorados, por ser un nuevo motorcito en mi vida.

## **Agradecimientos**

Al Programa Nacional de Posgrados de Calidad (PNPC) del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de este proyecto. A la Universidad de Guadalajara y al Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias por la formación recibida. A la Maestría en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BIMARENA), coordinada por la Dra. Patricia Zarazúa, así como a todos los profesores involucrados en el posgrado.

Quiero agradecer a Sonia Navarro, por darme la primera oportunidad de trabajar en campo haciendo lo que tanto me gusta, y alentarnos a trabajar en favor de la conservación. De igual manera a Vero Rosas, gracias por ser partícipe de este proyecto, por tus sugerencias, comentarios y motivación.

Un agradecimiento particular a mi comité. Mi director, Dr. Aarón Rodríguez, por dirigir la tesis a pesar de que las aves no son su grupo de trabajo, pero que ama en el fondo. Gracias por sus comentarios y correcciones, pero sobre todo, gracias por su pasión en la docencia. A mi codirector, el Dr. Luis Antonio Sánchez, perteneciente a la UNAM, por aceptar ser parte de este proyecto desde el primer contacto que tuvimos. A mi asesora Dra. Dánae Cabrera, gracias por aceptar formar parte de este trabajo un tanto ajeno a lo acostumbrado. Nuevamente a la M.C. Verónica Rosas, por asesorarme en todo momento. A mi sinodal, el Dr. Miguel Vásquez, por aceptar participar en última instancia en la revisión de este proyecto. A todos ellos, gracias por sus sugerencias, comentarios y correcciones.

Quiero agradecer expresamente a aquellas personas que de una u otra manera fueron partícipes de este proyecto. A Jaqueline Reynoso, por su apoyo logístico, sin el cual no hubiera sido posible realizar este estudio. A Vero Rosas y Aarón Rodríguez, por financiar parte del trabajo de campo. A Leo Padilla por la información institucional, contactos y rescates oportunos. A la fundación Jose Cuervo, a través de su directora la maestra Sonia Espinola, y a su coordinadora de desarrollo local Magie Arana, por apoyar con alimentos. A la señora Lorena y su fonda “Desde mi cocina” por sus atenciones. Al señor Arturo Enríquez, por las facilidades otorgadas para hospedarnos en sus cabañas. A Don Higinio y Don Alfredo, por facilitarnos el ingreso a sus propiedades y por sus conversaciones siempre agradables. A Oscar por sus atenciones. A Héctor Saucedo por su buena vibra, siempre servicial, por aquellas cenas e historias. Por último, a mis amistades, que también fueron

parte importante. A Quique Sánchez por ser hilo conductor en la elección del tema. A Kirey Barragán y Ale Galindo por compartir su experiencia y conocimiento en campo, Kirey, lograste tu objetivo de “convertirme” a las aves. A Mariano por subirse a este barco y ser compañero de aventuras. A Athziri, Perla y Luis por su valioso apoyo en campo. A todos, muchas gracias.

## Índice

<b>Dedicatoria</b> .....	i
<b>Agradecimientos</b> .....	ii
<b>Índice</b> .....	iv
<b>Lista de tablas</b> .....	vi
<b>Lista de figuras</b> .....	vi
<b>Capítulo I. Introducción general</b> .....	1
Introducción.....	2
Hipótesis.....	5
Objetivos.....	6
Literatura citada.....	6
<b>Capítulo II. Variación espacio-temporal en el ensamblaje de aves en cuatro tipos de vegetación del Volcán de Tequila, Jalisco, México</b> .....	11
Introducción.....	12
Hipótesis.....	14
Objetivos.....	14
Métodos.....	15
Área de estudio.....	15
Trabajo de campo.....	17
Análisis de datos.....	18
Resultados.....	20
Discusión.....	25
Conclusiones.....	28
Recomendaciones.....	29
Literatura citada.....	31
<b>Capítulo III. Estructuración filogenética en los Passeriformes del Volcán de Tequila, Jalisco, México</b> .....	48
Introducción.....	49
Hipótesis.....	51
Objetivos.....	51

Métodos.....	52
Área de estudio.....	52
Trabajo de campo.....	54
Análisis de datos.....	55
Resultados.....	57
Discusión.....	63
Conclusiones.....	68
Recomendaciones.....	68
Literatura citada.....	69
<b>Capítulo IV. Conclusiones.....</b>	<b>84</b>
Conclusiones generales.....	85

## **Anexos**

### **Capítulo II**

Anexo 1. Listado de especies registradas en el Volcán de Tequila, con atributos y vegetaciones donde se registraron.....	36
Anexo 2. Resumen de las diferentes categorías consideradas y comparativa entre tipos de vegetación.....	46
Anexo 3. Resultado del análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) de los ensamblajes de aves entre tipos de vegetación y temporadas.....	47

### **Capítulo III**

Anexo 1. Caracteres morfológicos que se utilizaron para medir la señal filogenética....	74
Anexo 2. Especies sin capturas en el Volcán de Tequila, y especies del acervo regional.....	75
Anexo 3. Listado de passeriformes registrados en el Volcán de Tequila.....	76
Anexo 4. Agrupación filogenética de los diferentes ensamblajes.....	83

## **Lista de tablas**

### **Capítulo II**

Tabla 1. Atributos de los ensamblajes incluyendo Números de Hill y equidad de Pielou.....	22
Tabla 2. ANOVA´s permutacionales y PERMANOVA de la variación espacial y temporal de los atributos estructurales y los ensamblajes de aves.....	22

### **Capítulo III**

Tabla 1. Señal filogenética de los caracteres morfológicos de acuerdo al método de Blomberg et al. (2003).....	57
Tabla 2. Estructura filogenética de los ensamblajes.....	62
Tabla 3. Estructura fenotípica para el índice NRI y NTI.....	63

## **Lista de figuras**

### **Capítulo II**

Figura 1. Ubicación del área de estudio y distribución de las unidades de muestreo.....	16
Figura 2. Riqueza de especies observada y esperada, para los cuatro tipos de vegetación y para todo el volcán.....	23
Figura 3. Ordenación NMDS de los ensamblajes de aves para los cuatro tipos de vegetación por las dos temporadas.....	24

### **Capítulo III**

Figura 1. Estructura filogenética de comunidades mostrando patrones de agrupamiento, dispersión y azar.....	50
Figura 2. Ubicación del área de estudio y distribución de las unidades de muestreo.....	52
Figura 3. Hipótesis filogenética de las 112 especies de paseriformes del Volcán de Tequila.....	58
Figura 4. Hipótesis filogenética de las 135 especies de paseriformes presentes en el Volcán de Tequila, Piedras Bola y Sierra de Quila.....	59
Figura 5. Índice de Relación Neta (NRI) e Índice del Taxón más Cercano (NTI) para los distintos ensamblajes.....	60
Figura 6. Índice de Relación Neta (NRI) e Índice del Taxón más Cercano (NTI) para los caracteres de los distintos ensamblajes.....	61

# **Capítulo I**

## **Introducción general**

## Introducción

En nuestro planeta existen patrones de distribución de la riqueza de especies a lo largo de gradientes en el espacio, como por ejemplo los de latitud, elevación (Gaston, 2010) y complejidad ambiental (Krebs, 1985). Los primeros naturalistas como Linneo, Willdenow, von Humboldt, Darwin y Wallace, notaron que la riqueza de especies disminuía de latitudes bajas hacía altas (McCain, 2009). Algunos de ellos, en sus viajes alrededor del mundo, observaron la misma tendencia con la elevación (McCain y Grytnes, 2010). La disminución en el número de especies a lo largo de intervalos latitudinales y elevacionales son patrones biogeográficos generales (Herzog et al., 2005). Sin embargo, dependiendo el grupo taxonómico pueden existir variaciones en el patrón elevacional antes descrito. Por ejemplo, a nivel mundial para las aves se han reconocido cuatro patrones específicos de distribución de la riqueza: 1) el número de especies disminuye gradualmente con la elevación; 2) la riqueza es máxima y constante en las partes bajas y enseguida disminuye gradualmente con la elevación; 3) la riqueza es alta en elevaciones bajas, tiene su máximo a mitad del gradiente y luego decrece gradualmente con la elevación; y 4) la riqueza es máxima a mitad del gradiente y disminuye hacia las partes bajas y altas (McCain, 2009).

La distribución de esta riqueza de especies no es aleatoria, sino resultado de procesos biogeográficos (e.g. dispersión, vicarianza) y ecológicos (e.g. fisiología, interacciones bióticas) (Kraft et al., 2007; Lanier et al., 2013). De estos últimos son ejemplo, la disminución en la abundancia de insectos y frutos y la disminución de la temperatura en promedio 0.6 °C por cada 100 m de aumento en la elevación (gradiente adiabático) (Barry, 2008).

En México, la distribución de la riqueza de vertebrados se concentra al sureste del país así como en la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental (Koleff et al. 2008). En cuanto a las aves, se estima que existen 10,738 especies en el mundo (Gill y Donsker, 2019). En México se encuentran 1,150 aproximadamente, lo que representa alrededor del 11% de la diversidad mundial (Navarro-Sigüenza et al., 2014). La región norte del país está representada por una riqueza de aves de 140 especies, mientras que esta diversidad aumenta a 460 especies en el sur (Koleff et al. 2008).

El patrón de distribución de la riqueza en montañas de México es variable. Para reptiles y anfibios al norte de México, se han encontrado patrones en los que la riqueza

aumenta con la elevación (Fernández-López y Lavín-Murcio, 2016). Por el contrario, para mamíferos de las montañas de México se ha observado una disminución del número de especies al aumentar la elevación (Monteagudo-Sabaté y León-Paniagua, 2002). Para el caso de aves se han encontrado patrones en los que la riqueza es máxima a mitad del gradiente y aquellos en los que disminuye la riqueza al aumentar la elevación (Jaime-Escalante et al. 2016; Medina-Macías et al., 2010).

La corteza terrestre de México es una de las más accidentadas del mundo. Sus principales sistemas montañosos son la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre de Chiapas, la Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) (Rzedowski, 2006). Esto propicia una variedad de condiciones ambientales y microambientales que promueven diversas formas de vida (CONABIO, 1998).

La FVT es uno de los sistemas tectónicos más complejos del planeta. Tiene su origen en el Mioceno temprano (25-17 Ma) (Ferrari et al., 1999) y es resultado de la subducción de las placas Rivera y Cocos a lo largo de la trinchera Mesoamericana (Ferrari, 2000). Está constituida por alrededor de 8,000 estructuras volcánicas (Gómez-Tuena et al., 2005) que se extienden desde las costas del Pacífico en Nayarit y Jalisco, hasta las costas del Golfo de México en Veracruz (Gámez et al., 2012; Gómez-Tuena et al., 2005). Tiene aproximadamente 1,000 km de longitud y una amplitud irregular entre los 80 y 230 km (Gómez-Tuena et al., 2005). Forma parte de la Zona de Transición Mexicana entre las regiones Neártica y Neotropical (Morrone, 2010) y conecta a la Sierra Madre Occidental con la Sierra Madre Oriental (Gámez et al., 2012; Suárez-mota et al., 2013). La FVT es un centro de diversificación y endemismo para distintos grupos taxonómicos (García-Trejo y Navarro-Sigüenza, 2004). De las 1,150 especies de aves, entre 194 y 212 especies son endémicas, es decir 18% del total. La mayoría viven a lo largo del oeste de México y la FVT (Navarro-Sigüenza et al., 2014).

La FVT con base en su geología y tectónica, se ha dividido en las porciones occidental, central y oriental (Escalante et al., 2007; Gómez-Tuena et al., 2005; Suárez-Mota et al., 2013). Dentro de la porción occidental de la FVT, se encuentra el Volcán de Tequila, formado durante el Cuaternario (0.21-0.45 Ma) (Nixon et al., 1987). Se localiza en la parte central de Jalisco y es la cuarta elevación más importante del estado (INEGI, s.a.). El gradiente elevacional varía de 1,140 a 2,920 msnm. A lo largo de este se reconocen 7

tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio, bosque de *Juniperus*, bosque de encino caducifolio, bosque de encino-pino, bosque de encino perenne, bosque mesófilo de montaña y bosque de *Cupressus* (Reynoso-Dueñas, 2010). La diversidad de asociaciones vegetales constituye potencialmente una amplia variedad de hábitats para la fauna silvestre. Sin embargo, a través del tiempo las faldas del volcán y su entorno han sido modificados por actividades humanas, dando lugar a lo que hoy se conoce como “Paisaje agavero” (Anónimo, 2012). El Volcán de Tequila se encuentra dentro del polígono de la Cuenca Alimentadora del Distrito Nacional de Riego 043 y tiene la categoría de Área de Protección de Recursos Naturales. En la cuenca se llevan a cabo procesos ecológicos importantes. Por ejemplo, la cobertura vegetal y los suelos que permiten la recarga de acuíferos, además de proveer servicios ambientales y ser refugio de flora y fauna (SEMADET, 2013). Estos taxa ofrecen la oportunidad de estudiar sus comunidades y generar información que de soporte a futuras decisiones orientadas a la conservación del sitio.

La ecología de comunidades estudia los componentes (organismos, poblaciones) y las interacciones entre esos organismos que viven en simpatria. Estas interacciones generan modificaciones en la ecología poblacional y comunitaria. También influyen en los patrones de distribución espacial y temporal de las poblaciones (Jaksic y Marone, 2007). Uno de sus principales retos es entender y determinar cómo las interacciones bióticas, los rasgos de las especies, el ambiente actual e histórico y las barreras biogeográficas influyen en el ensamblaje de las comunidades (Cavender-Bares et al., 2004; Ding et al., 2012; Graham et al., 2009; Kamilar et al., 2010; Kraft et al., 2007). Por ello surgió la ecología evolutiva de comunidades, permitiendo vincular procesos locales a corto plazo (ecológicos) con procesos continentales y globales que ocurren a escalas de tiempo evolutivas (biogeográficas) (Cavender-Bares et al., 2009). Debido al incremento en la disponibilidad de información filogenética, Webb (2000) propuso métodos para evaluar la estructura filogenética de las comunidades complementando la ecología y la evolución (Gómez et al., 2010). Él expone que debido a la ancestría común, taxa divergentes tienden a ser ecológicamente similares, por lo que existe un vínculo directo entre la relación evolutiva de los organismos, sus caracteres y los procesos ecológicos que determinan su distribución y abundancia (Kraft et al., 2007). Diferentes procesos de ensamblaje pueden generar filogenias agrupadas (especies más estrechamente relacionadas que lo esperado por

el azar), dispersas (menos relacionadas que lo esperado por el azar) o aleatoriamente dispersas, es decir, comunidades que se han formado por azar (Cardillo et al., 2008; Webb et al., 2002). A escalas geográficas locales existen dos mecanismos importantes que modelan la comunidad: el filtrado de hábitat y la competencia interespecífica. Al evaluar la estructura filogenética de una comunidad y obtener un agrupamiento filogenético, se asume que un filtro ambiental es el principal mecanismo que estructura la comunidad. Esto debido a que sólo aquellas especies cercanas comparten rasgos que les permiten persistir bajo ciertas condiciones. Si, por el contrario, se obtiene una filogenia dispersa, se asume a la competencia como principal mecanismo de ensamblaje, ya que, especies cercanas pueden excluirse. Por lo tanto, el análisis de la estructura filogenética provee una visión evolutiva sobre los procesos ecológicos que han estructurado las comunidades (Webb, 2000). En las aves, los passeriformes son un buen modelo de estudio para la estructura filogenética debido a su gran variación en estructura y comportamiento.

El orden Passeriformes constituye el grupo más diverso de aves con cerca de 6,000 especies (Oliveros et al., 2019). Es un grupo monofilético (Edwards y Harshman, 2013; Raikow y Bledsoe, 2000) y tiene una distribución global con presencia en todos los continentes, excepto Antártida. Su variación en estructura, comportamiento, canto, plumaje y ecología han generado un sinnúmero de estudios evolutivos que han permitido entender su filogenia y radiación adaptativa (Raikow y Bledsoe, 2000).

### **Hipótesis**

Un patrón fundamental en biogeografía es que tanto el número de especies como la composición de una comunidad local, varían a través de un gradiente elevacional. Esta variación es resultado de factores bióticos y abióticos. Estos factores limitan la distribución de las especies al actuar sobre sus caracteres fenotípicos. Por ello, se predice que el Volcán de Tequila: 1) presenta diferencia en la composición de especies de aves en los tipos de vegetación asociados al gradiente elevacional; y 2) las especies de passeriformes de la parte alta del volcán están más cercanamente emparentadas al compartir caracteres que les permiten tolerar las condiciones impuestas por la elevación.

## **Objetivos**

### Objetivo general

Evaluar la diversidad del ensamblaje de aves en un gradiente elevacional y estimar la importancia relativa de los factores históricos y ecológicos que han influido en la estructura filogenética de los Passeriformes en el gradiente elevacional del Volcán de Tequila, Jalisco, México.

### Objetivos particulares

1. Determinar la variación espacio-temporal en la estructura del ensamblaje de aves asociadas a 4 tipos de vegetación en el gradiente elevacional del Volcán de Tequila.
2. Identificar el principal proceso de ensamblaje de los Passeriformes en el Volcán de Tequila y en los 4 tipos de vegetación asociados al gradiente elevacional.

## **Literatura citada**

- Anónimo. (2012). Plan de desarrollo urbano del centro de población de Tequila. Recuperado el 18 de junio, 2017 de: <https://transparencia.info.jalisco.gob.mx/sites/default/files/PDUCP.pdf>
- Barry, R. G. (2008). Mountain weather and climate. United Kingdom: Cambridge University Press.
- Cardillo, M., Gittleman, J. L. y Purbis, A. (2008). Global patterns in the phylogenetic structure of island mammal assemblages. *Proceedings of the Royal Society*, 275, 1549–1556. doi:10.1098/rspb.2008.026.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A. y Bazzaz, F. A. (2004). Phylogenetic overdispersion in floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163, 823–843.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K., Fine, P. y Kembel, S. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x.

- CONABIO. (1998). La diversidad biológica de México: Estudio de país, 1998. Comisión para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México, DF: CONABIO.
- Ding, Y., Zang, R., Letcher, S. G., Liu, S. y He, H. (2012). Disturbance regime change of trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forest. *Oikos*, 121, 1263–1270.
- Edwards, S. y Harshman, J. (2013). Passeriformes. Perching birds, Passerine birds. Recuperado el 18 junio, 2017 de: <http://tolweb.org/Passeriformes/15868/>
- Escalante, T., Rodríguez, G., Gámez, N., León-Paniagua, L., Barrera, O. y Sánchez-Cordero, V. (2007). Biogeografía y conservación de los mamíferos. En I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinoza (Eds.), *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana* (pp. 485–502). México, DF: UNAM.
- Fernández-López, A. y Lavín-Murcio, P. A. (2016). Riqueza y diversidad de anfibios y reptiles en un gradiente altitudinal en la Sierra de Juárez, Chihuahua, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 32, 230–239.
- Ferrari, L., López-Martínez, M., Aguirre-Díaz, G. y Carrasco-Núñez, G. (1999). Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in Central Mexico: From the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. *Geology*, 27, 303–306.
- Ferrari, L. (2000). Avances en el conocimiento de la Faja Volcánica Transmexicana durante la última década. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 53, 84–92.
- Gámez, N., Escalante, T., Rodríguez, G., Linaje, M. y Morrone, J. (2012). Caracterización biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana y análisis de los patrones de distribución de su mastofauna. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 258–272.
- García-Trejo, E. y Navarro-Sigüenza, A. (2004). Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20, 167–185.
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Gill, F. y Donsker, D. (2019). IOC World Bird List (v 9.1). Recuperado el 10 febrero, 2019 de: <https://www.worldbirdnames.org/>

- Gómez, J. P., Bravo, G. A., Brumfield, R. T., Tello, J. G. y Cadena, C. D. (2010). A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*, 79, 1181–1192.
- Gómez-Tuena, A., Orozco-Esquivel, M. y Ferrari, L. (2005). Petrogénesis ígnea de la Faja Volcánica Transmexicana. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 57, 227–283.
- Graham, C. H., Parra, J., Rahbek, C. y McGuire, J. (2009). Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19673–19678.
- Herzog, S. K., Kessler, M. y Bach, K. (2005). The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and high-elevation plateau. *Ecography*, 28, 209–222.
- INEGI. (s.a.) Relieve. Recuperado el 5 de noviembre, 2018 de: <http://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/jal/territorio/relieve.aspx?tema=me&e=14>
- Jaime-Escalante, N. G., Figueroa-Esquivel, E. M., Villaseñor-Gómez, J. F., Jacobo-Sapien, E. A. y Puebla-Olivares, F. (2016). Distribución altitudinal de la riqueza y composición de ensamblajes de aves en una zona montañosa al sur de Nayarit, México. *Revista de Biología Tropical*, 64, 1537–1551.
- Jaksic, F. y Marone, L. (2007). *Ecología de comunidades*. Santiago: Ediciones Universidad Católica de Chile.
- Kamilar, J., Guidi, L., Riddle, B. y Whittaker, R. (2010). The phylogenetic structure of primate communities: variation within and across continents. *Journal of Biogeography*, 37, 801–813.
- Kraft, N., Cornwell, W., Webb, C. y Ackerly, D. (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, 170, 271–283.
- Krebs, C. J. (1985). *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Cambridge: Harper & Row.

- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H. T., Dávila, P., Flores-Villela, O., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C. E., Moreno, E., Munguía, M., Murguía, M., Navarro-Sigüenza, A. G., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L., Peterson, A. T. y Rodríguez, P. (2008). Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. En Soberón, J., Halffter, G. y J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Capital Natural de México*. Vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad(pp. 323-364). México, D. F.: CONABIO.
- Lanier, H. C., Edwards, D. L. y Knowles, L. L. (2013). Phylogenetic structure of vertebrate communities across the australian arid zone. *Journal of Biogeography*, 40, 1059–1070.
- McCain, C. M. (2009). Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 346–360.
- McCain, C. M. y Grytnes, J. A. (2010). Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life Sciences*, DOI: 10.1002/9780470015902.a0022548.
- Media-Macias, M. N., González-Bernal, M. A. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2010). Distribución altitudinal de las aves en una zona prioritaria en Sinaloa y Durango, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 487–503.
- Monteagudo-Sabaté, D. y León-Paniagua, L. (2002). Estudio comparativo de los patrones de riqueza altitudinal de especies en mastofaunas de áreas montañosas mexicanas. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 6, 60–82.
- Morrone, J. J. (2010). Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography*, 33, 355–361.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Peterson, A. T., Berlanga-García, H. y Sánchez-González, L. A. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 476–485.
- Nixon, G. T., Demant, A., Armstrong, R. L. y Harakal, J. E. (1987). K-Ar and geologic data bearing on the age and evolution of the Trans-mexican Volcanic Belt. *Geofísica Internacional*, 26, 109–158.
- Oliveros, C. H., Field, D. J., Ksepka, D. T., Barker, F. K., Aleixo, A., Andersen, M. J., Alstrom, P., Benz, B. W., Braun, E. L., Braun, M. J., Bravo, G. A., Brumfield, R.

- T., Chesser, R. T., Claramunt, S., Cracraft, J., Cuervo, A. M., Derryberry, E. P., Glenn, T. C., Harvey, M. G., Hosner, P. A., Joseph, L., Kimball, R. T., Mack, A. L., Miskelly, C. M., Peterson, A. T., Robbins, M. B., Sheldon, F. H., Silveira, I. F., Smith, B. T., White, N. D., Moyle, R. G. y Faircloth, B. C. (2019). Earth history and the passerine superradiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 7916–7925.
- Raikow, R. y Bledsoe, A. (2000). Phylogeny and Evolution of the Passerine Birds. *BioScience*, 50, 487–499.
- Reynoso-Dueñas J. (2010). Guía de excursión botánica al pueblo y Volcán de Tequila. En Ramírez-Delgadillo, R., Reynoso-Dueñas, J. J. y A. Rodríguez-Contreras (Eds.), *Guías de las excursiones botánicas en Jalisco. XVIII Congreso Mexicano de Botánica*. Universidad de Guadalajara. Sociedad Botánica de México. Universidad Autónoma Metropolitana, Guadalajara, Jal., México. 17–36.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- SEMADET. (2013). Cuenca Alimentadora del Distrito Nacional de Riego 043, Nayarit. Recuperado el 5 de noviembre, 2018 de: <https://semadet.jalisco.gob.mx/medio-ambiente/biodiversidad/areas-naturales-protegidas/142>
- Suárez-Mota, M. E., Téllez-Valdés, O., Lira-Saade, R. y Villaseñor, J. L. (2013). Una regionalización de la Faja Volcánica Transemexicana con base en su riqueza florística. *Botanical Sciences*, 91, 93–105.
- Webb, C. O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156(2), 145-155.
- Webb, C. O., Ackerly, D., McPeck, M. y Donoghue, M. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448

## **Capítulo II**

# **Variación espacio-temporal en el ensamblaje de aves en cuatro tipos de vegetación del Volcán de Tequila, Jalisco, México**

## **Introducción**

La Faja Volcánica Transmexicana (FVT) es el resultado de uno de los sistemas tectónicos más complejos del planeta. Está constituida por alrededor de 8,000 estructuras volcánicas (Gómez-Tuena et al., 2005) que se extienden desde las costas del Pacífico en Nayarit y Jalisco, hasta las costas del Golfo de México en Veracruz (Gámez et al., 2012; Gómez-Tuena et al., 2005). Tiene aproximadamente 1,000 km de longitud y una amplitud irregular entre los 80 y 230 km. Con base en su geología y tectónica, se ha dividido en las porciones occidental, central y oriental (Escalante et al., 2007; Gómez-Tuena et al., 2005; Suárez-Mota et al., 2013). La FVT es un centro de diversificación y endemismo. Forma parte de la Zona de Transición Mexicana entre las regiones Neártica y Neotropical (Morrone, 2010) y conecta a la Sierra Madre Occidental con la Sierra Madre Oriental (Gámez et al., 2012; Suárez-Mota et al., 2013). Dentro de la porción occidental de la FVT, se encuentra el Volcán de Tequila, con un gradiente elevacional de 1,140 a 2,920 m (Rodríguez-Contreras y Cházaro-Basañez, 1987). A lo largo de éste se encuentran presentes 7 tipos de vegetación (Huerta et al., 2014). Esta diversidad de asociaciones vegetales, constituye potencialmente una amplia variedad de hábitats para la fauna silvestre. El Volcán de Tequila se encuentra dentro del polígono comprendido en la Cuenca Alimentadora del Distrito Nacional de Riego 043, la cual, tiene la categoría de Área de Protección de Recursos Naturales (SEMADET, 2017). Sin embargo, a través del tiempo las faldas del volcán y su entorno ha sido modificados por actividades humanas, dando lugar a lo que hoy se conoce como “Paisaje agavero” (Anónimo, 2002).

Se estima que existen 10,738 especies de aves en el mundo (Gill y Donsker, 2019). En México se encuentran 1,150 aproximadamente (Navarro-Sigüenza et al., 2014). Esto representa alrededor del 11% de la diversidad mundial. Para Jalisco se tienen reportadas 587 especies, de las cuales 49, son exclusivas de México (Palomera-García et al., 2007).

En México, no se cuenta con información suficiente que documente la riqueza de aves, así como su abundancia, distribución y estacionalidad para todas sus áreas. Los estudios enfocados en la avifauna de regiones particulares contribuyen a entender los patrones de distribución espacial y temporal de las aves (Bojorges-Baños, 2004). Los listados de flora y fauna son la primera herramienta para la toma de decisiones de

conservación y manejo, así como para localizar los vacíos y necesidades de investigación (Palomera-García et al., 2007). A su vez, son útiles para monitorear los cambios en la composición de la flora y fauna de un sitio perturbado por actividades humanas. Por ello, es necesario contar con inventarios actualizados que indiquen con que taxones se cuenta y donde se distribuyen. Además contribuyen al conocimiento de la historia natural de las especies registradas (Chávez-León, 2007). En este sentido, la determinación de la riqueza de especies y endemismos son muy importantes ya que son temas centrales en estudios de conservación (Caldecott et al., 1996). Además, los gradientes elevacionales siguen siendo pilares de la investigación y son fundamentales para nuestra comprensión actual de las tendencias a gran escala en la biodiversidad y el cambio global (McCain y Grytnes, 2010). Por ejemplo, la disminución en el número de especies conforme aumenta la elevación se ha considerado un patrón general. Para las aves se han encontrado distintos patrones de riqueza de acuerdo a la elevación, aunque evidencia reciente sugiere que el patrón dominante tiene forma de campana y la riqueza máxima se encuentra en algún punto medio de elevación (Herzog et al., 2005). Por ejemplo, Loaiza (2017) evaluó la riqueza de especies en un rango de 100 a 500 msnm en el transecto Volcán Barba-La Selva en Costa Rica. Encontró que la riqueza de especies aumentó gradualmente con la elevación, presentándose la mayor riqueza a 500 m. Ésta distribución de la riqueza está condicionada por diversos factores, entre ellos el tipo de recurso presente. Menciona que las aves nectarívoras están mejor representadas en elevaciones altas, mientras que las grandes frugívoras son más comunes en elevaciones bajas. Por su parte Herzog et al. (2005) evaluaron la riqueza de aves en el Parque Nacional Carrasco en los Andes bolivianos, reportando la riqueza máxima alrededor de los 1,000 msnm, disminuyendo hacia las partes bajas y altas, culminando con un ligero repunte en la parte más elevada. Sin embargo, no pudieron determinar los factores responsables de esta distribución. Martínez y Rechberger (2007) analizaron la diversidad de aves en el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado de Cotapata, Bolivia. Encontraron la mayor riqueza a los 1850 msnm, la riqueza intermedia a 3170 m y la menor a 2650 m. Estos cambios se relacionan con el tipo de recurso presente. Mencionan que la presencia de especies insectívoras está asociada con la disminución en la abundancia de insectos, la cual es menor a altas elevaciones. Mientras que las especies que forrajean en epifitas son más comunes en bosques de montaña. Para el

Volcán de Tequila han sido pocos los trabajos en los que se evalúe la riqueza de acuerdo al gradiente. Entre ellos destacan el de Fierros-López (1997), quien evaluó la riqueza de insectos asociados a hojarasca. Él encontró un patrón de distribución de la riqueza con su máximo en la parte media-alta del gradiente y disminución hacia los extremos del mismo. Argumenta que en la parte alta del volcán, la humedad y la temperatura tienen menos variaciones y una mayor acumulación de humus y hojarasca. Estas condiciones representan un refugio adecuado para los insectos durante el estiaje. En su catálogo de los hongos del Volcán de Tequila, Rodríguez-Alcántar et al. (2018) encontraron el mismo patrón, sin profundizar en las posibles causas.

El Volcán de Tequila tiene un vacío en el conocimiento de las aves, por lo que ofrece la oportunidad de estudiar este grupo así como conocer los patrones de su distribución a lo largo del gradiente elevacional. Con ello se obtendría nueva información que ayude a comprender mejor cuáles y cómo se distribuyen las especies, con el fin de que esta información sea útil en un futuro plan de manejo del área.

### **Hipótesis**

En gradientes elevacionales se han encontrado cambios en estructura y composición de la avifauna. Estos cambios se asocian principalmente al recurso disponible y a las variaciones en la temperatura y humedad. Estas causas propician cambios espaciales en la composición del ensamblaje de aves y la riqueza de especies en el gradiente altitudinal. Además de cambios temporales dados por las especies migratorias que se incorporan al ensamblaje de aves residentes. Por lo tanto, cabría esperar que en el Volcán de Tequila existan diferencias en los ensamblajes de aves entre los distintos tipos de vegetación y la temporada migratoria y no migratoria.

### **Objetivos**

Objetivo general

Identificar si existe diferencia espacio-temporal en la estructura del ensamblaje de aves del Volcán de Tequila, Jalisco.

## Objetivos particulares

1. Analizar la estructura del ensamblaje de aves en cuatro tipos de vegetación asociados al gradiente elevacional.
2. Analizar la estructura de especies entre las temporadas migratoria y no migratoria en 4 tipos de vegetación asociados al gradiente elevacional.

## Métodos

### Área de estudio

El Volcán de Tequila se localiza en la porción central del estado de Jalisco, en las coordenadas 20°45' y 20°49' N y los 103°48' y 103°54' O (Figura 1). En su cara norte existe un camino que permite el acceso a lo largo de un gradiente elevacional de 1,140 a 2,920 m. Existen siete tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio (1,140-1,250 msnm), bosque de *Juniperus* (1,250-1,380 msnm), bosque de encino caducifolio (1,380-1,550 msnm), bosque de encino-pino (1,500-2,340 msnm), bosque de encino perenne (2,400-2,920 msnm), bosque mesófilo de montaña (2,000-2,450 msnm) y bosque de *Cupressus* (2,920 msnm) (Reynoso-Dueñas, 2010).

### Vegetación

Con base en su extensión, se seleccionaron 4 tipos: bosque de *Juniperus*, bosque de encino caducifolio, bosque de pino-encino y bosque de encino perenne. El bosque tropical caducifolio no fue considerado debido al disturbio y solo se encuentran parches aislados entre cultivos y potreros. Por su parte, el bosque mesófilo de montaña fue descartado ya que se encuentra restringido a cañadas húmedas dentro del bosque de pino-encino. Por último, el bosque de *Cupressus* no se consideró por crecer únicamente en el macizo rocoso conocido como La Tetilla. A continuación se describen los tipos de vegetación seleccionados.

### *Bosque de Juniperus* (JUN)

Se localiza de los 1,250 a los 1,380 msnm. Tiene una temperatura media anual de 21°C y una precipitación anual de 950 mm. Es un bosque siempre verde cuyos componentes tienen una altura entre los 2 y 6 m, dejando espacios amplios entre ellos. Los estratos arbustivo y

herbáceo se encuentran bien desarrollados. La especie dominante es *Junniperus flaccida* var. *poblana* y se mezcla con elementos característicos de encinar y bosque tropical caducifolio que lo flanquean (Reynoso-Dueñas, 2010).

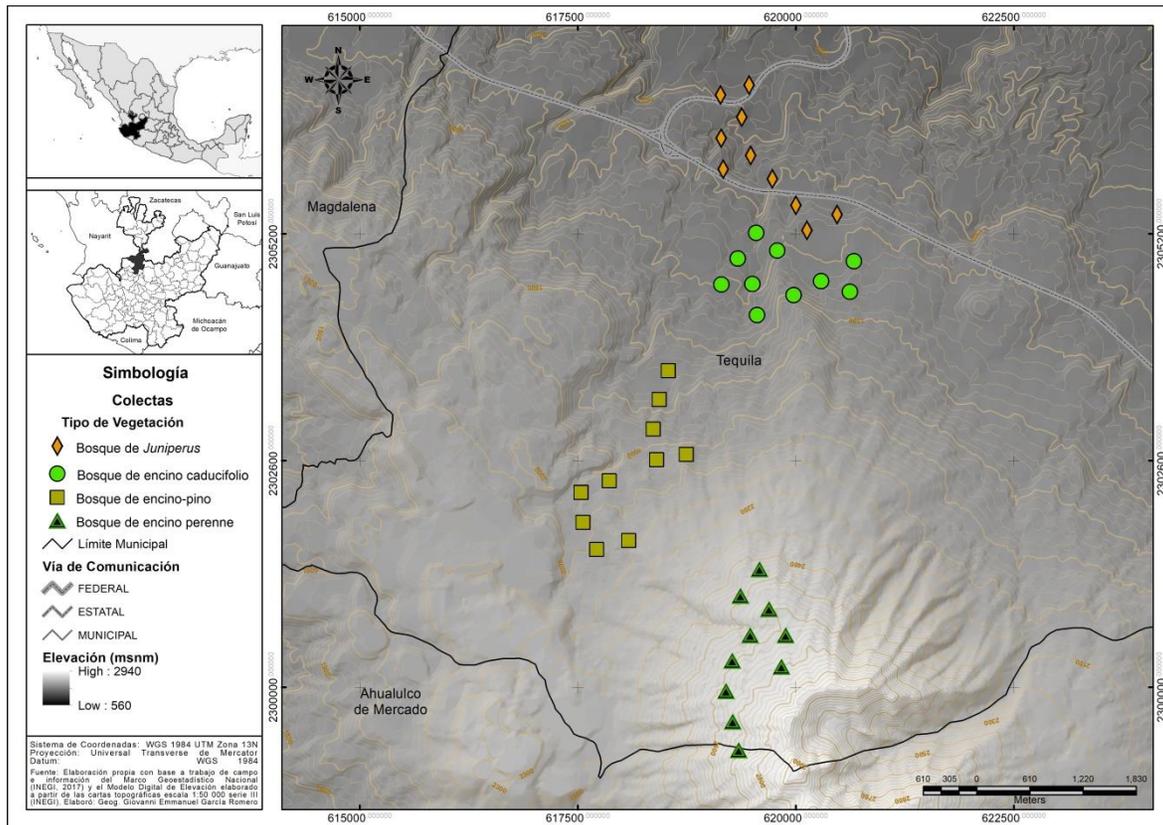


Figura 1. Ubicación del área de estudio y distribución de las unidades de muestreo.

### *Bosque de encino caducifolio* (BEC)

Es un encinar de transición entre el bosque tropical caducifolio y el bosque de encino-pino. Se distribuye de los 1,380 a los 1,550 msnm. Sus condiciones climáticas son más bien secas (precipitación anual 950mm). El estrato arbóreo está bien desarrollado y varía entre 6 y 12 m de alto. El estrato arbustivo es escaso y el estrato herbáceo lo constituyen diversas especies de las familias Asteraceae, Poaceae y Fabaceae. Los elementos dominantes son *Quercus magnoliifolia* y *Q. resinosa*. También son frecuentes *Quercus gentryi* y *Q. viminea*. Durante febrero y marzo los árboles tiran la hoja (Reynoso-Dueñas, 2010).

### *Bosque de encino-pino* (BEPI)

Es una comunidad siempre verde, aunque los árboles del género *Quercus* tiran la hoja en un periodo corto de la época de estiaje. Se distribuye de los 1,500 a los 2,340 msnm. La altura del bosque varía entre 10 y 20 m. El estrato arbustivo es apenas perceptible y en ocasiones solo hay árboles y vegetación herbácea. Las especies más notables son *Pinus devoniana*, *P. oocarpa*, *Arbutus tessellata*, *A. xalapensis*, *Quercus candicans*, *Q. castanea* y *Q. obtusata* (Reynoso-Dueñas, 2010).

### *Bosque de encino perenne* (BEPE)

Es una comunidad siempre verde dominada por árboles con una altura que va de los 4 a los 20 m. Se ubica entre los 2,400 y los 2,700 msnm. A esa elevación la humedad relativa es más o menos constante. Sus principales componentes son *Quercus crassifolia*, *Q. laurina* y *Q. rugosa*. También son comunes *Prunus serotina*, *Arbutus tessellata*, *A. xalapensis* y *Clethra hartwegii* (Reynoso-Dueñas, 2010).

### Trabajo de campo

De enero a diciembre de 2018 se realizaron muestreos mensuales. En cada muestreo se dedicó un día de trabajo a cada tipo de vegetación seleccionado. Para maximizar la detección de especies se utilizó un método mixto: puntos de conteo, transectos y redes de niebla (Ralph et al., 1996). En cada tipo de vegetación se establecieron 10 puntos de radio fijo (25 m) (Figura 1) separados por transectos en banda de 350x20 m. En los puntos de conteo se permaneció por 10 minutos registrando las aves observadas y escuchadas. De igual manera, en los transectos se registraron las aves observadas y escuchadas mientras se recorrían a paso constante. Se utilizó un circuito de 10 redes de niebla que operaron 9 h a partir de las 7 am. Todos los individuos capturados fueron medidos, pesados y fotografiados. Después fueron liberados en el sitio de captura. Para la determinación de las especies se emplearon guías de campo especializadas (Howell y Webb, 1995; Peterson y Chalif, 1994; Sibley et al., 2001).

Se generó un listado taxonómico siguiendo a la American Ornithologists Union (AOS, s.a.) y sus suplementos para el nombre científico de las especies, mientras que a Berlanga et al. (2015) para los nombres comunes. Las aves se pueden clasificar de acuerdo

a su estacionalidad en seis categorías: 1) residentes, aquellas especies que podemos encontrar a lo largo de todo el año en la misma región; 2) migratorias de invierno, las especies que se reproducen al norte del continente y pasan el invierno en México y más al sur; 3) migratorias de verano, aquellas que se encuentran en México únicamente durante la temporada de reproducción en verano; 4) transitorias, especies que durante su migración van de paso por el país hacia sus sitios de invernación y reproducción; 5) accidentales, especies cuya presencia en el país es muy rara, es decir, especies que se encuentran fuera de su distribución habitual o que han sido arrastrados por fenómenos meteorológicos como huracanes y tormentas; y 6) oceánicas, aquellas especies pelágicas que pasan la mayor parte de su vida en mar abierto y solo regresan a tierra para reproducirse (Berlanga et al., 2015; Howell y Webb, 1995; Sibley, 2000). También se clasifican de acuerdo a su endemismo, es decir, un rango de distribución restringido. De acuerdo a Berlanga et al. (2015), se clasifican en 1) endémicas, aquellas especies cuya distribución geográfica se restringe a los límites políticos de México; 2) semiendémicas, aquellas especies cuya población completa se encuentra únicamente en México durante una época del año; y 3) cuasiendémicas, aquellas especies cuya área de distribución geográfica se extiende ligeramente hacia países vecinos debido a la continuidad de los hábitats. Para la categoría de estacionalidad en Jalisco se siguió a Palomera-García et al. (2007). Para la categoría de origen se utilizó a Palomera-García et al. (2007) y Berlanga et al. (2015). Para el estatus de conservación se utilizaron las categorías de protección de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (PROFEPA, 2010) y la Lista Roja de la UICN (2019).

#### Análisis de datos

Para evaluar el esfuerzo de muestreo y la riqueza observada se elaboraron curvas de acumulación de especies por tipo de vegetación. Para ello se utilizaron tres estimadores no paramétricos: Chao1 y Jackknife1, basados en datos de abundancia y Chao 2 basado en incidencia, los cuales han mostrado un mejor desempeño en estudios con aves en cuanto a la exactitud y sesgo mostrados (Jaime-Escalante et al., 2016; López-Gómez y Williams-Linera, 2006; Walther y Moore, 2005). La riqueza de especies ( $S$ ) se estimó sumando las especies capturadas, observadas y escuchadas en puntos de conteo y transectos. Para la temporada no migratoria se consideraron los registros de mayo a septiembre, para la

migratoria los meses de octubre a abril. La diversidad se evaluó con los números de Hill, dado su poder de interpretación y facilidad para hacerlo (Moreno, 2001), representan abundancia (N), riqueza (N0), especies abundantes (N1) y especies muy abundantes (N2). También se obtuvo el índice de equidad de Pielou (J') el cual mide la proporción de la diversidad observada en los tipos de vegetación y temporadas con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de 0 a 1, donde 1 corresponde a sitios donde todas las especies son igualmente abundantes.

Para determinar si existen diferencias significativas en los ensamblajes de aves entre tipos de vegetación, así como entre temporada migratoria y no migratoria, se consideró el siguiente modelo de dos vías y factores fijos:

$$Y = \mu + veg + temp + veg \times temp + \varepsilon$$

Donde Y es la variable bajo análisis (variación),  $\mu$  es la media de la variable analizada y  $\varepsilon$  es el error acumulado de los factores *veg* (tipo de vegetación) y *temp* (temporada). Con este modelo se llevó a cabo un Análisis Multivariado de Varianza Permutacional (PERMANOVA) con los ensamblajes de aves y Análisis de Varianza basado en permutaciones (ANOVA permutacional) para los atributos estructurales S, N1, N2 y J'. El PERMANOVA se realizó con base en una matriz de similitud de Bray-Curtis, construida con los datos obtenidos en los puntos de conteo y transectos. Los ANOVA's permutacionales se realizaron con base en matrices de distancias euclidianas de acuerdo con Anderson et al. (2008). Para ambos casos, de manera previa, los datos recibieron un tratamiento utilizando raíz cuarta. La significancia estadística se probó con 10,000 permutaciones y un valor de significancia de  $p \leq 0.05$ . Para visualizar las relaciones de agrupamiento de especies entre tipos de vegetación y temporadas se realizaron análisis de escalonamiento multidimensional no métrico (NMDS) con matrices de similitud de Bray-Curtis con datos transformados a raíz cuarta. Para conocer la aportación de cada especie a la diferenciación o similitud entre tipos de vegetación y entre temporadas, se llevaron a cabo análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) de dos vías. De igual manera, este análisis se llevó a cabo con datos transformados con raíz cuarta y matriz de Bray-Curtis. Todos los análisis se realizaron en el programa PRIMER 6 + PERMANOVA (Clarke y Gorley, 2006; Anderson et al., 2008).

## **Resultados**

En total se registraron 3725 individuos pertenecientes a 157 especies, 96 géneros, 35 familias y 12 órdenes (Anexo 1). Los órdenes mejor representados fueron Passeriformes con 112 especies, Accipitriformes con 10 y Apodiformes con 11. Las familias con el mayor número de especies fueron Tyrannidae (22 spp.), Parulidae (19 spp.), Trochilidae (11 spp.), Emberizidae (10 spp) y Turdidae (10 spp.). De acuerdo a su estacionalidad, 121 son residentes, 34 migratorias de invierno y 2 migratorias de verano. Por su origen 73 son neárticas, 33 tropicales, 11 endémicas, 14 semiendémicas, 5 cuasiendémicas, 1 exótica y 12 de amplia distribución. De acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010, 9 cuentan con protección especial y 2 se encuentran amenazadas. Según la UICN 1 se encuentra casi amenazada (Anexo 2).

### Ensamblajes por vegetación

En JUN se registraron 108 especies representando 9 órdenes, 30 familias, 68 géneros. Treinta y dos fueron exclusivas al tipo de vegetación. Por su estacionalidad 84 residentes, 23 migratorias de invierno y 1 migratoria de verano. De acuerdo a los números de Hill, 41 son abundantes, 22 muy abundantes y 45 escasas. En BEC se registraron 82 especies pertenecientes a 7 órdenes, 24 familias, 57 géneros, 6 exclusivas. Por su estacionalidad 62 residentes, 19 migratorias de invierno y 1 migratoria de verano. Los números de Hill nos dicen que 38 son abundantes, 24 muy abundantes y 20 escasas. En BEPI hay una riqueza de 78 especies distribuidas en 7 órdenes, 25 familias, 55 géneros, 12 son exclusivas. En total, 59 son residentes, 18 migratorias de invierno y 1 migratoria de verano. Los números de Hill indican que 34 son abundantes, 21 muy abundantes y 23 son escasas. Por último, en BEPE se registraron 83 especies representantes de siete ordenes, 26 familias, 51 géneros, 12 solo estuvieron presentes en esta vegetación. Por su estacionalidad 62 son residentes, 20 migratorias de invierno y 1 migratoria de verano. De acuerdo a los números de Hill 28 son abundantes, 17 muy abundantes y 38 son raras o escasas. La vegetación con mayor equidad fue BEC y la de menor equidad BEPE (Tabla 1).

## Ensamblajes por temporada

En la temporada no migratoria se registraron 84 especies de 7 órdenes, 28 familias y 65 géneros. Dieciséis especies solo se registraron en esta temporada. Setenta y cuatro son residentes, 9 migratorias de invierno y 1 de verano. Los números de Hill indican que 33 son abundantes, 22 muy abundantes y 29 raras. En la temporada migratoria se registraron 141 especies distribuidas en 12 órdenes, 35 familias y 89 géneros. Veintiséis especies se registraron solo en esta temporada. De acuerdo a los números de Hill 56 son abundantes, 32 muy abundantes y 53 escasas. Para la temporada no migratoria, el índice de equidad de Pielou es de 0.79 indicando que tiende a ser equitativo. Mientras que la temporada migratoria tuvo 0.81 indicando de igual manera que las especies tienden a ser igualmente abundantes (Tabla 1).

El PERMANOVA mostró que existen diferencias significativas en la interacción tipos de vegetación por temporada, lo que sugiere que existe variación de los sitios a través del tiempo (Tabla 2). El análisis NMDS por tipo de vegetación por temporada (“stress” de 0.04), permitió identificar 3 principales grupos. El primero formado por JUN, BEC, BEPI y BEPE en temporada migratoria (Fig. 2a). Un segundo grupo formado por JUN y BEC en temporada no migratoria (Fig. 2b) y el tercero compuesto por BEPI y BEPE en temporada no migratoria (Fig. 2c). Los ANOVA´s permutacionales de los atributos estructurales ( $S$ ,  $J'$ ,  $N1$ ,  $N2$ ) mostraron diferencias significativas a escala espacial y temporal, pero no en su interacción (Tabla 2). La mayor variación en la riqueza de especies ( $S$ ) se observó a escala temporal entre temporadas. A escala espacial, JUN tuvo la mayor riqueza en contraste con BEC. La mayor equidad ( $J'$ ) se presentó en BEPI y la menor en BEPE. A escala temporal, migratoria presentó mayor equidad. Las especies abundantes ( $N1$ ) y muy abundantes ( $N2$ ) fueron similares entre tipos de vegetación pero con marcada diferencia entre temporadas. De acuerdo al análisis SIMPER, la mayor disimilitud entre tipos de vegetación fue entre BEPE y JUN (98.24%), mientras que los más similares fueron BEPE y BEPI (92.29% disimilitud). Las especies que contribuyeron mayormente a la disimilitud fueron: *Melanerpes formicivorus*, *Hylocharis leucotis*, *Thryophilus sinaloa*, *Lepidocolaptes leucogaster*, *Myadestes occidentalis*, *Pipilo maculatus*, *Cathartes aura*, *Setophaga coronata*, *Polioptila caerulea*, *Piranga flava* y *Columbina inca*. La disimilitud entre temporada no migratoria y migratoria fue de 94.14 %,

siendo *Thryophilus Sinaloa*, *Hylocharis leucotis*, *Melanerpes formicivorus*, *Myadestes occidentalis*, *Piranga flava*, *Lepidocolaptes leucogaster* y *Sethopaga coronata* las de mayor contribución a la disimilitud (Anexo 3).

Tabla 1. Atributos de los ensamblajes incluyendo Números de Hill y equidad de Pielou. N0= riqueza, N= abundancia, N1= especies abundantes, N2= especies muy abundantes, J'= equidad de Pielou. JUN= *Juniperus*, BEC= encino caducifolio, BEPI= encino-pino, BEPE= encino perenne.

Variables	Tipo vegetación				Temporada		Total
	JUN	BEC	BEPI	BEPE	No migratoria	Migratoria	
N0	108	82	78	83	84	141	157
N	1054	632	762	1277	1203	2522	3725
N1	40.99	37.55	34.41	28.23	33.55	56	---
N2	22.36	23.67	21.09	16.67	22.08	32.36	---
J'	0.793	0.822	0.812	0.756	0.792	0.813	---
Especies residentes	84	62	59	62	74	106	121
Especies migratorias	24	20	19	21	10	35	36
Especies endémicas	8	5	5	9	7	9	11
NOM-059	5	1	5	3	2	11	11

Tabla 2. ANOVA's permutacionales y PERMANOVA de la variación espacial y temporal de los atributos estructurales y los ensamblajes de aves. Ve= vegetación, Es= temporada, S= riqueza, J'= equidad, N1= especies abundantes y N2= especies muy abundantes. (\*) indica diferencias estadísticamente significativas.

Factor	S		N1		N2		J'		Ensamblajes de aves	
	Pseudo-F	P	Pseudo-F	P	Pseudo-F	P	Pseudo-F	P	Pseudo-F	P
Ve	15,776	0,0001*	8,3689	0,0001*	4,9342	0,0017*	9,427	0,0001*	23,193	0,0001*
Es	43,911	0,0001*	20,797	0,0001*	10,208	0,0016*	7,6807	0,0054*	16,08	0,0001*
Ve*Es	0,13108	0,9414	0,31874	0,8154	0,3857	0,7681	0,29489	0,8246	4,504	0,0001*

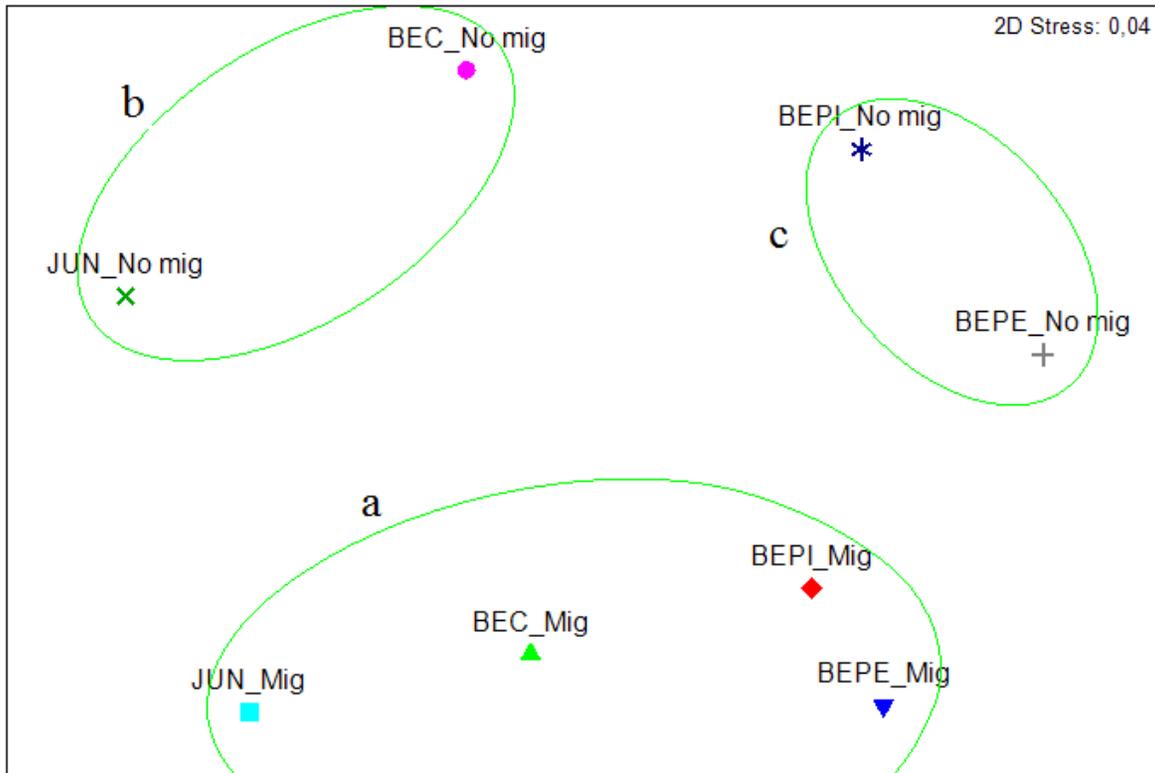


Figura 2. Ordenación NMDS de los ensamblajes de aves para los cuatro tipos de vegetación por las dos temporadas. JUN= *Juniperus*, BEC= encino caducifolio, BEPI= encino-pino, BEPE= encino perenne.

#### Esfuerzo de muestreo

En los cuatro tipos de vegetación la curva de acumulación de especies (Sobs) mostro un incremento creciente que no se estabilizó al término del muestreo (Figura 2). En JUN el estimador más alto (Chao2) indica una riqueza de 153 especies y el más bajo (Chao1) 143, por lo que la riqueza registrada (108) representa entre 70 y 76% de las especies posibles. En BEC Chao1 estimó 127 especies y Chao2 112, por lo que las especies registradas (82) se encuentran entre el 64 y 73% de las especies esperadas. En BEPI el estimador más alto fue Jack1 con 105 especies y el más bajo Chao1 con 97. Las especies registradas (78) se encuentran entre 74 y 80% de las especies posibles. En BEPE Chao2 estimó 120 especies y Chao1 108, las especies registradas (83) representan entre 69 y 77% de las especies posibles.

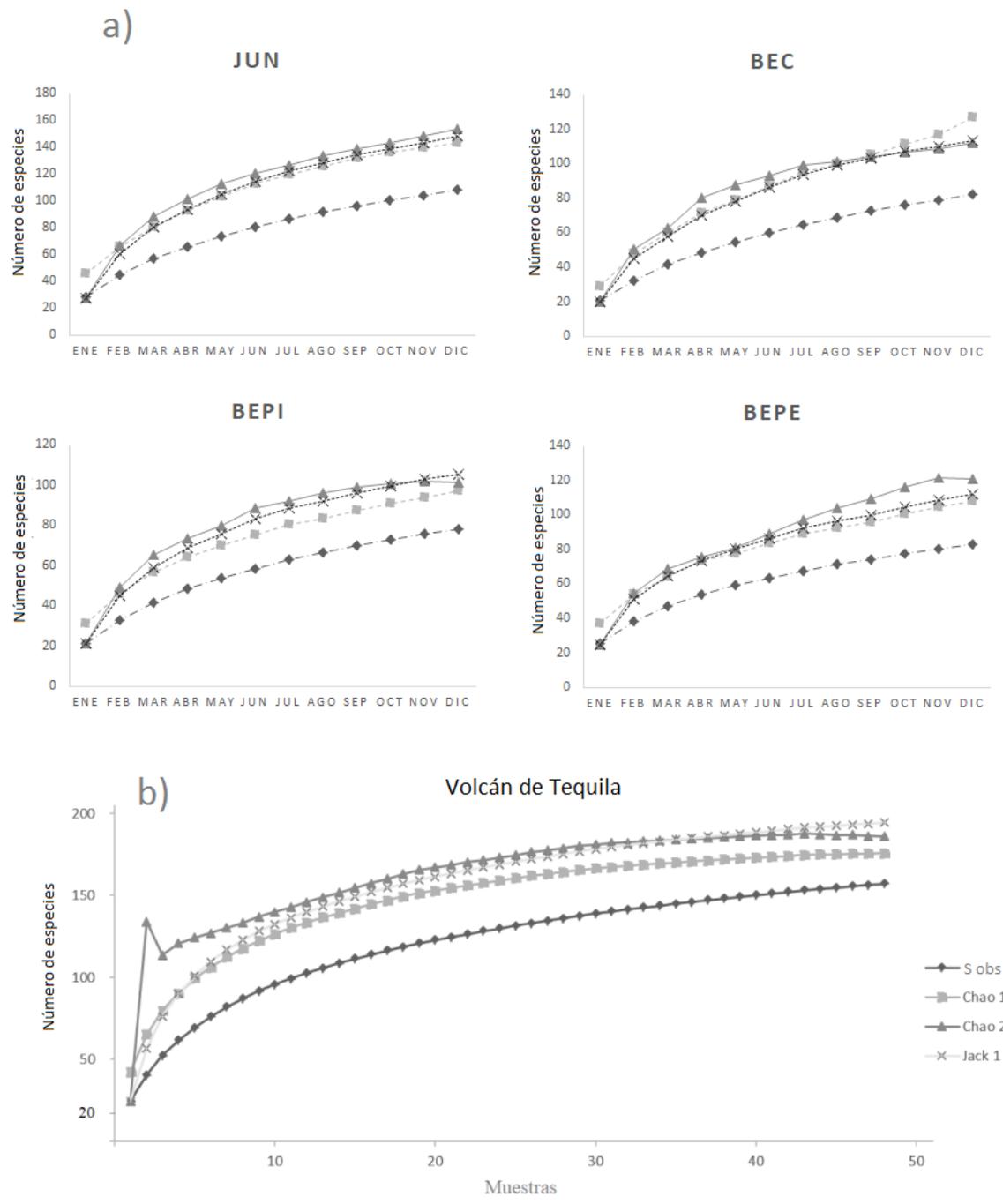


Figura 3. Riqueza de especies observada y esperada, a) para los cuatro tipos de vegetación y b) para todo el volcán. Sobs= riqueza observada. JUN= *Juniperus*, BEC= encino caducifolio, BEPI= encino-pino, BEPE= encino perenne.

## Discusión

Los resultados revelan que el Volcán de Tequila tiene una alta riqueza de aves, al igual que otras áreas de montaña cercanas. Por ello, el occidente de México se considera prioritario para la conservación de las aves. En esta región se encuentran 4 de los 6 tipos de vegetación con mayor riqueza del país: selva baja caducifolia, bosque de pino-encino, bosque de galería y bosque mesófilo de montaña (Navarro-Sigüenza et al., 2014).

La riqueza registrada fue de 157 especies, lo que representa 13.6% de la diversidad de aves en México y 26.7% de las aves de Jalisco (Navarro-Sigüenza et al., 2014; Palomera-García et al., 2007). Esta riqueza es similar a la registrada en Áreas Naturales Protegidas (ANP) cercanas al volcán, como Sierra de Quila (SQ, 149), La Primavera (LP, 162) y Piedras Bola (PB, 148) (Carlos-Gómez, 2014; Escobar-Ibáñez et al., 2011; Reyna-Bustos, 2010). Esta similitud puede explicarse por los tipos de vegetación compartidos, ya que estas ANP's son zonas de montaña pertenecientes a la FVT.

La mayor riqueza se presentó en JUN (108 especies), que es el tipo de vegetación que se encuentra en la parte baja del volcán, donde anteriormente había bosque tropical caducifolio, reconocido como uno de los más diversos y con mayor endemismo (Navarro-Sigüenza et al., 2014). Además, por ser el más cercano al pueblo de Tequila, presenta un mayor disturbio y ha sido modificado por actividad humana. Esto ha generado que además del *Juniperus*, elementos de encinar y de bosque tropical caducifolio, el bosque de *Juniperus* presente manchones de pastizal y grandes extensiones de superficie destinadas al cultivo de maíz y agave principalmente. Esto coincide con otros trabajos en los que se ha observado una mayor riqueza en áreas con algún grado de perturbación (Bojorges-Baños y López-Mata, 2005; Fava y Acosta, 2016; Ugalde-Lezama et al., 2010). Los disturbios de intensidad media, además de aumentar la diversidad alfa (número de especies), también aumentan la diversidad beta (recambio de especies). Esto es porque el disturbio crea parches de características diferentes al entorno que le rodea. Las aves son sensibles a estas modificaciones estructurales del ambiente (Fava y Acosta, 2016). Probablemente, las condiciones de perturbación en JUN puedan estar ofreciendo micro hábitats y recursos adicionales que no están disponibles en áreas sin perturbación (e.g. alimento para animales de granja, flores y frutos exóticos, agua de riego, refugio en construcciones) (Fava y Acosta, 2016). En JUN se registró la presencia de las especies *Columbina inca*, *Quiscalus*

*mexicanus* y *Streptopelia decaocto*, consideradas como indicadoras de disturbio. Entre BEC (82), BEPI (78) y BEPE (83), existe diferencia significativa. Esta diferencia está dada por la composición de especies, es decir, especies que presentan uso exclusivo de uno u otro tipo de vegetación. Esta distribución puede estar relacionada con su capacidad de adaptación, factores abióticos y disponibilidad de recursos (Peña-Joya et al., 2018).

En cuanto a estacionalidad, el 77% fue residente y el 33% migratorias. Esta proporción coincide con lo registrado a nivel nacional (Navarro y Benítez, 1993). Los tipos de vegetación con más especies migratorias fueron BEPE y BEPI (18), seguidos de JUN (17) y BEC (16). Esta distribución homogénea resalta la importancia de todo el gradiente para la conservación de estas especies. La diferencia significativa encontrada entre temporadas radica en 2 situaciones: 1) el incremento de la riqueza de 84 especies en no migratoria a 141 en migratoria; y 2) los cambios estructurales debido a las lluvias. Los ambientes subtropicales son marcadamente estacionales. En esta región, las lluvias se presentan en verano y un 5% de lluvia invernal (Rodríguez-Contreras y Cházaro-Basañez, 1987). En estos ambientes la vegetación crece y se reproduce en lluvias, mientras que en época de estiaje los árboles pierden sus hojas y la vegetación en general detiene su crecimiento (Brinson, 1993). La temporada migratoria coincide con los cambios en estructura y disponibilidad de recursos, por lo que, además de las especies migratorias, muchas otras especies residentes se hacen presentes. Es decir, especies residentes que no se registraron el primer semestre del año, se hicieron presentes durante el segundo.

El número de especies endémicas fue de 11, lo que representa el 5.5% de endemismos para México y el 22% para Jalisco. Este porcentaje no es congruente con lo que se reporta para otras áreas con vegetación similar, en Piedras Bola (PB) se reportan 9 y en Sierra de Quila (SQ) 23 especies endémicas (Carlos-Gómez, 2014; Escobar-Ibáñez, 2011). Esta variación entre las áreas, a pesar de tener una vegetación similar, podría ser resultado de las características propias de cada una, por ejemplo, los tipos de vegetación presentes, el tamaño del área y la presencia de arroyos permanentes. Por ejemplo, SQ tiene elementos de bosque mesófilo de montaña en las cañadas y bosque de galería, este último considerado entre los que presentan mayor porcentaje de endemismos (Navarro-Sigüenza et al., 2014). Importante hacer notar que la mayor presencia de especies endémicas se dio en

los dos extremos del gradiente: en JUN 8 y en BEPE 9, que a su vez, fueron los que presentaron mayor riqueza.

Del total de especies se registraron 11 con alguna categoría de riesgo en la NOM-059-SEMARNAT-2010. De estas, 7 son residentes y 4 migratorias. Destacan *Aquila chrysaetos* y *Tilmatura dupontii*, ambas residentes y con la categoría de Amenazada.

La distribución de la riqueza de acuerdo al gradiente, fue 108 especies en JUN, 82 en BEC, 78 en BEPI y 83 en BEPE. De manera interesante la mayor riqueza y abundancia y la menor equidad se presentó en los extremos del gradiente. En JUN se registraron 1,054 individuos, de los cuales el 20% corresponde tan solo a 2 especies: *Peucaea ruficauda* y *Psaltriparus minimus*. A su vez, de las 108 especies 45 son raras con 1 o 2 registros. Esta dominancia puede deberse a la etología de las especies. Tanto *P. ruficauda* como *P. minimus* son sociables y forman bandadas, por lo que su incidencia es mayor. En BEPE se registraron 1,277 individuos de 83 especies, de las cuales 38 son raras con registros de entre 1 y 3 individuos. Solo 3 especies concentran el 33% de la abundancia: *Setophaga coronata*, *Melanerpes formicivorus* y *Patagioenas fasciata*. A diferencia de las especies sigilosas, estas 3 especies son más fáciles de detectar. *Melanerpes formicivorus* es una especie social y realizan vocalizaciones, por lo que pueden ser detectados sin ser vistos. De igual manera *P. fasciata* forma grupos, y puede ser detectada por el sonido emitido al batir sus alas. *Setophaga coronata* sí presenta una alta abundancia, es un chipe muy abundante y ampliamente distribuido en México y Norteamérica.

La mayor riqueza en los extremos del gradiente puede estar relacionada con la vegetación. Como ya se mencionó, la diversidad en JUN puede ser por la variada estructura vegetal que presenta, consecuencia del disturbio. Por otro lado, BEPE es una comunidad de tipo mesófilo, en la cual sus cañadas se ven favorecidas por la humedad en el suelo y aire. En estas cañadas se puede encontrar un estrato arbustivo bien desarrollado, lo que permite la presencia de especies afines a esta estructura como colibríes y rascadores.

Este patrón de riqueza de acuerdo al gradiente, riqueza máxima en partes bajas, disminución en las partes medias y repunte en lo más alto, no se encuentra dentro de los 4 patrones de distribución de riqueza más comunes para las aves. Sin embargo, se ha encontrado en otros trabajos. Martínez y Rechberger (2007) analizaron la diversidad de aves en el Área Natural de Manejo Integrado de Cotapata, Bolivia. Encontraron la mayor

riqueza a los 1850 msnm, la menor a 2650 m y la intermedia a 3170 m. En el Parque Nacional Carrasco en los Andes bolivianos, Herzog et al. (2005) evaluaron la riqueza de aves reportando la riqueza máxima alrededor de los 1,000 msnm, disminuyendo hacia las partes bajas y altas, culminando con un ligero repunte en la parte más elevada. De acuerdo con Jaime-Escalante et al. (2016), estas variaciones en los patrones de riqueza están influenciados por la vegetación, su estructura y la precipitación.

Finalmente, llama la atención que, las curvas de acumulación de especies por tipo de vegetación sugieren que el esfuerzo de muestreo no fue suficiente, ya que se registró entre el 64 y el 80% de las especies esperadas. Sin embargo, la curva general para el volcán indica que se registró entre el 81 y el 89% de las especies (Figura 2). Esta variación puede deberse a 3 razones: 1) es resultado de una sobrestimación, debido a que los estimadores ponderan las especies con 1 (sigletons, uniques) y 2 (doubletons, duplicates) registros, es decir, especies raras; algunas de estas especies en realidad son muy abundantes en zonas urbanas y se registraron en *Juniperus* que es la vegetación más cercana al núcleo poblacional de Tequila, sin embargo, para los estimadores son especies raras y les da mayor peso; 2) los muestreos se iniciaron en enero, cuando llegan las especies migratorias tardías, por lo que el registro de especies inicia alto. Después, se van las migratorias y la riqueza de especies entra en un “valle” donde solo están las residentes. Hacia la parte final del año empiezan nuevamente a llegar especies migratorias, lo que aumenta la riqueza y por ende los estimadores también lo hacen; y 3) en el presente trabajo, todos los muestreos se realizaron durante el día, por lo que existe un sesgo hacia las aves de hábitos diurnos. De tal manera que si se agregaran las especies nocturnas, la riqueza de especies se podría acercar al 100% de la estimada.

## **Conclusiones**

- Se confirmó la hipótesis de que existe diferencia espacio-temporal entre los ensamblajes de aves.
- El Volcán de Tequila tiene una alta riqueza de aves con al menos 157 especies. Esto es más de la cuarta parte de la riqueza registrada en Jalisco.
- La riqueza del Volcán de Tequila es similar a la encontrada en áreas cercanas como son Sierra de Quila, Piedras Bola y La Primavera. Sobresalen las especies *Passerina*

*ciris* como sujeta a protección especial, *Catharus occidentalis* y *Pheugopedius felix* endémicas a México y *Ridgwayia pinicola* como endémica a México y sujeta a protección especial. Ninguna de ellas presente en estas áreas.

- Bosque de *Juniperus* fue el más diverso con 108 especies, seguido de BEPE con 83, BEC con 82 y BEPI con 78.
- En el área se registraron 9 especies endémicas y 11 con alguna categoría de riesgo en la NOM-059-SEMARNAT-2010. El mayor número de especies endémicas se encontró en los extremos del gradiente, es decir, en JUN y BEPE. Esta distribución resalta la importancia de todo el gradiente para las especies endémicas y amenazadas.
- Existe diferencia significativa entre los ensamblajes de los diferentes tipos de vegetación, así como entre temporadas. Es decir, cada tipo de vegetación posee sus propios atributos al igual que la temporada migratoria y no migratoria.
- El patrón de distribución de la riqueza de acuerdo al gradiente fue: riqueza máxima en la parte baja, disminución hacia la parte media y aumento hacia la parte alta.
- De la riqueza registrada 33% corresponde a aves migratorias, por lo que el Volcán de Tequila es un sitio importante para la conservación de estas especies.

### **Recomendaciones**

- Realizar trabajo de campo para registrar las especies faltantes, sobre todo aquellas de hábitos nocturnos. Con ello el Volcán de Tequila podría ser una de las áreas con mayor riqueza de aves de Jalisco y así hacer notar aún más su importancia para la conservación.
- Todo el gradiente es importante tanto para aves residentes como migratorias, por ello, se debe fomentar la investigación con otros grupos taxonómicos, para que, aunado a los que ya existen, tener el sustento suficiente para proponer al Volcán de Tequila como un Área Natural Protegida. No solo por la fauna y vegetación presentes, sino también, por los servicios ecosistémicos que de ahí se desprenden.
- Debido a que Tequila es destino turístico nacional e internacional, es importante la conservación del volcán, no solo por el aspecto paisajístico, sino por su potencial aprovechamiento de manera sustentable a través del ecoturismo.

- Divulgar la información aquí generada entre los habitantes de Tequila, para fomentar un sentimiento de propiedad y con base en ello motivarlos a conservar sus recursos.

## Literatura citada

- Anderson, M. J., Gorley, N. R. y Clarke, K. R. (2008). PERMANOVA + for PRIMER: Guide to software and Statistical Methods. Plymouth, United Kingdom: PRIMER-E.
- Anónimo. (2002). Plan de desarrollo urbano del centro de población de Tequila. Recuperado el 18 de junio, 2017 de: <https://transparencia.info.jalisco.gob.mx/sites/default/files/PDUCP.pdf>
- AOS (s.a.). Checklist of North and Middle American Birds. Recuperado el 18 de junio, 2017 de: <http://checklist.aou.org/>
- Berlanga, H., Gómez de Silva, H., Vargas-Canales, V. M., Rodríguez-contreras, V., Sánchez-González, L. A., Ortega-Álvarez, R. y Calderón-Parra, R. (2015). Aves de México: lista actualizada de especies y nombres comunes. CONABIO. México, DF.
- Bojorges-Baños, J. C. (2004). Riqueza de aves de la región noreste de la sierra nevada, Estado de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20(3), 15–29.
- Bojorges-Baños, J. C. y López-Mata, L. (2005). Riqueza y diversidad de especies de aves en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 21, 1–20.
- Brinson, M. M. (1993). A hidrogeomorphic classification for wetlands. Washington, DC: US army corps of engineers.
- Caldecott, J. O., Jenkins, M. D., Johnson, T. H. y Groombridge, B. (1996). Priorities for conserving global species richness and endemism. *Biodiversity and Conservation*, 5, 699–727.
- Carlos-Gómez, J. A. (2014). Guía de aves del área natural protegida Piedras Bola y sus alrededores, Jalisco, México. Tesis licenciatura. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal.
- Chávez-León, G. (2007). Riqueza de aves del Parque Nacional Barranca del Cupatitzio, Michoacán, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 23(2), 11–29.
- Clarke, K. R., y Gorley, R. N. (2006). PRIMER v6. User manual/ tutorial. Plymouth, United Kingdom: PRIMER-E.

- Escalante, T., Rodríguez, G., Gámez, N., León-Paniagua, L., Barrera, O. y Sánchez-Cordero, V. (2007). Biogeografía y conservación de los mamíferos. En I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinoza (Eds.), *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana* (pp. 485-502). México, DF: UNAM.
- Escobar-Ibáñez, J. F. (2011). Distribución altitudinal de la avifauna del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Quila, Jalisco, México. Tesis licenciatura. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal.
- Fava, G. A. y Acosta, J. C. (2016). Abundancia y diversidad de aves en ambientes con diferente grado de perturbación en el monte de Argentina. *Ornitología Neotropical*, 27, 307–316.
- Fierros-López, H. E. (1997). Macrofauna (Insecta) asociada con la hojarasca del Volcán de Tequila (época seca). *Dugesiana*, 4, 11–23.
- Gámez, N., Escalante, T., Rodríguez, G., Linaje, M. y Morrone, J. (2012). Caracterización biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana y análisis de los patrones de distribución de su mastofauna. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 258–272.
- Gill, F. y Donsker, D. (2019). IOC World Bird List (v 9.1). Recuperado el 10 febrero, 2019 de: <https://www.worldbirdnames.org/>
- Gómez-Tuena, A., Orozco-Esquivel, M. y Ferrari, L. (2005). Petrogénesis ígnea de la Faja Volcánica Transmexicana. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 57, 227-283.
- Herzog, S. K., Kessler, M. y Bach, K. (2005). The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and high-elevation plateau. *Ecography*, 28, 209–222.
- Howell, S. y Webb, S. (1995). *A guide to the birds of México and Northern Central America*. New York: Oxford University Press Inc.
- Huerta, F., Briones, J., Neri, C., Muñoz, A. y Rosas, V. (2014). Relaciones entre comunidades arbóreas, suelo y el gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco. *Revista Mexicana de ciencias forestales*, 5, 202–215.

- Jaime-Escalante, N. G., Figueroa-Esquivel, E. M., Villaseñor-Gómez, J. F., Jacobo-Sapien, E. A. y Puebla-Olivares, F. (2016). Distribución altitudinal de la riqueza y composición de ensamblajes de aves en una zona montañosa al sur de Nayarit, México. *Revista de Biología Tropical*, 64, 1537–1551.
- Loaiza, C. (2017). Dinámica temporal y espacial de una comunidad de aves en un gradiente altitudinal de la Cordillera Volcánica Central de Costa Rica, vertiente Caribe. *Caldacia*, 39, 310–325.
- López-Gómez, A. M. y Williams-Linera, G. (2006). Evaluación de métodos no paramétricos para la estimación de riqueza de especies de plantas leñosas en cafetales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78, 7–15.
- Martínez, O. y Rechberger, J. (2007). Características de la avifauna en un gradiente altitudinal de un bosque nublado andino en La Paz, Bolivia. *Revista Peruana de Biología*, 14, 225–236.
- McCain, C. M. y Grytnes, J. A. (2010). Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life sciences*, doi: 10.1002/9780470015902.a0022548.
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza, España: M&T.
- Morrone, J. J. (2010). Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography*, 33, 355–361.
- Navarro, A. G. y Benítez, H. (1993). Patrones de riqueza y endemismo de las aves. *Ciencias*, 7, 45–54.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Peterson, A. T., Berlanga-García, H. y Sánchez-González, L. A. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 476–485. doi: 10.7550/rmb.41882.
- Palomera-García, C., Santana, E., Contreras-Martínez, S. y Amparán, R. (2007). JALISCO. En Ortiz-Pulido, R., Navarro-Sigüenza, A., Gómez de Silva, H., Rojas-Soto, O. y Peterson, T.A. (Eds.), *Avifaunas Estatales de México* (pp. 1-48). Pachuca, Hidalgo, México: CIPAMEX.

- Peña-Joya, K. E., Téllez-López, J., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Quijas, S. y Cupul-Magaña, F. G. (2018). Diversidad taxonómica de lagartijas (Squamata:Lacertilia) Asociada a cuatro tipos de vegetación de la Sierra el Cuale, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 34, 1–12.
- Peterson R. T. y Chalif, E. L. (1994). *Aves de México*. México, D.F.: Diana.
- PROFEPA. (2010). NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Recuperado el 15 junio, 2017 de: [http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM\\_059\\_SEMARNAT\\_2010.pdf](http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf)
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F. y Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.
- Reyna-Bustos, O. F. (2010). *Aves del bosque La Primavera. Guía ilustrada*. Bosque La Primavera.
- Reynoso-Dueñas J. (2010). Guía de excursión botánica al pueblo y Volcán de Tequila. En Ramírez-Delgadillo, R., Reynoso-Dueñas, J. J. y A. Rodríguez-Contreras (Eds.), *Guías de las excursiones botánicas en Jalisco*. XVIII Congreso Mexicano de Botánica (pp. 17-36). Guadalajara, Jal., México: Universidad de Guadalajara. Sociedad Botánica de México.
- Rodríguez-Alcántar, O., Figueroa-García, D. y Herrera-Fonseca, M. J. (2018). Catálogo de los hongos del Volcán de Tequila, Municipio de Tequila, Jalisco, México. *Polibotánica*, 45,15–33.
- Rodríguez-Contreras y Cházaro-Basañez, M. (1987). Guía de la excursión botánica al Volcán de Tequila. En S. Zamudio, F. Guevara y J. Pérez (Eds), *Guías de las excursiones botánicas en México VIII*. X Congreso Mexicano de Botánica (pp. 75-100). Guadalajara, México: Universidad de Guadalajara. Sociedad Botánica de México.

- SEMADET. (2017). Cuenca Alimentadora del Distrito Nacional de Riego 043, Nayarit. Recuperado el 5 de noviembre, 2018 de: <https://semadet.jalisco.gob.mx/medio-ambiente/biodiversidad/areas-naturales-protegidas/142>
- Sibley, D. A. (2000). *The Sibley guide to birds*. New York, U.S.A.: Alfred A. Knopf, Inc.
- Sibley, D., Elphick, C. D. y John, B. (2001). *The Sibley guide to bird life & behavior*. National Audubon Society.
- Suarez-Mota, M. E., Téllez-Valdés, O., Lira-Saade, R. y Villaseñor, J. L. (2013). Una regionalización de la Faja Volcánica Transemexicana con base en su riqueza florística. *Botanical Sciences*, 91, 93–105.
- Ugalde-Lezama, S., Alcántara-Carbajal, J. L., Valdez-Hernández, J. I., Ramírez-Valverde, G., Velázquez-Mendoza, J. y Tarángo-Arámbula, L. A. (2010). Riqueza, abundancia y diversidad de aves en un bosque templado con diferentes condiciones de perturbación. *Agrociencia*, 44, 159–169.
- UICN. (2019). Lista roja de UICN. Recuperado el 20 enero, 2019 de: <https://www.iucn.org/es/regiones/am%C3%A9rica-del-sur/nuestro-trabajo/pol%C3%ADticas-de-biodiversidad/lista-roja-de-uicn>
- Walther, B. A. y Moore, J. L. (2005). The concepts of bias, precisión and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literatura review of estimator performance. *Ecography*, 28, 815–829.

## Anexos

Anexo 1. Listado de especies registradas en el Volcán de Tequila, con atributos y vegetaciones donde se registraron. Estacionalidad: R=residente, Mi=migratoria de invierno, Mv=migratoria de verano. Origen: A=neártico, T=tropical, Mx=endémico, Ce=cuasiendémico, Se=semiendémico, E=amplia distribución, Ex=exótica. NOM-059: A=amenazada, Pr=sujeta a protección especial. UICN: LC=preocupación menor, NT=casi amenazada. Vegetación donde se registró la especie: JUN=*Juniperus*, BEC=encino caducifolio, BEPI=encino-pino, BEPE=encino perenne.

ORDEN	Familia	Nombre común	Nombre científico	Estacionalidad	Origen	NOM-059	UICN	Vegetación			
								JUN	BEC	BEPI	BEPE
<b>PELECANIFORMES</b>											
<b>Ardeidae</b>											
		Garza ganadera	<i>Bubulcus ibis</i>	R	E		LC	X			
<b>ACCIPITRIFORMES</b>											
<b>Cathartidae</b>											
		Zopilote aura	<i>Cathartes aura</i>	R	E		LC	X	X	X	X
		Zopilote común	<i>Coragyps atratus</i>	R	E		LC	X	X		
<b>Accipitridae</b>											
		Gavilán de Cooper	<i>Accipiter cooperi</i>	Mi	A	Pr	LC	X			
		Gavilán pecho canela	<i>Accipiter striatus</i>	R	A	Pr	LC			X	
		Aguila real	<i>Aquila chrysaetos</i>	R	A	A	LC				X
		Aguililla aura	<i>Buteo albonotatus</i>	R	T	Pr	LC	X			
		Aguililla cola corta	<i>Buteo brachyurus</i>	R	T		LC		X		
		Aguililla cola roja	<i>Buteo jamaicensis</i>	R	A		LC	X		X	X
		Aguililla alas anchas	<i>Buteo platypterus</i>	Mi	A	Pr	LC	X			

Aguililla cola blanca									
<i>Geranoaetus albicaudatus</i>	R	T	Pr	LC	X				
<b>COLUMBIFORMES</b>									
<b>Columbidae</b>									
Tortolita cola larga									
<i>Columbina inca</i>	R	T		LC	X	X			
Tortolita pico rojo									
<i>Columbina passerina</i>	R	T		LC				X	
Paloma encinera									
<i>Patagioenas fasciata</i>	R	E		LC	X	X	X	X	
Paloma de collar turca									
<i>Streptopelia decaocto</i>	R	Ex		LC	X				
Paloma alas blancas									
<i>Zenaida asiatica</i>	R	T		LC	X	X			
Huilota común									
<i>Zenaida macroura</i>	R	E		LC	X	X	X		
<b>CUCULIFORMES</b>									
<b>Cuculidae</b>									
Garrapatero pijuy									
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	R	T		LC	X				
Correcaminos norteño									
<i>Geococcyx californianus</i>	R	A		LC	X				
Correcaminos tropical									
<i>Geococcyx velox</i>	R	T		LC	X				
Cuclillo canelo									
<i>Piaya cayana</i>	R	T		LC	X				
<b>STRIGIFORMES</b>									
<b>Strigidae</b>									
Tecolote ojos oscuros									
<i>Psiloscops flammeolus</i>	R	Se		LC					X
<b>CAPRIMULGIFORMES</b>									
<b>Caprimulgidae</b>									
Tapacaminos tucuchillo									
<i>Antrostomus ridgwayi</i>	R	T		LC					X
<b>APODIFORMES</b>									
<b>Trochilidae</b>									
Colibrí berilo									
<i>Amazilia beryllina</i>	R	A		LC	X	X	X	X	

Colibrí corona violeta <i>Amazilia violiceps</i>	R	Se		LC	X	X		
Colibrí barba negra <i>Archilochus alexandri</i>	Mi	Se		LC				X
Colibrí pico ancho <i>Cynanthus latirostris</i>	R	Se		LC	X	X	X	X
Colibrí magnífico <i>Eugenes fulgens</i>	R	A		LC	X	X	X	X
Colibrí picudo occidental <i>Helimaster constantii</i>	R	T		LC		X		
Zafiro orejas blancas <i>Hylocharis leucotis</i>	R	A		LC	X	X	X	X
Colibrí garganta azul <i>Lampornis clemenciae</i>	R	Se		LC		X		X
Zumbador cola ancha <i>Selasphorus platycercus</i>	R	Se		LC				X
Zumbador canelo <i>Selasphorus rufus</i>	Mi	A		LC		X	X	X
Zumbador de Allen <i>Selasphorus sasin</i>	Mi	Se		LC		X	X	X
Colibrí cola pinta <i>Tilmatura dupontii</i>	R	T	A	LC			X	
<b>TROGONIFORMES</b>								
<b>Trogonidae</b>								
Coa elegante <i>Trogon elegans</i>	R	T		LC			X	X
Coa mexicana <i>Trogon mexicanus</i>	R	A		LC		X	X	X
<b>CORACIFORMES</b>								
<b>Momotidae</b>								
Momoto corona canela <i>Momotus mexicanus</i>	R	Ce		LC	X			
<b>PICIFORMES</b>								
<b>Picidae</b>								
Carpintero de pechera común <i>Colaptes auratus</i>	R	A		LC				X
Carpintero bellotero <i>Melanerpes formicivorus</i>	R	A		LC		X	X	X

Carpintero de Arizona								
<i>Picoides arizonae</i>	R	Ce		LC			X	X
Carpintero mexicano								
<i>Picoides scalaris</i>	R	A		LC	X	X		X
Carpintero moteado								
<i>Sphyrapicus varius</i>	Mi	A		LC	X	X	X	X
<b>FALCONIFORMES</b>								
<b>Falconidae</b>								
Halcón esmerejón								
<i>Falco columbarius</i>	Mi	A		LC	X			
Halcón peregrino								
<i>Falco peregrinus</i>	Mi	E	Pr	LC			X	
Cernícalo americano								
<i>Falco sparverius</i>	R	E		LC	X	X		
<b>PASSERIFORMES</b>								
<b>Furnariidae</b>								
Trepatroncos mexicano								
<i>Lepidocolaptes leucogaster</i>	R	Mx		LC	X	X	X	X
Trepatroncos bigotudo								
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	R	T		LC		X	X	
<b>Tyrannidae</b>								
Mosquero atila								
<i>Attila spadiceus</i>	R	T		LC	X	X	X	
Papamoscas José María								
<i>Contopus pertinax</i>	R	A		LC	X	X	X	X
Papamoscas del Oeste								
<i>Contopus sordidulus</i>	Mv	A		LC	X			X
Papamoscas pecho canela								
<i>Empidonax fulvifrons</i>	R	A		LC	X	X	X	
Papamoscas de Hammond								
<i>Empidonax hammondii</i>	Mi	A		LC		X	X	
Papamoscas chico								
<i>Empidonax minimus</i>	Mi	A		LC	X	X		
Papamoscas matorralero								
<i>Empidonax oberholseri</i>	Mi	Se		LC	X	X	X	
Papamoscas amarillo barranqueño								
<i>Empidonax occidentalis</i>	R	Se		LC	X	X	X	X

Papamoscas saucero								
<i>Empidonax traillii</i>	Mi	A	LC				X	X
Papamoscas bajacolita								
<i>Empidonax wrightii</i>	Mi	Se	LC	X	X			
Papamoscas copetón								
<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	R	T	LC	X	X	X	X	X
Papamoscas cenizo								
<i>Myiarchus cinerascens</i>	Mi	A	LC		X			
Papamoscas huí								
<i>Myiarchus nuttingi</i>	R	T	LC	X	X			
Papamoscas triste								
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	R	T	LC	X	X	X		
Papamoscas gritón								
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	R	T	LC	X	X	X	X	X
Papamoscas rayado común								
<i>Myiodynastes luteiventris</i>	Mv	T	LC		X	X		
Luis Bienteveo								
<i>Pitangus sulphuratus</i>	R	T	LC	X				
Papamoscas cardenalito								
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	R	T	LC		X			
Papamoscas negro								
<i>Sayornis nigricans</i>	R	E	LC	X				
Tirano pico grueso								
<i>Tyrannus crassirostris</i>	R	Se	LC	X				
Tirano pirií								
<i>Tyrannus melancholicus</i>	R	T	LC		X			
Tirano chibiú								
<i>Tyrannus vociferans</i>	R	Se	LC	X	X			
<b>Tityridae</b>								
Cabezón degollado								
<i>Pachyramphus aglaiae</i>	R	E	LC	X				
Cabezón mexicano								
<i>Pachyramphus major</i>	R	A	LC	X				
<b>Laniidae</b>								
Verdugo americano								
<i>Lanius ludovicianus</i>	R	A	LC	X				
<b>Vireonidae</b>								

Vireo de Cassin								
<i>Vireo cassinii</i>	R	Se	LC	X	X	X		
Vireo gorjeador								
<i>Vireo gilvus</i>	R	A	LC	X		X		
Vireo reyezuelo								
<i>Vireo huttoni</i>	R	A	LC	X	X	X	X	
Vireo plumizo								
<i>Vireo plumbeus</i>	R	A	LC	X	X	X		
<b>Corvidae</b>								
Cuervo común								
<i>Corvus corax</i>	R	A	LC		X	X	X	
<b>Hirundinidae</b>								
Golondrina tijereta								
<i>Hirundo rustica</i>	R	E	LC	X				
Golondrina alas aserradas								
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	R	A	LC	X				
Golondrina verdemar								
<i>Tachycineta thalassina</i>	R	A	LC	X				
<b>Paridae</b>								
Carbonero embridado								
<i>Baeolophus wollweberi</i>	R	A	LC	X	X			
<b>Aegithalidae</b>								
Sastrecillo								
<i>Psaltriparus minimus</i>	R	A	LC	X	X		X	
<b>Sittidae</b>								
Bajapalos pecho blanco								
<i>Sitta carolinensis</i>	R	A	LC			X	X	
<b>Troglodytidae</b>								
Matraca serrana								
<i>Campylorhynchus gularis</i>	R	Mx	LC		X	X	X	
Saltapared barranqueño								
<i>Catherpes mexicanus</i>	R	A	LC	X	X	X		
Saltapared feliz								
<i>Pheugopedius felix</i>	R	Mx	LC	X		X		
Saltapared cola larga								
<i>Thryomanes bewickii</i>	R	A	LC	X		X	X	
Saltapared sinaloense								
<i>Thryophilus sinaloa</i>	R	Mx	LC	X	X	X	X	

Saltapared común								
<i>Troglodytes aedon</i>	R	A		LC	X	X	X	X
<b>Poliophtilidae</b>								
Perlita azulgris								
<i>Poliophtila caerulea</i>	R	E		LC	X	X	X	X
Perlita sinaloense								
<i>Poliophtila nigriceps</i>	R	Mx		LC	X			X
<b>Regulidae</b>								
Reyezuelo matraquita								
<i>Regulus calendula</i>	Mi	A		LC	X	X	X	X
<b>Turdidae</b>								
Zorzal pico naranja								
<i>Catharus aurantiirostris</i>	R	T		LC	X	X	X	X
Zorzal cola canela								
<i>Catharus guttatus</i>	Mi	A		LC	X	X	X	X
Zorzal mexicano								
<i>Catharus occidentalis</i>	R	Mx		LC				X
Zorzal de anteojos								
<i>Catharus ustulatus</i>	Mi	A		LC	X			X
Clarín jilguero								
<i>Myadestes occidentalis</i>	R	A	Pr	LC	X	X	X	X
Mirlo azteca								
<i>Ridgwayia pinicola</i>	R	Mx	Pr	LC				X
Azulejo garganta canela								
<i>Sialia sialis</i>	R	E		LC			X	
Mirlo garganta blanca								
<i>Turdus assimilis</i>	R	T		LC	X	X		X
Mirlo primavera								
<i>Turdus migratorius</i>	R	A		LC			X	X
Mirlo dorso canela								
<i>Turdus rufopalliatus</i>	R	Mx		LC		X	X	
<b>Mimidae</b>								
Mulato azul								
<i>Melanotis caerulescens</i>	R	Mx		LC	X	X	X	X
Centzontle norteño								
<i>Mimus polyglottos</i>	R	A		LC	X			X
Cuicacoche pico curvo								
<i>Toxostoma curvirostre</i>	R	A		LC	X			

Ptiliognatidae								
Capulnero gris								
	<i>Ptiliognys cinereus</i>	R	Ce	LC	X	X	X	X
<b>Peucedramidae</b>								
Ocotero enmascarado								
	<i>Peucedramus taeniatus</i>	R	A	LC	X		X	X
<b>Parulidae</b>								
Chipe cejas doradas								
	<i>Basileuterus belli</i>	R	A	LC			X	
Chipe gorra canela								
	<i>Basileuterus rufifrons</i>	R	Ce	LC	X	X	X	
Chipe corona negra								
	<i>Cardellina pusilla</i>	Mi	A	LC	X	X	X	X
Chipe rojo								
	<i>Cardellina rubra</i>	R	Mx	LC		X	X	X
Chipe cara roja								
	<i>Cardellina rubrifrons</i>	R	Se	LC			X	X
Chipe trepador								
	<i>Mniotilta varia</i>	Mi	A	LC	X	X	X	X
Pavito alas negras								
	<i>Myioborus miniatus</i>	R	T	LC		X	X	X
Pavito alas blancas								
	<i>Myioborus pictus</i>	R	A	LC	X	X	X	X
Chipe oliváceo								
	<i>Oreothlypis celata</i>	Mi	A	LC	X	X	X	X
Chipe cabeza gris								
	<i>Oreothlypis ruficapilla</i>	Mi	A	LC	X	X	X	X
Chipe cejas blancas								
	<i>Oreothlypis superciliosa</i>	R	A	LC			X	X
Chipe de Virginia								
	<i>Oreothlypis virginiae</i>	Mi	Se	LC	X			
Chipe rabadilla amarilla								
	<i>Setophaga coronata</i>	Mi	A	LC	X	X	X	X
Chipe cejas amarillas								
	<i>Setophaga graciae</i>	R	A	LC			X	X
Chipe negrogris								
	<i>Setophaga nigrescens</i>	Mi	Se	LC	X	X	X	X

Chipe cabeza amarilla								
<i>Setophaga occidentalis</i>	Mi	A		LC			X	X
Chipe amarillo								
<i>Setophaga petechia</i>	R	A		LC	X			
Pavito migratorio								
<i>Setophaga ruticilla</i>	Mi	A		LC				X
Chipe de Townsend								
<i>Setophaga townsendi</i>	Mi	A		LC	X	X	X	X
<b>Thraupidae</b>								
Semillero de collar								
<i>Sporophila torqueola</i>	R	T		LC	X			X
<b>Emberizidae</b>								
Zacatonero corona canela								
<i>Aimophila ruficeps</i>	R	A		LC	X	X		X
Rascador gorra canela								
<i>Atlapetes pileatus</i>	R	Mx		LC	X			X
Gorrión arlequín								
<i>Chondestes grammacus</i>	Mi	A		LC	X			
Gorrión de Lincoln								
<i>Melospiza lincolnii</i>	Mi	A		LC	X		X	X
Rascador viejita								
<i>Melospiza fusca</i>	R	A		LC	X			
Rascador nuca canela								
<i>Melospiza kieneri</i>	R	Mx		LC	X	X		
Zacatonero corona rayada								
<i>Peucaea ruficauda</i>	R	T		LC	X			
Rascador moteado								
<i>Pipilo maculatus</i>	R	A		LC		X	X	X
Rascador de collar								
<i>Pipilo ocai</i>	R	Mx		LC	X			X
Gorrión cejas blancas								
<i>Spizella passerina</i>	R	A		LC	X	X		X
<b>Cardinalidae</b>								
Colorín pecho canela								
<i>Passerina amoena</i>	Mi	Se		LC				X
Colorín sietecolores								
<i>Passerina ciris</i>	Mi	A	Pr	NT			X	

Colorín azul								
<i>Passerina cyanea</i>	Mi	A	LC	X	X			
Colorín morado								
<i>Passerina versicolor</i>	R	Se	LC	X				
Picogordo tigrillo								
<i>Pheucticus melanocephalus</i>	R	Se	LC	X	X	X	X	
Piranga encinera								
<i>Piranga flava</i>	R	T	LC	X	X	X	X	
Piranga capucha roja								
<i>Piranga ludoviciana</i>	Mi	A	LC	X				
Piranga roja								
<i>Piranga rubra</i>	Mi	A	LC		X			X
<b>Icteridae</b>								
Calandria cejas naranjas								
<i>Icterus bullockii</i>	R	Se	LC	X				X
Calandria dorso negro menor								
<i>Icterus cucullatus</i>	Mi	Se	LC	X	X			X
Calandria tunera								
<i>Icterus parisorum</i>	R	Se	LC			X		X
Calandria dorso rayado								
<i>Icterus pustulatus</i>	R	T	LC	X	X	X	X	
Calandria castaña								
<i>Icterus spurius</i>	R	A	LC					X
Tordo ojos rojos								
<i>Molothrus aeneus</i>	R	A	LC	X	X			
Tordo cabeza café								
<i>Molothrus ater</i>	R	A	LC	X				
Zanate mayor								
<i>Quiscalus mexicanus</i>	R	T	LC	X				
<b>Fringillidae</b>								
Eufonia gorra azul								
<i>Euphonia elegantissima</i>	R	T	LC		X			
Pinzón mexicano								
<i>Haemorhous mexicanus</i>	R	A	LC	X				
Jilguerito encapuchado								
<i>Spinus notatus</i>	R	A	LC				X	
Jilguerito dominico								

Anexo 2. Resumen de las diferentes categorías consideradas y comparativa entre tipos de vegetación. JUN=*Juniperus*, BEC=encino caducifolio, BEPI, encino-pino, BEPE=encino perenne.

<i>Residencia</i>	JUN	BEC	BEPI	BEPE	Total
Residente	84	62	59	62	121
Migratorias de invierno	23	19	18	20	34
migratorias de verano	1	1	1	1	2
<i>Origen</i>					
Endémico	8	7	7	7	13
Semiendémico	14	11	11	8	21
Cuasiendémico	3	2	3	3	4
Neártico	51	35	40	40	73
Tropical	21	20	20	13	33
Exótico	1	0	0	0	1
Amplia distribución	10	6	6	6	12
<i>NOM-059</i>					
Amenazada	0	0	1	1	2
Sujeta a protección especial	5	1	4	2	9
<i>UICN</i>					
Casi amenazada	0	0	1	0	1

Anexo 3. Resultado del análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) de los ensamblajes de aves entre tipos de vegetación y temporadas. ABEC= abundancia promedio de encino caducifolio, ABEPE= abundancia promedio de encino perenne, AJUN= abundancia promedio de *Juniperus*, ABEPI= abundancia promedio de encino-pino, A mig= abundancia promedio migratoria, A No mig= abundancia promedio no migratoria, %C= porcentaje de contribución a la disimilitud promedio, %CA= porcentaje acumulado de contribución a la disimilitud promedio.

Especie	ABEC	ABEPE	%C	%CA	Especie	ABEC	AJUN	%C	%CA	Especie	ABEPE	AJUN	%C	%CA
BEPE vs BEPE	Dis. promedio= 96.6				BEC vs JUN	Dis. promedio= 95.94				BEPE vs JUN	Dis. promedio= 98.24			
Melanerpes formicivorus	0.08	0.41	9.30	9.30	Thryophilus sinaloa	0.23	0.26	9.24	9.24	Melanerpes formicivorus	0.41	0.00	7.45	7.45
Hylocharis leucotis	0.09	0.28	6.62	15.92	Cathartes aura	0.11	0.11	5.38	14.62	Thryophilus sinaloa	0.10	0.26	4.85	12.29
Pipilo maculatus	0.01	0.28	5.65	21.57	Polioptila caerulea	0.08	0.23	5.19	19.81	Pipilo maculatus	0.28	0.00	4.77	17.06
Myadestes occidentalis	0.12	0.23	5.28	26.85	Myadestes occidentalis	0.12	0.08	4.30	24.12	Setophaga coronata	0.34	0.04	4.69	21.75
Setophaga coronata	0.05	0.34	5.26	32.11	Columbina inca	0.03	0.16	4.29	28.41	Hylocharis leucotis	0.28	0.01	4.69	26.44
Thryophilus sinaloa	0.23	0.10	5.18	37.29	Peuceaea ruficauda	0.00	0.23	3.96	32.37	Myadestes occidentalis	0.23	0.08	4.38	30.82
Patagioenas fasciata	0.02	0.26	4.53	41.82	Psaltriparus minimus	0.01	0.16	3.57	35.94	Patagioenas fasciata	0.26	0.00	3.79	34.61
Piranga flava	0.07	0.18	3.98	45.79	Piranga flava	0.07	0.09	3.38	39.32	Piranga flava	0.18	0.09	3.63	38.24
Lepidocolaptes leucogaster	0.04	0.19	3.88	49.67	Setophaga nigrescens	0.09	0.08	3.06	42.38	Polioptila caerulea	0.02	0.23	3.22	41.46
Troglodytes aedon	0.01	0.12	3.19	52.86	Attila spadiceus	0.10	0.03	2.97	45.36	Lepidocolaptes leucogaster	0.19	0.00	2.96	44.42
Especie	ABEC	ABEPI	%C	%CA	Especie	ABEPE	ABEPI	%C	%CA	Especie	AJUN	ABEPI	%C	%CA
BEPE vs BEPE	Dis. promedio= 96.18				BEPE vs BEPE	Dis. promedio= 92.29				JUN vs BEPE	Dis. promedio= 98.17			
Hylocharis leucotis	0.09	0.34	9.38	9.38	Melanerpes formicivorus	0.41	0.24	9.77	9.77	Hylocharis leucotis	0.01	0.34	6.90	6.90
Thryophilus sinaloa	0.23	0.07	6.72	16.10	Hylocharis leucotis	0.28	0.34	9.07	18.84	Thryophilus sinaloa	0.26	0.07	6.16	13.06
Melanerpes formicivorus	0.08	0.24	6.54	22.64	Lepidocolaptes leucogaster	0.19	0.22	6.04	24.87	Piranga flava	0.09	0.19	5.15	18.21
Myadestes occidentalis	0.12	0.18	5.91	28.55	Myadestes occidentalis	0.23	0.18	5.69	30.56	Myadestes occidentalis	0.08	0.18	4.68	22.89
Lepidocolaptes leucogaster	0.04	0.22	5.89	34.44	Pipilo maculatus	0.28	0.04	5.66	36.22	Melanerpes formicivorus	0.00	0.24	4.49	27.38
Piranga flava	0.07	0.19	5.83	40.27	Piranga flava	0.18	0.19	5.56	41.78	Lepidocolaptes leucogaster	0.00	0.22	4.44	31.83
Contopus pertinax	0.07	0.13	4.26	44.53	Setophaga coronata	0.34	0.06	5.18	46.96	Polioptila caerulea	0.23	0.01	3.68	35.50
Attila spadiceus	0.10	0.07	3.79	48.31	Patagioenas fasciata	0.26	0.09	5.06	52.01	Peuceaea ruficauda	0.23	0.00	3.41	38.91
Cathartes aura	0.11	0.03	3.40	51.71	Troglodytes aedon	0.12	0.08	4.09	56.10	Contopus pertinax	0.06	0.13	3.28	42.20
Myioborus pictus	0.08	0.08	2.64	54.35	Setophaga townsendi	0.12	0.08	3.00	59.10	Columbina inca	0.16	0.00	3.10	45.29
Especie	A Mig	A No mig	%C	%CA	Especie	A Mig	A No mig	%C	%CA	Especie	A Mig	A No mig	%C	%CA
Migratoria vs No migratoria	Dis. promedio= 94.14				Migratoria vs No migratoria	Dis. promedio= 94.14				Migratoria vs No migratoria	Dis. promedio= 94.14			
Thryophilus sinaloa	0.10	0.26	7.35	7.35	Thryophilus sinaloa	0.10	0.26	7.35	7.35	Thryophilus sinaloa	0.10	0.26	7.35	7.35
Hylocharis leucotis	0.17	0.19	6.24	13.59	Hylocharis leucotis	0.17	0.19	6.24	13.59	Hylocharis leucotis	0.17	0.19	6.24	13.59
Melanerpes formicivorus	0.21	0.14	5.68	19.27	Melanerpes formicivorus	0.21	0.14	5.68	19.27	Melanerpes formicivorus	0.21	0.14	5.68	19.27
Myadestes occidentalis	0.14	0.17	5.35	24.62	Myadestes occidentalis	0.14	0.17	5.35	24.62	Myadestes occidentalis	0.14	0.17	5.35	24.62
Piranga flava	0.15	0.11	4.65	29.27	Piranga flava	0.15	0.11	4.65	29.27	Piranga flava	0.15	0.11	4.65	29.27
Lepidocolaptes leucogaster	0.11	0.13	4.09	33.36	Lepidocolaptes leucogaster	0.11	0.13	4.09	33.36	Lepidocolaptes leucogaster	0.11	0.13	4.09	33.36
Setophaga coronata	0.22	0.00	3.05	36.42	Setophaga coronata	0.22	0.00	3.05	36.42	Setophaga coronata	0.22	0.00	3.05	36.42
Cathartes aura	0.09	0.04	2.99	39.40	Cathartes aura	0.09	0.04	2.99	39.40	Cathartes aura	0.09	0.04	2.99	39.40
Patagioenas fasciata	0.09	0.10	2.69	42.09	Patagioenas fasciata	0.09	0.10	2.69	42.09	Patagioenas fasciata	0.09	0.10	2.69	42.09
Contopus pertinax	0.08	0.06	2.64	44.73	Contopus pertinax	0.08	0.06	2.64	44.73	Contopus pertinax	0.08	0.06	2.64	44.73

## **Capítulo III**

# **Estructuración filogenética en los Passeriformes del Volcán de Tequila, Jalisco, México**

## **Introducción**

La estructura y composición de las comunidades resultan de procesos ecológicos y biogeográficos (Wiens, 2004). Debido a que estos procesos se encuentran relacionados entre sí, en años recientes se ha incorporado la dimensión temporal en la ecología evolutiva de comunidades. En ella se vinculan procesos locales a corto plazo (ecológicos) con procesos continentales y globales que ocurren a escalas de tiempo evolutivas (biogeográficos). Uno de sus objetivos es identificar los procesos que determinan la permanencia de las especies en una comunidad (Cavender-Bares et al., 2009). Estas especies a menudo representan una muestra no aleatoria, en términos filogenéticos o fenotípicos, de un acervo regional de especies. La presencia de estas especies en las comunidades puede estar mediada por características fenotípicas y de comportamiento (Kraft et al., 2007). A nivel local existen 2 mecanismos importantes que intervienen en el modelado de la comunidad: el filtrado de hábitat y la competencia interespecífica.

Las especies estrechamente relacionadas que coexisten en una comunidad y enfrentan las mismas condiciones ambientales, probablemente compartirán caracteres fenotípicos debido al filtrado ambiental. Este filtro incide en las especies y su tolerancia a las condiciones climáticas. Al mismo tiempo, es poco probable que especies ecológicamente idénticas coexistan. Eventualmente, éstas se diferenciarán ecológicamente o una de ellas desaparece. La competencia interespecífica genera exclusión competitiva (Cavender-Bares et al., 2004).

Un reto importante en la ecología de comunidades es entender cómo los caracteres de las especies influyen en el ensamblaje de la comunidad, y cómo estas características dependen de su propia labilidad evolutiva (Cavender-Bares et al., 2004). Cuando los caracteres se conservan filogenéticamente se espera que un filtro ambiental limite el rango de los valores de carácter, generando patrones de agrupamiento filogenético (especies más estrechamente relacionadas que lo esperado por el azar). En contraste, la exclusión competitiva limita la similitud ecológica de las especies coexistentes y genera dispersión filogenética (menos relacionadas que lo esperado por el azar) (Figura 1). Por el contrario, si los caracteres son el resultado de evolución convergente, las especies más distantemente relacionadas pueden coexistir en una comunidad como resultado de filtros ambientales actuando sobre rasgos convergentes. Esto generaría un patrón de dispersión

filogenética, que generalmente se obtendría como resultado de la competencia. A su vez, el desplazamiento de caracteres generado por la competencia permitiría la coexistencia de especies cercanas y generar patrones filogenéticos agrupados que generalmente se obtendrían por un filtro ambiental (Losos, 2008; Cavenders-Bares et al., 2009).

A nivel regional, la estructura de ensamblaje está determinada por la especiación, el conservadurismo de nicho y el desplazamiento de caracteres (Cardillo et al., 2008). Por lo tanto, el análisis de la estructura filogenética provee una visión evolutiva sobre los procesos ecológicos e históricos que han estructurado las comunidades (Webb, 2000).

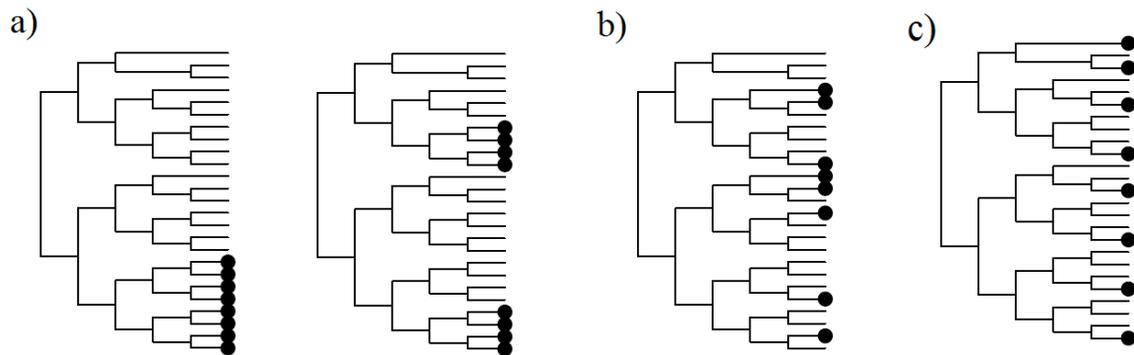


Figura 1. Estructura filogenética de comunidades mostrando patrones de agrupamiento (a), dispersión (b) y azar (c). Tomado y modificado de Kembel et al., (2010).

El orden Passeriformes es un grupo monofilético y el más diverso de aves con cerca de 6,000 especies (Edwards y Harshman, 2013; Raikow y Bledsoe, 2000). Presenta una distribución en todos los continentes, excepto Antártida. Su diversidad más alta se encuentra en los trópicos. Su peso varía desde unos cuantos gramos hasta 1.4 kg (Edwards y Harshman, 2013). Este clado se divide en 2 subórdenes principales, Oscines y Suboscines. Los primeros tienen un órgano vocal llamado siringe que les permite hacer vocalizaciones complejas. En contraste, los suboscines tienen órganos vocales menos complejos (Guallar et al., 2009). La variación en estructura, comportamiento, canto, plumaje y ecología ha generado un sinnúmero de estudios evolutivos que han permitido entender su filogenia y radiación adaptativa (Raikow y Bledsoe, 2000). En México se han

registrado 531 especies de passeriformes (Navarro-Sigüenza et al., 2014). Palomera-García et al. (2007) reportaron 271 especies de passeriformes en Jalisco.

## **Hipótesis**

1) Existe una relación positiva entre la elevación y el rigor climático, conocido como enfriamiento adiabático. Se espera que este filtro ambiental genere patrones de agrupamiento filogenético. Por ello, se predice que, en el Volcán de Tequila a lo largo del gradiente altitudinal: 1) los passeriformes presentarán agrupamiento filogenético hacia las partes más altas, debido a las restricciones impuestas por la elevación; 2) en las partes bajas mostrarán dispersión filogenética debido a la competencia.

2) Los passeriformes son el grupo más diverso de aves, con gran variación en estructura, comportamiento y ecología. Debido a esta variación se espera que la señal filogenética de sus caracteres sea baja. Se predice que, los passeriformes del Volcán de Tequila mostrarán una baja señal filogenética ( $k < 0.5$ ) en sus caracteres.

## **Objetivos**

### *Objetivo general*

Evaluar la importancia relativa de los factores ecológicos e históricos que moldearon la estructura filogenética de los Passeriformes en el Volcán de Tequila, Jalisco, México.

### *Objetivos particulares*

- Medir la señal filogenética de los caracteres morfológicos.
- Analizar la estructura filogenética y fenotípica de los ensamblajes por tipo de vegetación.
- Analizar la estructura filogenética y fenotípica de los ensamblajes por estacionalidad.
- Identificar los procesos responsables de la estructura del ensamblaje en el Volcán de Tequila.

## Métodos

### Área de estudio

El Volcán de Tequila se localiza en la porción central del estado de Jalisco, en las coordenadas 20°45' y 20°49' N y los 103°48' y 103°54' O (Figura 2). En su cara norte existe un camino que permite el acceso a lo largo de un gradiente elevacional de 1,140 a 2,920 m. Existen siete tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio (1,140-1,250 msnm), bosque de *Juniperus* (1,250-1,380 msnm), bosque de encino caducifolio (1,380-1,550 msnm), bosque de encino-pino (1,500-2,340 msnm), bosque de encino perenne (2,400-2,920 msnm), bosque mesófilo de montaña (2,000-2,450 msnm) y bosque de *Cupressus* (2,920 msnm) (Reynoso-Dueñas, 2010).

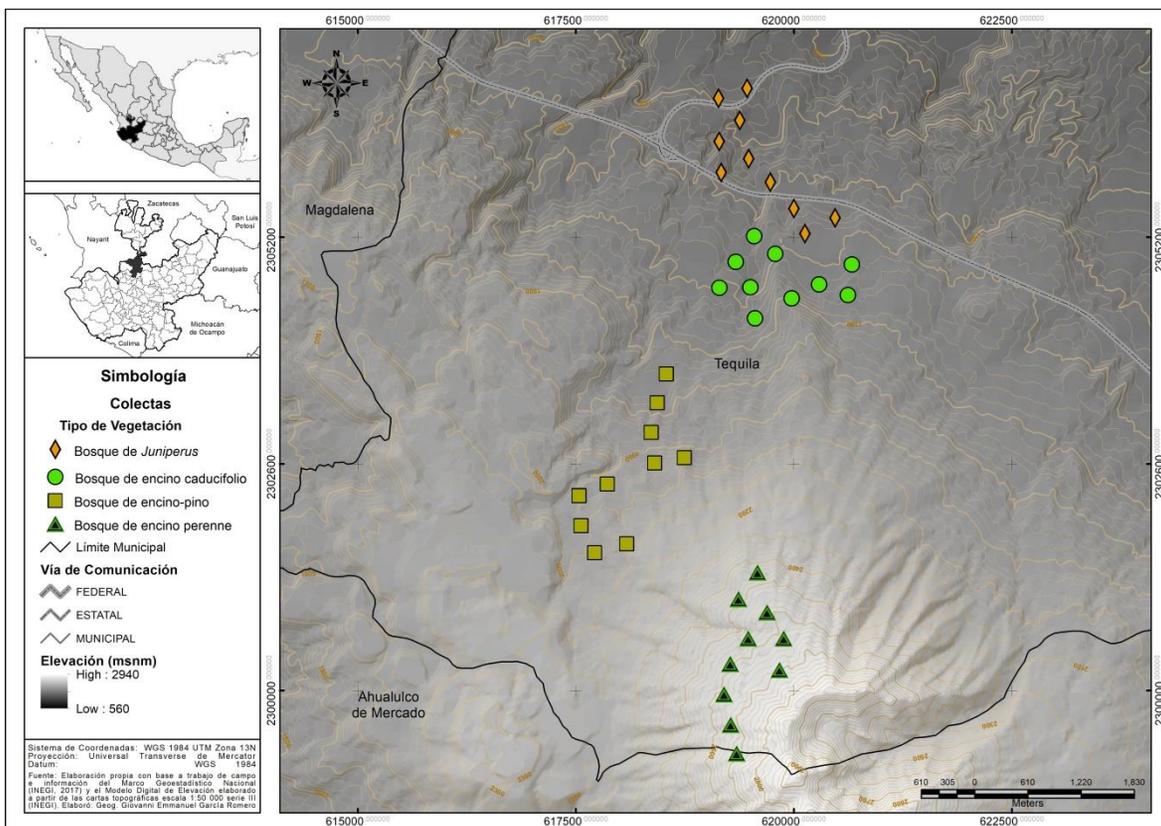


Figura 2. Ubicación del área de estudio y distribución de las unidades de muestreo.

### *Vegetación*

Con base en su extensión, se seleccionaron 4 tipos: bosque de *Juniperus*, bosque de encino caducifolio, bosque de pino-encino y bosque de encino perenne. El bosque tropical caducifolio no fue considerado debido al disturbio y solo se encuentran parches aislados entre cultivos y potreros. Por su parte, el bosque mesófilo de montaña fue descartado ya que se encuentra restringido a cañadas húmedas dentro del bosque de pino-encino. Por último, el bosque de *Cupressus* no se consideró por crecer únicamente en el macizo rocoso conocido como La Tetilla. A continuación se describen los tipos de vegetación seleccionados.

#### *Bosque de Juniperus (JUN)*

Se localiza de los 1,250 a los 1,380 msnm. Tiene una temperatura media anual de 21°C y una precipitación anual de 950 mm. Es un bosque siempre verde cuyos componentes tienen una altura entre los 2 y 6 m, dejando espacios amplios entre ellos. Los estratos arbustivo y herbáceo se encuentran bien desarrollados. La especie dominante es *Juniperus flaccida* var. *poblana* y se mezcla con elementos característicos de encinar y bosque tropical caducifolio que lo flanquean (Reynoso-Dueñas, 2010).

#### *Bosque de encino caducifolio (BEC)*

Es un encinar de transición entre el bosque tropical caducifolio y el bosque de encino-pino. Se distribuye de los 1,380 a los 1,550 msnm. Sus condiciones climáticas son más bien secas (precipitación anual 950mm). El estrato arbóreo está bien desarrollado y varía entre 6 y 12 m de alto. El estrato arbustivo es escaso y el estrato herbáceo lo constituyen diversas especies de las familias Asteraceae, Poaceae y Fabaceae. Los elementos dominantes son *Quercus magnoliifolia* y *Q. resinosa*. También son frecuentes *Quercus gentryi* y *Q. viminea*. Durante febrero y marzo los árboles tiran la hoja (Reynoso-Dueñas, 2010).

#### *Bosque de encino-pino (BEPI)*

Es una comunidad siempre verde, aunque los árboles del género *Quercus* tiran la hoja en un periodo corto de la época de estiaje. Se distribuye de los 1,500 a los 2,340 msnm. La altura del bosque varía entre 10 y 20 m. El estrato arbustivo es apenas perceptible y en ocasiones

solo hay árboles y vegetación herbácea. Las especies más notables son *Pinus devoniana*, *P. oocarpa*, *Arbutus tessellata*, *A. xalapensis*, *Quercus candicans*, *Q. castanea* y *Q. obtusata* (Reynoso-Dueñas, 2010).

#### *Bosque de encino perenne* (BEPE)

Es una comunidad siempre verde dominada por árboles con una altura que va de los 4 a los 20 m. Se ubica entre los 2,400 y los 2,700 msnm. A esa elevación la humedad relativa es más o menos constante. Sus principales componentes son *Quercus crassifolia*, *Q. laurina* y *Q. rugosa*. También son comunes *Prunus serotina*, *Arbutus tessellata*, *A. xalapensis* y *Clethra hartwegii* (Reynoso-Dueñas, 2010).

#### Trabajo de campo

Se realizaron muestreos mensuales de enero a diciembre del 2018. En cada muestreo se dedicó un día de trabajo en bosque de *Juniperus*, bosque de encino caducifolio, bosque de encino-pino y bosque de encino perenne. Para maximizar la detección de especies se utilizó un método mixto que incluyó puntos de conteo, transectos y redes de niebla (Ralph et al., 1996). En cada tipo de vegetación se establecieron 10 puntos de conteo con un radio de 25 m separados por transectos de 350 x 20 m. En cada punto de conteo se permaneció por diez minutos, registrando a todas las aves observadas y escuchadas. De igual manera, en los transectos se registraron las aves observadas y escuchadas durante el recorrido. Se utilizó un circuito de 10 redes de niebla que operaron 9 h a partir de las 7 am. Para todos los passeriformes se registró la especie, sexo y madurez. También se midieron la longitud del culmen expuesto, ancho y alto del pico, longitud de la cuerda alar, longitud del tarso, longitud del hálux y longitud de la cola. El culmen expuesto, el ancho y alto del pico se midieron a la altura de las narinas (Anexo 1). Después de tomar las medidas descritas, los individuos fueron liberados en el sitio de captura. Para la determinación de las especies se emplearon guías de campo (Howell y Webb, 1995; Peterson y Chalif, 1994; Sibley et al., 2001).

Para aquellas especies para las cuales no se tuvieron capturas, las medidas fueron tomadas de ejemplares depositados en la colección científica del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de

México (Anexo 2). Para eliminar la variación debida al sexo y a la edad, solo se midieron machos adultos. Siempre que fue posible se midieron 10 individuos de cada especie. Para estandarizar el error se utilizó el mismo equipo de medición y fueron medidos por la misma persona.

#### Análisis de datos

Se formularon 2 hipótesis filogenéticas. La primera incluyó a las especies registradas durante el trabajo de campo en el Volcán de Tequila. En la segunda hipótesis se consideró a las especies registradas en el Volcán de Tequila, el Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Quila (SQ) y la Formación Natural de Interés Municipal Piedras Bola (PB). Las filogenias se obtuvieron con base en la información disponible en el sitio web <http://birdtree.org/> basado en el trabajo de Jetz et al. (2012), que contiene la filogenia molecular más completa de las aves (Rubolini et al., 2015). Utilizando como base la hipótesis filogenética de Hackett et al. (2008), se obtuvieron 10,000 árboles de passeriformes para ambas hipótesis. Mesquite v3.6 generó los árboles de consenso de mayoría (Maddison y Maddison, 2018).

El paquete de cómputo Picante (Kembel et al., 2010) en R (R Development Core Team, 2018) evaluó la señal filogenética y la estructura filogenética. Para este estudio se utilizó el concepto de ensamblaje, definido como un grupo filogenéticamente relacionado dentro de una comunidad (Fauth et al., 1996). Para dar una correcta interpretación a los resultados de la estructura filogenética, se midió la señal filogenética de los 7 caracteres (Anexo 1). Para cada caracter se obtuvieron las medias y la matriz resultante recibió un pretratamiento con  $\log_{10}$ . La señal filogenética se midió utilizando el estadístico  $k$  de Blomberg (Blomberg et al., 2003), el cual se calcula como una función de dos razones de error cuadrático medio:

$$k = \left[ \frac{\text{MSE}_0}{\text{MSE}} \right]_{\text{observado}} / \left[ \frac{\text{MSE}_0}{\text{MSE}} \right]_{\text{esperado}}$$

El primer error cuadrático medio resulta de los datos observados. Por su parte, la segunda razón de error cuadrático medio es la esperada, dado el árbol filogenético y el movimiento browniano como modelo para el proceso evolutivo.  $k$  varía de 0 a infinito.

Si  $k = 0$  (la hipótesis nula), no hay señal filogenética en el carácter. En otras palabras, el carácter ha evolucionado independientemente de la filogenia y por lo tanto los parientes cercanos no son más similares en promedio que los parientes distantes.  $k = 1$  indica que hay una fuerte señal filogenética y el carácter ha evolucionado según el modelo de evolución. Por último, si  $k > 1$ , los parientes cercanos son más similares de lo esperado bajo un modelo de movimiento browniano (Blomberg et al., 2003).

La estructura filogenética se evaluó en 3 matrices distintas: 1) por tipo de vegetación; 2) por temporada; y 3) a nivel Volcán de Tequila. Para ello, se calcularon los Índices de Relación Neta (NRI) y del Taxón más Cercano (NTI). NRI mide la distancia filogenética media (MPD) entre todos los pares de especies posibles, por lo que captura la información filogenética global. A su vez, NTI mide la distancia media al taxón más cercano (MNTD), es decir, cada especie y su especie más cercana dentro de la filogenia, capturando la información filogenética más reciente (Kamilar et al., 2010; Lessard et al., 2009; Webb et al., 2002).

Para ambos índices, valores positivos y significativos indican que especies más estrechamente relacionadas coexisten con mayor frecuencia que lo esperado por el azar (agrupamiento filogenético). Por el contrario, valores negativos y significativos muestran una mayor coexistencia de especies menos relacionadas que lo esperado por el azar (dispersión filogenética). Valores cercanos a 0 refieren a ensamblajes que se han formado por azar. Los índices también fueron calculados para los caracteres, lo que permitió conocer si la estructuración filogenética corresponde a una dispersa o agrupada. El paquete Picante (Kembel et al., 2010) calculó los índices  $SES_{MPD}$  (Standardized Effect Size of Mean Pairwise Distance) y  $SES_{MNTD}$  (Standardized Effect Size of Mean Nearest Taxon Distance) que son equivalentes a NRI y NTI respectivamente de acuerdo a la siguiente relación:

$$NRI = -1 \left( (MPD_{obs} - MPD_{null}) / sdMPD_{null} \right)$$

$$NTI = -1 \left( (MNTD_{obs} - MNTD_{null}) / sdMNTD_{null} \right)$$

Como modelo nulo, se utilizó el de intercambio independiente (*independent swap*) con 999 aleatorizaciones. Ambos índices se calcularon con matrices de presencia/ausencia. Los ensamblajes pueden diferir significativamente del azar y estar

filogenéticamente dispersos ( $p>0.95$ ) o filogenéticamente agrupados ( $p<0.05$ ) (Kembel et al., 2010).

## Resultados

En el Volcán de Tequila se registraron 112 especies de passeriformes agrupadas en 64 géneros y 23 familias (Anexo 3). El JUN registró 82 especies, BEC 63, BEPE 62 y BEPI 61. Se observaron 65 especies en la temporada no migratoria y 98 en la migratoria. El número de especies aumentó a 135 cuándo se incluyeron las especies de SQ y PB.

### Hipótesis filogenética

Los árboles filogenéticos reconstruidos contienen 112 y 135 especies, respectivamente (Figs. 3 y 4). La agrupación filogenética de los diferentes ensamblajes se encuentra en el anexo 4.

### Señal filogenética

El alto del pico mostro una fuerte señal filogenética con un valor  $k$  muy cercano a 1, indicando que el caracter ha sido conservado. Longitud del culmen expuesto, ancho del pico a la altura de las narinas, longitud de la cuerda alar y longitud de la cola mostraron señal filogenética moderada, ya que los valores  $k$  estuvieron entre 0.64 y 0.81. Longitud del tarso y longitud del hálux mostraron los valores más bajos de  $k$  y por lo tanto una baja señal filogenética (Tabla 1).

Tabla 1. Señal filogenética de los caracteres morfológicos de acuerdo al método de Blomberg et al. (2003). Abreviaturas:  $k$ = estadístico descriptivo,  $p$ = significancia estadística. Valores en negrita indican significancia ( $p<0.05$ ).

Caracter	$k$	$p$
Longitud del culmen expuesto (LCE)	0.811	<b>0.001</b>
Ancho del pico a la altura de las narinas (APN)	0.781	<b>0.001</b>
Alto del pico (AP)	0.921	<b>0.001</b>
Longitud del tarso (LT)	0.384	<b>0.001</b>
Longitud del hálux (LH)	0.456	<b>0.001</b>
Longitud de la cuerda alar (LCA)	0.793	<b>0.001</b>
Longitud de la cola (LC)	0.649	<b>0.001</b>

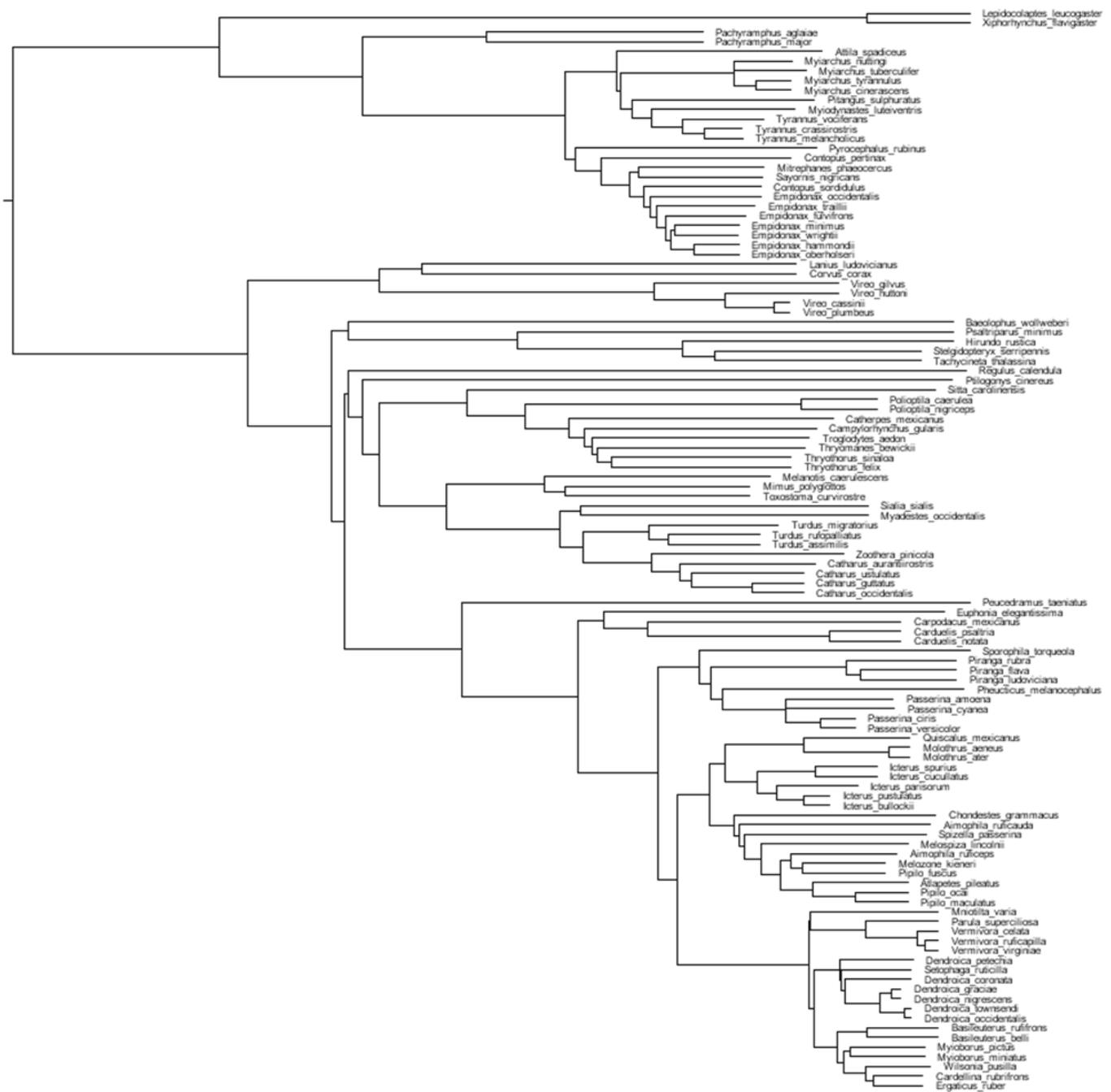


Figura 3. Hipótesis filogenética de las 112 especies de passeriformes del Volcán de Tequila.

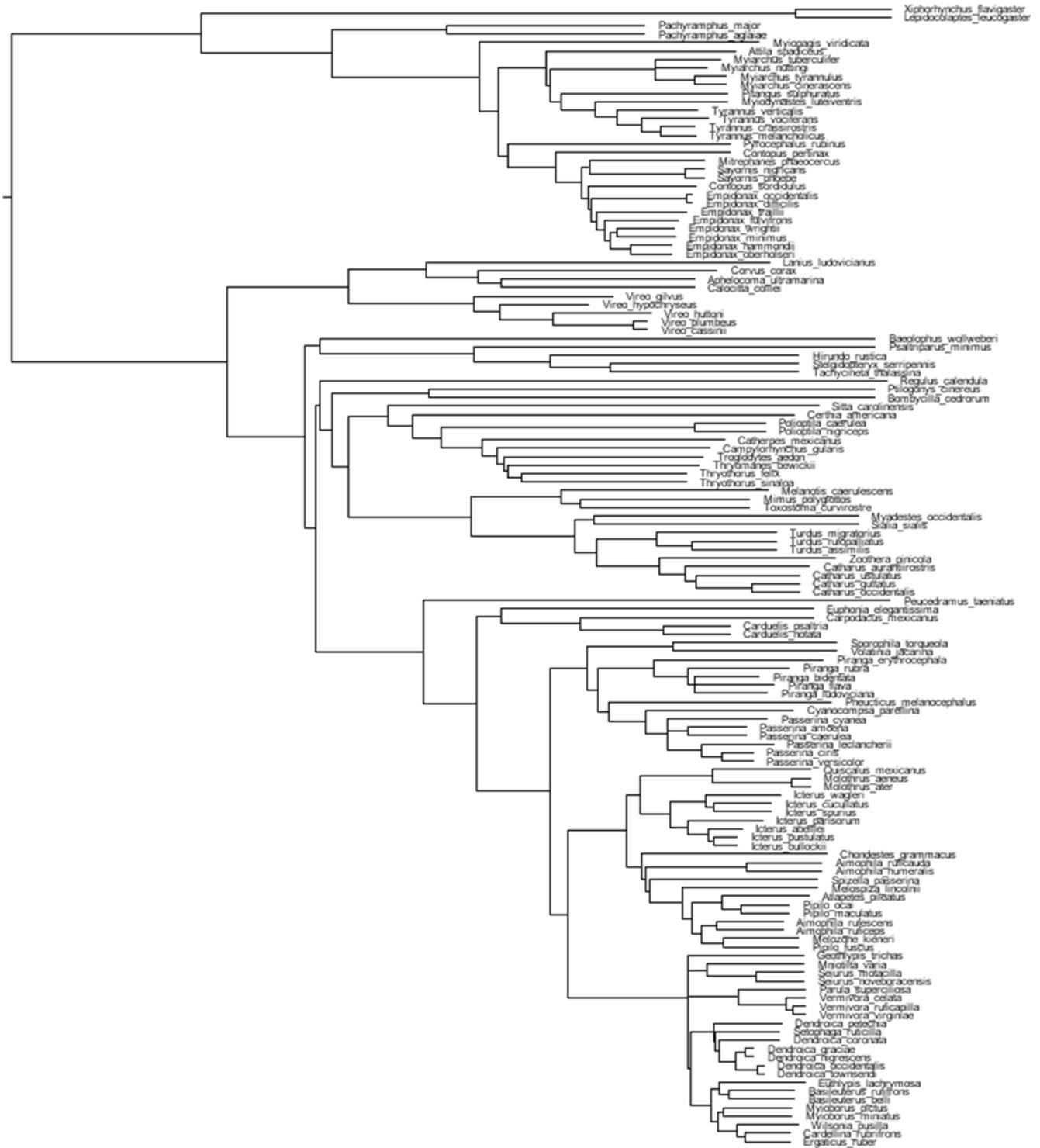


Figura 4. Hipótesis filogenética de las 135 especies de passeriformes presentes en el Volcán de Tequila, Piedras Bola y Sierra de Quila.

## Estructura filogenética de ensamblajes

### 1) Por tipo de vegetación

El análisis de la estructura filogenética mostró para JUN valores negativos muy similares para NRI (-0.970,  $p=0.843$ ) y NTI (-0.937,  $p=0.822$ ), por lo que tiende a encontrarse disperso, sugiriendo a la competencia como principal mecanismo de estructuración (Fig. 5, Tabla 2). En BEC, el NRI fue negativo significativo (-2.266,  $p=0.991$ ) indicando que la competencia es la que da forma a la comunidad, mientras el NTI fue positivo pero cercano a 0 no difiriendo del azar. Para BEPI los valores de NRI y NTI fueron cercanos a 0, indicando un patrón de estructura filogenética aleatorio. Los resultados para BEPE nos muestran un NRI positivo y significativo (5.119,  $p=0.001$ ) indicando que en la parte alta del volcán hay un agrupamiento filogenético, probablemente como resultado de un filtro ambiental. El NTI fue negativo cercano a 0 no difiriendo del azar. En cuanto a la estructuración fenotípica, tanto el NRI como el NTI para los 4 tipos de vegetación no fueron significativos y oscilaron cerca de 0, sugiriendo que los valores de caracter se encuentran distribuidos al azar en la filogenia (Fig. 6, Tabla 3).

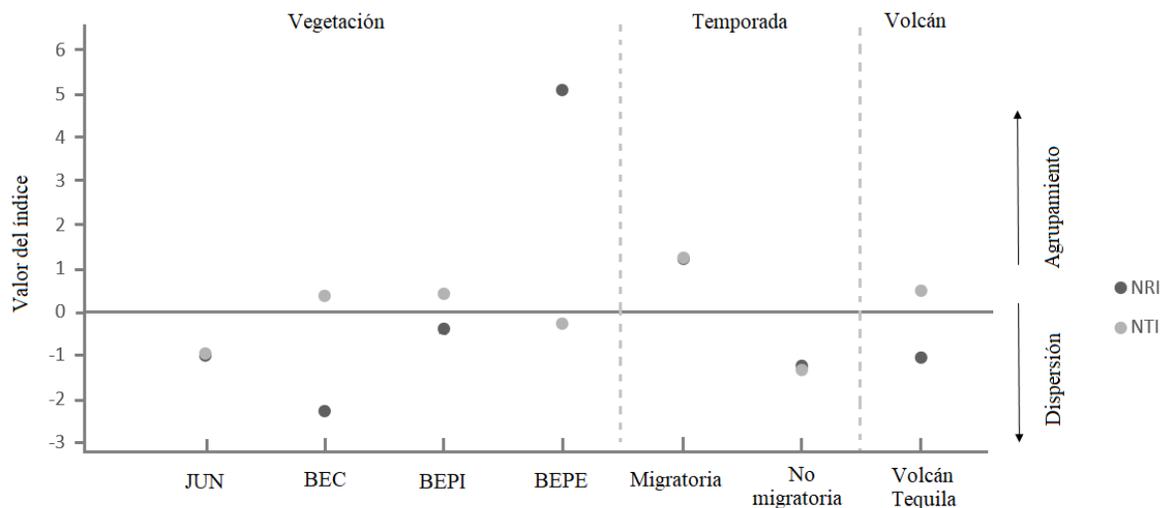


Figura 5. Índice de Relación Neta (NRI) e Índice del Taxón más Cercano (NTI) para los distintos ensamblajes. JUN=*Juniperus*, BEC=encino caducifolio, BEPI=encino-pino, BEPE=encino perenne.

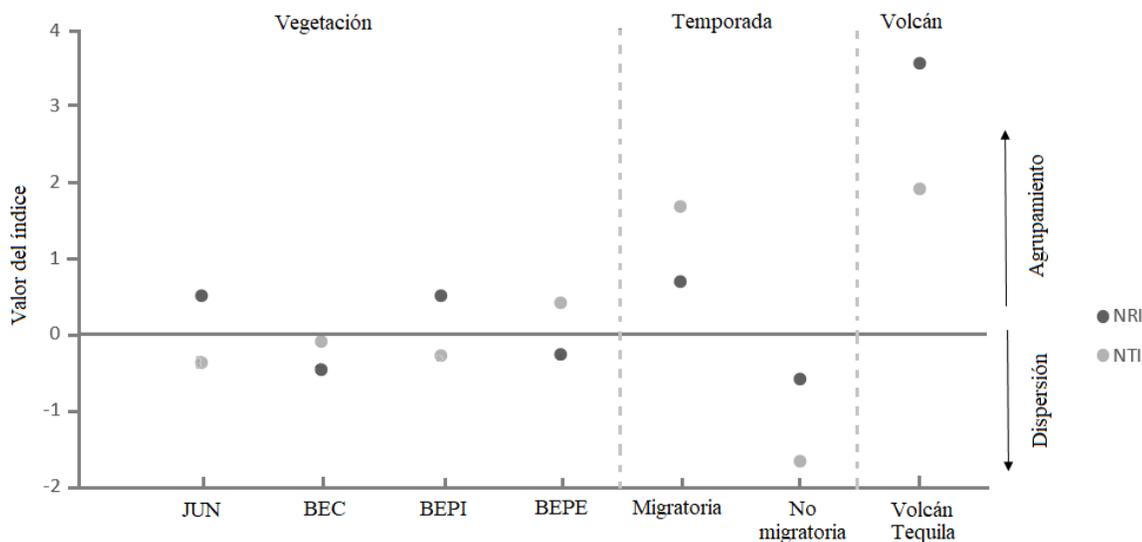


Figura 6. Índice de Relación Neta (NRI) e Índice del Taxón más Cercano (NTI) para los caracteres de los distintos ensamblajes. JUN=*Juniperus*, BEC=encino caducifolio, BEPI=encino-pino, BEPE=encino perenne.

### 2) Por temporada

Estos ensamblajes no fueron significativos pero muestran una tendencia (Fig. 5, Tabla 2). Así, en temporada no migratoria los valores de NRI y NTI fueron negativos y muy similares. En migratoria, de igual manera, los valores de ambos índices fueron muy similares pero positivos, es decir, durante la temporada no migratoria el ensamblaje tiende a la dispersión y en la migratoria tiende a agruparse filogenéticamente. En la temporada no migratoria, el NRI y el NTI para la estructura fenotípica son negativos, sugiriendo que se encuentran dispersos en la filogenia. Por otro lado, la migratoria presentó valores positivos para NRI y NTI sugiriendo que los valores de carácter se agrupan en la filogenia (Fig. 6, Tabla 3).

### 3) A nivel volcán

Para este ensamblaje los valores de los índices no fueron significativos, por lo que solo se puede hablar de tendencias. El NRI fue negativo (-1.011,  $p=0.838$ ), sugiriendo que el ensamblaje de paseriformes presenta dispersión filogenética, probablemente debido a la competencia (Figura 5, Tabla 2). El NTI no fue significativo (0.517,  $p=0.308$ ), lo que

sugiere que el ensamblaje no difiere del azar. En cuanto a la estructura fenotípica de los paseriformes, tanto el NRI como el NTI fueron positivos y significativos ( $p < 0.05$ ) indicando que los valores de los caracteres se encuentran agrupados en la filogenia (Fig. 6, Tabla 3).

Tabla 2. Estructura filogenética de los ensamblajes. Abreviaturas: MPD obs.= distancia filogenética media observada; Media MPD azar= distancia filogenética media al azar; s.d. MPD azar= desviación estándar de la distancia filogenética media al azar; Rango MPD obs.= rango de distancia filogenética media observada vs modelo nulo;  $SES_{MPD}$ = efecto estandarizado de la distancia filogenética media; NRI= índice de relación neta; p= significancia estadística de la distancia filogenética media observada; MNTD obs.= distancia media observada al taxón más cercano; Media MNTD azar= distancia media al azar al taxón más cercano; s.d. MNTD azar= desviación estándar de la distancia media al azar al taxón más cercano; Rango MNTD obs.= rango de distancia media al taxón más cercano observado vs modelo nulo;  $SES_{MNTD}$ = efecto estandarizado de la distancia media al taxón más cercano; NTI= índice del taxón más cercano; p= significancia estadística de la distancia media al taxón más cercano observada. Valores en negritas indican significancia estadística.

Ensamblaje	# taxa	MPD obs.	Media MPD azar	s.d. MPD azar	Rango MPD obs.	$SES_{MPD}$	NRI	P	Iteraciones
JUN	82	80.008	78.726	1.321	843	0.970	-0.970	0.843	999
BEC	63	83.122	78.978	1.829	991	2.266	-2.266	<b>0.991</b>	999
BEPI	61	79.601	78.902	1.867	650	0.374	-0.374	0.65	999
BEPE	62	69.319	78.994	1.890	1	-5.119	5.119	<b>0.001</b>	999
Migratoria	98	77.329	78.481	0.920	109	-1.252	1.252	0.109	999
No migratoria	65	80.563	78.739	1.511	891	1.207	-1.207	0.891	999
Volcán	112	76.245	75.103	1.129	838	1.011	-1.011	0.838	999
Ensamblaje	# taxa	MNTD obs.	Media MNTD azar	s.d. MNTD azar	Rango MNTD obs.	$SES_{MNTD}$	NTI	P	Iteraciones
JUN	82	20.696	19.845	0.909	822	0.937	-0.937	0.822	999
BEC	63	21.146	21.674	1.297	344	-0.407	0.407	0.344	999
BEPI	61	21.360	21.937	1.395	332	-0.414	0.414	0.332	999
BEPE	62	22.225	21.853	1.376	597	0.271	-0.271	0.597	999
Migratoria	98	18.456	19.106	0.517	112	-1.259	1.259	0.112	999
No migratoria	65	24.831	23.696	0.873	894	1.300	-1.300	0.894	999
Volcán	112	17.853	18.235	0.740	308	-0.517	0.517	0.308	999

Tabla 3. Estructura fenotípica para el índice NRI y NTI. Abreviaturas: MPD obs.= distancia filogenética media observada; Media MPD azar= distancia filogenética media al azar; s.d. MPD azar= desviación estándar de la distancia filogenética media al azar; Rango MPD obs.= rango de distancia filogenética media observada vs modelo nulo;  $SES_{MPD}$ = efecto estandarizado de la distancia filogenética media; NRI= índice de relación neta; p= significancia estadística de la distancia filogenética media observada. MNTD obs.= distancia media observada al taxón más cercano; Media MNTD azar= distancia media al azar al taxón más cercano; s.d. MNTD azar= desviación estándar de la distancia media al azar al taxón más cercano; Rango MNTD obs.= rango de distancia media al taxón más cercano observado vs modelo nulo;  $SES_{MNTD}$ = efecto estandarizado de la distancia media al taxón más cercano; NTI= índice del taxón más cercano; p= significancia estadística de la distancia media al taxón más cercano observada. Valores en negritas indican significancia estadística.

Ensamblaje	# taxa	MPD obs.	Media MPD	s.d. MPD	Rango MPD	$SES_{MPD}$	NRI	P	Iteraciones
			azar	azar	obs.				
JUN	82	3.203	3.252	0.096	271	-0.511	0.511	0.271	999
BEC	63	3.298	3.231	0.143	639	0.464	-0.464	0.639	999
BEPI	61	3.146	3.225	0.150	290	-0.524	0.524	0.29	999
BEPE	62	3.261	3.222	0.149	550	0.258	-0.258	0.55	999
Migratoria	98	3.265	3.301	0.051	242	-0.698	0.698	0.242	999
No migratoria	65	3.387	3.343	0.077	728	0.580	-0.58	0.728	999
Volcán	112	3.084	3.349	0.074	2	-3.582	3.582	<b>0.002</b>	999

Ensamblaje	# taxa	MNTD obs.	Media MNTD	s.d. MNTD	Rango MNTD	$SES_{MNTD}$	NTI	P	Iteraciones
			azar	azar	obs.				
JUN	82	0.998	0.985	0.035	636	0.372	-0.372	0.636	999
BEC	63	1.050	1.044	0.058	469	0.100	-0.100	0.469	999
BEPI	61	1.062	1.045	0.062	539	0.277	-0.277	0.539	999
BEPE	62	1.013	1.039	0.061	308	-0.427	0.427	0.308	999
Migratoria	98	0.921	0.950	0.017	57	-1.701	1.701	0.057	999
No migratoria	65	1.106	1.059	0.028	949	1.674	-1.674	0.949	999
Volcán	112	0.843	0.886	0.023	34	-1.918	1.918	<b>0.034</b>	999

## Discusión

La hipótesis del filtrado de hábitat como principal mecanismo de estructuración de los paseriformes se confirma en el presente estudio. Existen 3 patrones de estructura filogenética: agrupada, dispersa y aleatoria. Esto depende del grupo estudiado y del tamaño del área de estudio. El filtrado de hábitat se espera a escalas regionales, debido a la heterogeneidad ambiental que permite que especies con requerimientos ambientales similares se agrupen en los diferentes hábitats. Por el contrario, a escalas locales la homogeneidad del hábitat aumentaría la competencia interespecífica limitando la coexistencia de especies cercanas (Gómez et al., 2010). Sin embargo, los ambientes de

montaña presentan cambios importantes a una escala de 1 a 10 km en su topografía, clima y por lo tanto en el hábitat. Estos cambios a lo largo del gradiente tienen gran influencia en la distribución de la flora y fauna (McCain, 2009; McCain y Grytnes, 2010). El Volcán de Tequila cuenta con un gradiente elevacional de 1,140 a 2,920 m y dentro de él se encuentran 7 tipos de vegetación (Reynoso-Dueñas, 2010). En este contexto, es congruente que el filtrado de hábitat sea el mecanismo más probable de estructuración en la parte alta del volcán.

### Señal filogenética

Contrario a la hipótesis de que la señal filogenética de los caracteres sería baja, debido a la variación en estructura, ecología y comportamiento, la señal fue de moderada a alta. Este resultado resalta la tendencia de las especies cercanamente emparentadas a tener caracteres similares, debido a que comparten una historia evolutiva común. Sin embargo, no se puede hablar de conservadurismo de nicho filogenético, ya que la señal filogenética es evidencia necesaria, pero no suficiente, para probar su existencia (Losos, 2008). Wiens (2004) sugiere que la tendencia de los linajes es mantener su nicho ecológico ancestral. Sin embargo, durante la adaptación a condiciones ambientales variables, ciertos rasgos podrían ser lábiles y causar divergencias dentro de los linajes (Liu et al., 2015).

### Estructura filogenética

#### *1) Por tipo de vegetación*

De acuerdo a la estructura filogenética, los ensamblajes de JUN y BEC, que son la parte media-baja del volcán, se han formado principalmente por competencia. McArthur y McArthur (1961) sugirieron que la diversidad de aves es mayor donde la estructura vegetal del hábitat es más compleja. JUN es el tipo de vegetación con mayor disturbio, esto ofrece una variedad de hábitat y recursos que facilita el reclutamiento de diferentes especies. De esta manera, el resultado coincide con el número de familias que presenta esta vegetación, siendo el más alto, con 21. El NRI y NTI para la estructura fenotípica sugieren que se distribuyen aleatoriamente en la filogenia, indicando que hay una alta diversidad funcional en sus caracteres, lo que es consistente con la variedad de nichos que presenta este tipo de vegetación. Por el contrario, BEC es el tipo de vegetación más homogéneo, con una alta

dominancia de encinar compuesto por *Quercus magnolifolia* y *Q. resinosa*, que durante la época de estiaje queda completamente seco. Por ello se esperaba que tendiera a ser agrupado o que sus rasgos fueran agrupados en respuesta a los recursos que ofrece este tipo de vegetación en relación a su homogeneidad. A pesar de ello, el ensamblaje fue disperso, y el NRI y el NTI de los caracteres indicaron que los valores se distribuyen al azar. Esto puede ser explicado por el principio de similitud límite, el cual sugiere que las especies competidoras que coexisten deben exhibir un mayor rango en la distribución de sus rasgos (Weiher y Keddy, 1995). De esta manera logran una explotación más eficiente de los recursos disponibles. Este patrón de dispersión en las partes bajas del volcán (1200-1600 msnm) es congruente con lo encontrado en otros trabajos con aves en los que se evaluó la estructura filogenética a través de gradientes elevacionales. Por ejemplo, Graham et al. (2009) evaluaron la estructura en 189 ensambles de colibríes en Ecuador, encontrando que a baja elevación (0 - 2000 msnm) las comunidades se encuentran filogenéticamente dispersas. Por su parte, Libreros (2017) reportó que las comunidades de cinco familias (700-1500 msnm) de aves se encuentran dispersas o aleatorias. En otros grupos también ha sido identificado el patrón de dispersión a elevaciones similares. Por ejemplo, Machac et al. (2011) encontraron que las comunidades de hormigas a bajas elevaciones en las montañas Chiricahua, Smoky y Vorarlberg se encuentran dispersas. En BEPI la estructura filogenética fue cercana a 0, sugiriendo que probablemente el ensamblaje este estructurado al azar. Se ha dicho que la estructura filogenética de un ensamblaje puede ser aleatorio, y se atribuye a procesos estocásticos debido a un equilibrio en procesos como la extinción y la especiación (Hubbell, 2001). Sin embargo, estos procesos ocurren a una escala espacial y temporal mayor. A escala local se ha propuesto que un balance entre las interacciones de las especies, procesos de filtrado ambiental débiles y rasgos de las especies filogenéticamente aleatorios podrían ser la causa de una estructura aleatoria (Kembel y Hubbell, 2006). Por otro lado, existe un consenso en cuanto a qué procesos determinísticos y estocásticos coexisten y desempeñan un papel en la estructuración de ensamblajes, pero que su importancia relativa depende de las condiciones ambientales prevalecientes (Qian et al., 2014). En BEPE se encontró agrupamiento filogenético, lo que indica que las especies se encuentran más cercanamente emparentadas que lo esperado por el azar. Esto puede explicarse con la hipótesis del rigor climático o hipótesis de los límites fisiológicos (De la

Barra et al., 2016), la cual indica que la distribución de las especies está limitada por sus restricciones fisiológicas ante múltiples factores ambientales y son resultado de procesos evolutivos que han moldeado a los organismos (Maciel-Mata et al., 2015). De esta manera, en la parte alta del volcán existe un filtro que solo permite que aquellas especies con ciertas características adaptativas, relacionadas principalmente con la tolerancia a bajas temperaturas, se encuentren presentes. Este agrupamiento en altas elevaciones se ha reportado en otros trabajos. Ortiz (2013) evaluó la estructura de comunidades de anuros en los Andes colombianos encontrando que a bajas temperaturas las especies se agrupan. Por su parte, Parra et al. (2011) evaluaron comunidades de colibríes en Ecuador, encontrando agrupamiento filogenético a altas elevaciones (>2500 msnm). En plantas también se ha encontrado este patrón, por ejemplo, Qian et al. (2014) evaluaron comunidades de angiospermas en la montaña Changbai en China, encontrando agrupamiento filogenético a altas elevaciones (1,800 msnm).

## *2) Por temporada*

Aunque el análisis para estos ensamblajes no mostro valores significativos, en temporada no migratoria hay una tendencia a la dispersión filogenética, sugiriendo que la competencia podría ser uno de los mecanismos que estructura la comunidad. La ausencia de especies migratorias disminuye la competencia entre residentes, por lo que habría más recursos disponibles para ser explotados. Sin embargo, no se debe olvidar que hay otras especies que no son passeriformes, por lo que la competencia persiste. Esto coincide con los valores de NRI y NTI para la estructuración fenotípica de las especies residentes, los cuales se encuentran dispersos en la filogenia, indicando una alta diversidad funcional. A su vez, la hipótesis de complementariedad de nicho dice que una mayor variación en los valores de los caracteres funcionales de la comunidad corresponde a un mayor número de nichos distintos (López-Ordoñez et al., 2015). Es decir, comunidades con valores divergentes deberían explotar de manera más eficiente los recursos. Los resultados sugieren que en la temporada migratoria hay agrupamiento filogenético. Durante esta temporada se integran 33 especies de passeriformes. De acuerdo a Rappole (1983) las aves residentes no excluyen a las aves migratorias. Anteriormente se creía que las aves migratorias dependían casi exclusivamente de hábitats secundarios y eran relegadas a subsistir con recursos temporales

en hábitats marginales. Sin embargo, hoy se sabe que las especies migratorias ocupan nichos específicos, los cuales son distintos a los de las residentes (Rappole, 1983). El agrupamiento filogenético sugerido podría ser consecuencia de las relaciones de parentesco de las especies migratorias. Es decir, las 33 especies migratorias que se incorporan pertenecen solo a 7 familias, y presentan una menor diversidad funcional, por ello el NRI y el NTI de la estructuración fenotípica sugieren agrupamiento. Un resultado similar encontró Villanueva (2014) al evaluar las comunidades de parúlidos residentes y migratorios a lo largo de México. Su resultado indica agrupamiento, y sugiere que las especies migratorias conducen a toda la comunidad al agrupamiento al haber un mayor número de estas.

### *3) Volcán de Tequila*

Para el ensamblaje general del volcán, el NRI tiende ligeramente a la dispersión, mientras que el NTI sugiere al azar como mecanismo estructurante. De acuerdo a los índices de estructura fenotípica, sus caracteres se encuentran agrupados. A pesar de que estos resultados para el ensamblaje no fueron significativos, pueden abordarse desde el punto de vista de los índices. Es decir, el NRI captura la información filogenética global, mientras que el NTI es más sensible a la información filogenética de las puntas terminales de la filogenia. De tal manera que mecanismos biogeográficos y evolutivos como la especiación, extinción, conservadurismo de nicho y desplazamiento de caracteres han generado que el ensamblaje de paseriformes corresponda a un patrón disperso, mientras que procesos actuales como las interacciones bióticas y las condiciones abióticas, han generado un patrón aleatorio en los paseriformes en el Volcán de Tequila. Es importante mencionar que, de acuerdo con Kraft et al. (2007), el poder estadístico para detectar estructura filogenética se reduce cuando hay pocas especies en el ensamblaje o una cantidad similar a la del acervo de especies, favoreciendo la hipótesis de ensamblaje aleatorio. Para el ensamblaje de todos los paseriformes del volcán se consideraron 112 especies y el acervo regional fue de 135, por lo que esta limitante podría ser la causa del patrón aleatorio y no permitió observar la estructura filogenética correspondiente.

## **Conclusiones**

- Este trabajo representa la primera evaluación bajo el enfoque de estructura filogenética para el estado de Jalisco. Debido al gradiente presente en el área, ésta fue un buen modelo para probar la hipótesis de que en las partes altas las especies estarían más cercanamente emparentadas, compartiendo caracteres que les permitirían tolerar las condiciones climáticas adversas, siendo la temperatura la más importante.
- Se probó la hipótesis de que en la parte baja del Volcán de Tequila existe dispersión filogenética, lo que coincide con la distribución de los valores de sus caracteres. Esto indica que hay una alta diversidad funcional, que a su vez es consistente con la complejidad del hábitat. Mientras que en la parte alta hay agrupamiento filogenético, sugiriendo que las especies comparten caracteres que les permiten tolerar condiciones ambientales adversas.
- Se rechazó la hipótesis de que los caracteres tendrían una señal filogenética débil, por el contrario, la mayoría mostró una alta señal.
- Los patrones de estructura filogenética obtenidos reflejan mecanismos ecológicos (como filtros ambientales e interacciones interespecíficas) y macroevolutivos (como la especiación y la dispersión).
- Los análisis de estructura filogenética tienen el potencial para identificar la influencia de factores históricos y contemporáneos en la composición de especies dentro y entre comunidades.

## **Recomendaciones**

- Para poder observar con mayor precisión una estructura filogenética de los passeriformes del Volcán de Tequila, es recomendable aumentar el número de especies del acervo regional. De esta manera se aumentaría el poder estadístico de la prueba y se tendría una mayor claridad respecto al resultado obtenido en el ensamblaje.
- Aumentar la escala tanto a nivel taxonómico como el área de estudio, para que los resultados tengan mayor relevancia.

- Utilizar datos de variables ambientales como temperatura, precipitación y humedad, que probablemente actúan como filtros de selección y correlacionarlos con los patrones de estructura filogenética observados, para con ello poder evaluar el papel que desempeñan en la estructuración del ensamblaje.

### **Literatura citada**

- Blomberg, S. P., Garland, T. y Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745.
- Cardillo, M., Gittleman, J. L. y Purbis, A. (2008). Global patterns in the phylogenetic structure of island mammal assemblages. *Proceedings of the Royal Society*, 275, 1549–1556. doi:10.1098/rspb.2008.026.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A. y Bazzaz, F. A. (2004). Phylogenetic overdispersion in floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163, 823–843.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K., Fine, P. y Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715 doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x.
- De la Barra, E., Zubieta, J., Aguilera, G., Maldonado, M., Pouilly, M y Oberdorff, T. (2016). ¿Qué factores determinan la distribución altitudinal de los peces de ríos tropicales andinos?. *Revista de Biología Tropical*, 64, 173–192.
- Edwards, S. y Harshman, J. (2013). Passeriformes. Perching birds, Passerine birds. <http://tolweb.org/Passeriformes/15868/> (accesado 18 junio 2017).
- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J., Van Buskirk, J. y McCollum, S. A. (1996). Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *American Naturalist*, 147, 282–286.
- Gómez, J. P., Bravo, G. A., Brumfield, R. T., Tello, J. G. y Cadena, C. D. (2010). A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*, 79, 1181–1192.

- Graham, C. H., Parra, J., Rahbek, C. y McGuire, J. (2009). Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19673–19678.
- Guallar, S., Santana, E., Contreras, S., Verdugo, H. y Gallés, A. (2009). Paseriformes del occidente de México: morfometría, datación y sexado. *Monografies del Museu de Ciències Naturals*, 5, Barcelona: Instituto de Cultura de Barcelona.
- Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C., Braun, E. L., Braun, M. J., Chojnowski, J. R., Cox, W. A., Han, K. L., Harshman, J., Huddleston, C. J., Marks, B. D., Miglia, K. J., Moore, W. S., Sheldon, F. H., Steadman, D. W., Witt, C. C. y Yuri, T. (2008). A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, 320, 1763–1768.
- Howell, S. y Webb, S. (1995). *A guide to the birds of México and Northern Central America*. New York: Oxford University Press Inc.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. New Jersey: Princeton University Press.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K. y Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444–448.
- Kamilar, J., Guidi, L., Riddle, B. y Whittaker, R. (2010). The phylogenetic structure of primate communities: variation within and across continents. *Journal of Biogeography*, 37, 801–813.
- Kembel, S. W. y Hubbell, S. P. (2006). The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87, S86-S89.
- Kembel, S. W., Cowan, P., Helmus, M., Cornwell, W., Morlon, H., Ackerly, D., Blomberg, S. y Webb, C. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Kraft, N., Cornwell, W., Webb, C. y Ackerly, D. (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, 170, 271–283.

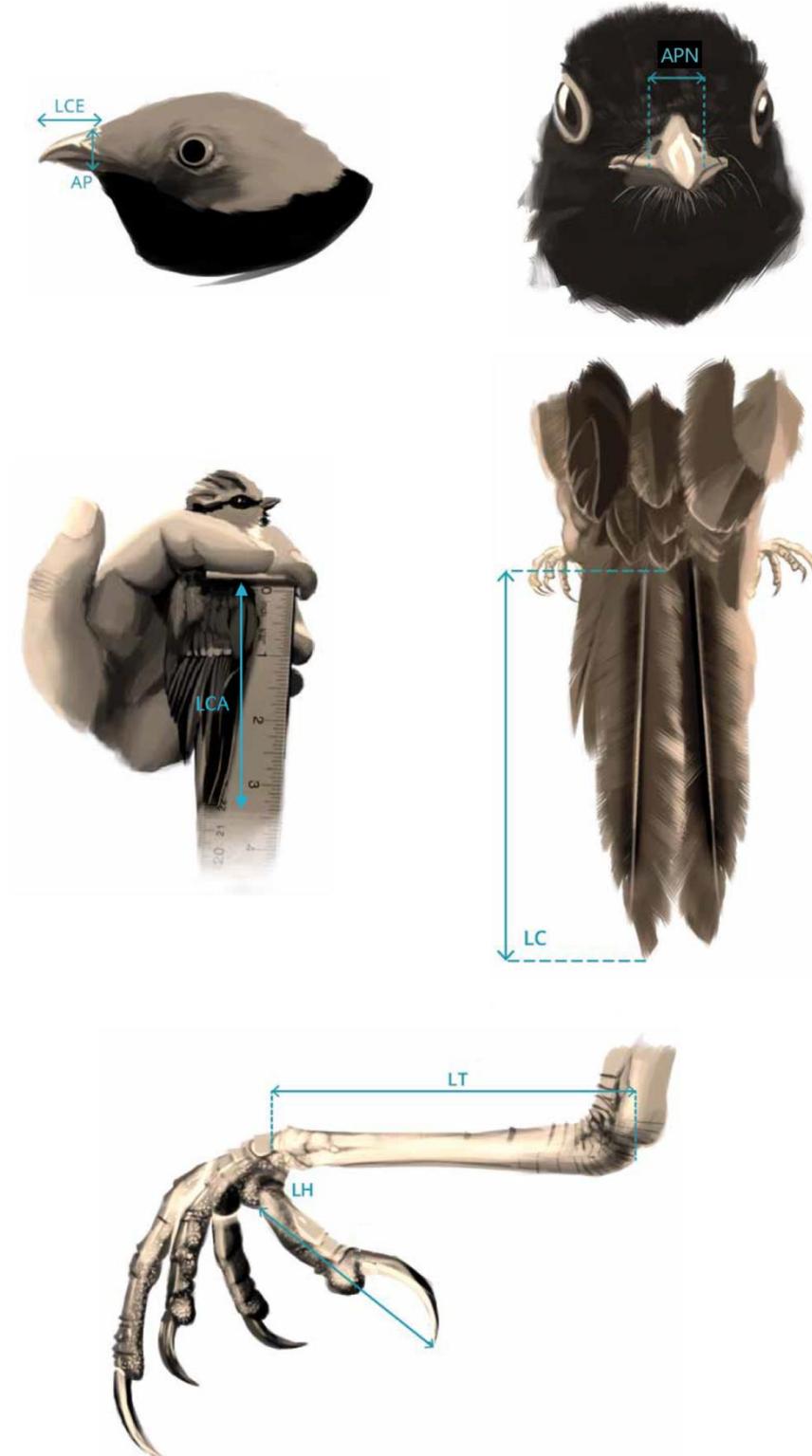
- Lessard, J., Fordyce, J., Gotelli, N. y Sanders, N. (2009). Invasive ants alter the phylogenetic structure of ant communities. *Ecology*, 90, 2664–2669.
- Libreros, N. (2017). Cambios en la estructura filogenética de diferentes comunidades de aves a lo largo de un gradiente altitudinal. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad ICESI, Santiago de Cali, Colombia.
- Liu, H., Xu, K., He, P., Santiago, L. S., Yang, K. y Ye, Q. (2015). Strong phylogenetic signals and phylogenetic niche conservatism in ecophysiological traits across divergent lineages of Magnoliaceae. *Scientific Reports*, 5, 12246.
- López-Ordoñez, J. P., Stiles, F. G. y Parra-Vergara, J. L. (2015). Protocolo para la medición de rasgos funcionales en aves. En Salgado-Negret, B. (ed), *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones* (pp. 81-125). Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995–1007.
- McArthur, R. H. y McArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594–598.
- McCain, C. M. (2009). Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 346–360.
- McCain, C. M. y Grytnes, J. A. (2010). Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life sciences*. Chichester: Jhon Wiley & Sons, LTD. DOI: 10.1002/9780470015902.a0022548.
- Machac, A., Janda, M., Dunn, R. R. y Sanders, N. J. (2011). Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, 34, 364–371. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06629.x.
- Maciel-Mata, C. A., Manríquez-Morán, N., Octavio-Aguilar, P y Sánchez-Rojas, G. (2015). El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria*, 25(2), 3–19.

- Maddison, W. P. y Maddison, D. R. (2018). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.51 Recuperado el 08 de enero, 2019 de: <http://www.mesquiteproject.org>
- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Peterson, A. T., Berlanga-García, H. y Sánchez-González, L. A. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 476–485. DOI: 10.7550/rmb.41882.
- Ortiz, C. (2013). Estructura filogenética de las comunidades de anuros de los Andes del norte y su relación con el gradiente altitudinal. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia.
- Palomera-García, C., Santana, E., Contreras-Martínez, S. y Amparán, R. (2007). JALISCO. En Ortiz-Pulido, R., Navarro-Sigüenza, A., Gómez de Silva, H., Rojas-Soto, O. y Peterson, T.A. (Eds.), *Avifaunas Estatales de México* (pp. 1-48). Pachuca, Hidalgo, México: CIPAMEX.
- Parra, J. L., Rahbek, C., McGuire, J. A. y Graham, C. H. (2011). Contrasting patterns of phylogenetic assemblage structure along the elevational gradient for major hummingbird clades. *Journal of Biogeography*, 38, 2350–2361.
- Peterson R. T. y Chalif, E. L. (1994). *Aves de México*. México, D.F.: Diana.
- Qian, H., Hao, Z. y Zhang, J. (2014). Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *Journal of Plant Ecology*, 7, 154–165.
- R Development Core Team (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Recuperado febrero, 2018 de: <https://www.R-project.org/>
- Raikow, R. y Bledsoe, A. (2000). Phylogeny and Evolution of the Passerine Birds. *BioScience*, 50, 487–499.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F. y Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Albany, CA:

- Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.
- Rappole, J. H. (1983). Aves migratorias neárticas en comunidades templadas y tropicales. *Hornero*, 12, 208–211.
- Reynoso-Dueñas J. (2010). Guía de excursión botánica al pueblo y Volcán de Tequila. En Ramírez-Delgadillo, R., Reynoso-Dueñas, J. J. y A. Rodríguez-Contreras (Eds.), *Guías de las excursiones botánicas en Jalisco. XVIII Congreso Mexicano de Botánica* (pp. 17-36). Guadalajara, Jal., México: Universidad de Guadalajara. Sociedad Botánica de México.
- Rubolini, D., Liker, A., Garamszegi, L.Z., Moller, A. y N. Saino. (2015). Using the BirdTree.org website to obtain robust phylogenies for avian comparative studies: A primer. *Current Zoology*, 61, 959–965.
- Sibley, D., Elphick, C. D. y John, B. (2001). *The Sibley guide to bird life & behavior*. National Audubon Society.
- Villanueva, A. (2014). Análisis de la estructura filogenética en comunidades de la familia *parulidae* en México. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Webb, C. O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156, 145–155.
- Webb, C. O., Ackerly, D., McPeck, M. y Donoghue, M. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448.
- Weiher, E. y Keddy, P. A. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns. *Oikos*, 74, 159–164.
- Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58(1), 193-197.

## Anexos

Anexo 1. Caracteres morfológicos que se utilizaron para medir la señal filogenética. LCE=longitud del culmen expuesto, APN=ancho del pico a la altura de las narinas, AP=alto del pico, LCA=longitud de la cuerda alar, LT=longitud del tarso, LH=longitud del hálux, LC=longitud de la cola y peso. Tomado y modificado de López-Ordoñez et al. 2015.



Anexo 2. Especies sin capturas en el Volcán de Tequila, y especies del acervo regional. Las medidas morfológicas de estas especies fueron tomadas de ejemplares depositados en la colección científica del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

<b>Volcán de Tequila</b>		
<i>Aimophila ruficeps</i>	<i>Pachyramphus aglaiae</i>	<i>Setophaga graciae</i>
<i>Atlapetes pileatus</i>	<i>Pachyramphus major</i>	<i>Setophaga occidentalis</i>
<i>Basileuterus belli</i>	<i>Passerina amoena</i>	<i>Setophaga petechia</i>
<i>Cardellina rubra</i>	<i>Passerina ciris</i>	<i>Setophaga ruticilla</i>
<i>Cardellina rubrifrons</i>	<i>Passerina cyanea</i>	<i>Sialia sialis</i>
<i>Contopus pertinax</i>	<i>Peucaea ruficauda</i>	<i>Sitta carolinensis</i>
<i>Corvus corax</i>	<i>Peucedramus taeniatus</i>	<i>Spinus notatus</i>
<i>Empidonax fulvifrons</i>	<i>Pheugopedius felix</i>	<i>Sporophila torqueola</i>
<i>Haemorhous mexicanus</i>	<i>Pipilo ocai</i>	<i>Stelgidopteryx serripennis</i>
<i>Hirundo rustica</i>	<i>Piranga ludoviciana</i>	<i>Tachycineta thalassina</i>
<i>Icterus bullockii</i>	<i>Piranga rubra</i>	<i>Thryomanes bewickii</i>
<i>Icterus parisorum</i>	<i>Pitangus sulphuratus</i>	<i>Toxostoma curvirostre</i>
<i>Icterus spurius</i>	<i>Polioptila caerulea</i>	<i>Turdus migratorius</i>
<i>Lanus ludovicianus</i>	<i>Polioptila nigriceps</i>	<i>Turdus rufopalliatus</i>
<i>Mimus polyglottos</i>	<i>Psaltriparus minimus</i>	<i>Tyrannus crassirostris</i>
<i>Molothrus ater</i>	<i>Ptiliogonys cinereus</i>	<i>Tyrannus melancholicus</i>
<i>Myioborus miniatus</i>	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	<i>Tyrannus vociferans</i>
<i>Myiodynastes luteiventris</i>	<i>Quiscalus mexicanus</i>	<i>Vireo huttoni</i>
<i>Oreothlypis superciliosa</i>	<i>Ridgwayia pinicola</i>	<i>Vireo plumbeus</i>
<i>Oreothlypis virginiae</i>	<i>Sayornis nigricans</i>	<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>
<b>Acervo regional</b>		
<i>Aimophila rufescens</i>	<i>Icterus wagleri wagleri</i>	<i>Certhia americana</i>
<i>Basileuterus lachrymosus</i>	<i>Myiopagis viridicata</i>	<i>Icterus abeillei</i>
<i>Parkesia noveboracensis</i>	<i>Passerina caerulea</i>	<i>Parkesia motacilla</i>
<i>Bombycilla cedrorum</i>	<i>Sayornis phoebe</i>	<i>Passeriina leclancherii</i>
<i>Cyanocompsa parelliina</i>	<i>Tyrannus verticalis</i>	<i>Peucaea humeralis</i>
<i>Calocitta colliei</i>	<i>Vireo hypochryseus</i>	<i>Piranga bidentata</i>
<i>Empidonax difficilis</i>	<i>volatinia jacarina</i>	<i>Piranga erythrocephala</i>
<i>Geothlypis trichas</i>	<i>Aphelocoma ultramarina</i>	

Anexo 3. Listado de paseriformes registrados en el Volcán de Tequila. Estacionalidad: R=residente, Mi=migratoria de invierno, Mv=migratoria de verano. Origen: A=neártico, T=tropical, Mx=endémico, Ce=cuasiendémico, Se=semiendémico, E=amplia distribución. NOM-059: Pr=sujeta a protección especial. UICN: LC=preocupación menor, NT=casi amenazada. Vegetación donde se registró la especie: JUN=*Juniperus*, BEC=encino caducifolio, BEPI=encino-pino, BEPE=encino perenne.

ORDEN	Estacionalidad	Origen	NOM-059	UICN	Vegetación			
					JUN	BEC	BEPI	BEPE
<b>Familia</b>								
Nombre común								
<i>Nombre científico</i>								
<b>PASSERIFORMES</b>								
<b>Furnariidae</b>								
Trepatroncos mexicano								
	R	Mx		LC	X	X	X	X
<i>Lepidocolaptes leucogaster</i>								
Trepatroncos bigotudo								
	R	T		LC		X	X	
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>								
<b>Tyrannidae</b>								
Mosquero atila								
	R	T		LC	X	X	X	
<i>Attila spadiceus</i>								
Papamoscas José María								
	R	A		LC	X	X	X	X
<i>Contopus pertinax</i>								
Papamoscas del Oeste								
	Mv	A		LC	X			X
<i>Contopus sordidulus</i>								
Papamoscas pecho canela								
	R	A		LC	X	X	X	
<i>Empidonax fulvifrons</i>								
Papamoscas de Hammond								
	Mi	A		LC		X	X	
<i>Empidonax hammondi</i>								
Papamoscas chico								
	Mi	A		LC	X	X		
<i>Empidonax minimus</i>								
Papamoscas matorralero								
	Mi	Se		LC	X	X	X	
<i>Empidonax oberholseri</i>								
Papamoscas amarillo barranqueño								
	R	Se		LC	X	X	X	X
<i>Empidonax occidentalis</i>								
Papamoscas saucero								
	Mi	A		LC			X	X
<i>Empidonax traillii</i>								
Papamoscas bajacolita								
	Mi	Se		LC	X	X		
<i>Empidonax wrightii</i>								
Papamoscas copetón								
	R	T		LC	X	X	X	X
<i>Mitrephanes phaeocercus</i>								
Papamoscas cenizo								

<i>Myiarchus cinerascens</i>	Mi	A	LC		X			
Papamoscas huí								
<i>Myiarchus nuttingi</i>	R	T	LC	X	X			
Papamoscas triste								
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	R	T	LC	X	X	X		
Papamoscas gritón								
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	R	T	LC	X	X	X	X	
Papamoscas rayado común								
<i>Myiodynastes luteiventris</i>	Mv	T	LC		X	X		
Luis Bienteveo								
<i>Pitangus sulphuratus</i>	R	T	LC	X				
Papamoscas cardenalito								
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	R	T	LC		X			
Papamoscas negro								
<i>Sayornis nigricans</i>	R	E	LC	X				
Tirano pico grueso								
<i>Tyrannus crassirostris</i>	R	Se	LC	X				
Tirano pirirí								
<i>Tyrannus melancholicus</i>	R	T	LC		X			
Tirano chibibú								
<i>Tyrannus vociferans</i>	R	Se	LC	X	X			
<b>Tityridae</b>								
Cabezón degollado								
<i>Pachyramphus aglaiae</i>	R	E	LC	X				
Cabezón mexicano								
<i>Pachyramphus major</i>	R	A	LC	X				
<b>Laniidae</b>								
Verdugo americano								
<i>Lanius ludovicianus</i>	R	A	LC	X				
<b>Vireonidae</b>								
Vireo de Cassin								
<i>Vireo cassinii</i>	R	Se	LC	X	X	X		
Vireo gorjeador								
<i>Vireo gilvus</i>	R	A	LC	X		X		
Vireo reyezuelo								
<i>Vireo huttoni</i>	R	A	LC	X	X	X	X	
Vireo plumizo								
<i>Vireo plumbeus</i>	R	A	LC	X	X	X		
<b>Corvidae</b>								
Cuervo común								
<i>Corvus corax</i>	R	A	LC		X	X	X	

**Hirundinidae**

Golondrina tijereta

*Hirundo rustica* R E LC X

Golondrina alas aserradas

*Stelgidopteryx serripennis* R A LC X

Golondrina verdemar

*Tachycineta thalassina* R A LC X**Paridae**

Carbonero embridado

*Baeolophus wollweberi* R A LC X X**Aegithalidae**

Sastrecillo

*Psaltriparus minimus* R A LC X X X**Sittidae**

Bajapalos pecho blanco

*Sitta carolinensis* R A LC X X**Troglodytidae**

Matraca serrana

*Campylorhynchus gularis* R Mx LC X X X

Saltapared barranqueño

*Catherpes mexicanus* R A LC X X X

Saltapared feliz

*Pheugopedius felix* R Mx LC X X

Saltapared cola larga

*Thryomanes bewickii* R A LC X X X

Saltapared sinaloense

*Thryophilus sinaloa* R Mx LC X X X X

Saltapared común

*Troglodytes aedon* R A LC X X X X**Poliophtilidae**

Perlita azulgris

*Poliophtila caerulea* R E LC X X X X

Perlita sinaloense

*Poliophtila nigriceps* R Mx LC X X X**Regulidae**

Reyezuelo matraquita

*Regulus calendula* Mi A LC X X X X**Turdidae**

Zorzal pico naranja

*Catharus aurantiirostris* R T LC X X X X

Zorzal cola canela

<i>Catharus guttatus</i>	Mi	A		LC	X	X	X	X
Zorzal mexicano								
<i>Catharus occidentalis</i>	R	Mx		LC				X
Zorzal de anteojos								
<i>Catharus ustulatus</i>	Mi	A		LC	X			X
Clarín jilguero								
<i>Myadestes occidentalis</i>	R	A	Pr	LC	X	X	X	X
Mirlo azteca								
<i>Ridgwayia pinicola</i>	R	Mx	Pr	LC				X
Azulejo garganta canela								
<i>Sialia sialis</i>	R	E		LC			X	
Mirlo garganta blanca								
<i>Turdus assimilis</i>	R	T		LC	X	X		X
Mirlo primavera								
<i>Turdus migratorius</i>	R	A		LC			X	X
Mirlo dorso canela								
<i>Turdus rufopalliatus</i>	R	Mx		LC		X	X	
<b>Mimidae</b>								
Mulato azul								
<i>Melanotis caerulescens</i>	R	Mx		LC	X	X	X	X
Centzontle norteño								
<i>Mimus polyglottos</i>	R	A		LC	X			X
Cuicacoche pico curvo								
<i>Toxostoma curvirostre</i>	R	A		LC	X			
Ptiliognatidae								
Capulinero gris								
<i>Ptiliogonys cinereus</i>	R	Ce		LC	X	X	X	X
<b>Peucedramidae</b>								
Ocotoero enmascarado								
<i>Peucedramus taeniatus</i>	R	A		LC	X		X	X
<b>Parulidae</b>								
Chipe cejas doradas								
<i>Basileuterus belli</i>	R	A		LC			X	
Chipe gorra canela								
<i>Basileuterus rufifrons</i>	R	Ce		LC	X	X	X	
Chipe corona negra								
<i>Cardellina pusilla</i>	Mi	A		LC	X	X	X	X
Chipe rojo								
<i>Cardellina rubra</i>	R	Mx		LC		X	X	X
Chipe cara roja								
<i>Cardellina rubrifrons</i>	R	Se		LC			X	X

Chipe trepador								
<i>Mniotilta varia</i>	Mi	A	LC	X	X	X	X	
Pavito alas negras								
<i>Myioborus miniatus</i>	R	T	LC		X	X	X	
Pavito alas blancas								
<i>Myioborus pictus</i>	R	A	LC	X	X	X	X	
Chipe oliváceo								
<i>Oreothlypis celata</i>	Mi	A	LC	X	X	X	X	
Chipe cabeza gris								
<i>Oreothlypis ruficapilla</i>	Mi	A	LC	X	X	X	X	
Chipe cejas blancas								
<i>Oreothlypis superciliosa</i>	R	A	LC			X	X	
Chipe de Virginia								
<i>Oreothlypis virginiae</i>	Mi	Se	LC	X				
Chipe rabadilla amarilla								
<i>Setophaga coronata</i>	Mi	A	LC	X	X	X	X	
Chipe cejas amarillas								
<i>Setophaga graciae</i>	R	A	LC			X	X	
Chipe negrogris								
<i>Setophaga nigrescens</i>	Mi	Se	LC	X	X	X	X	
Chipe cabeza amarilla								
<i>Setophaga occidentalis</i>	Mi	A	LC			X	X	
Chipe amarillo								
<i>Setophaga petechia</i>	R	A	LC	X				
Pavito migratorio								
<i>Setophaga ruticilla</i>	Mi	A	LC				X	
Chipe de Townsend								
<i>Setophaga townsendi</i>	Mi	A	LC	X	X	X	X	
<b>Thraupidae</b>								
Semillero de collar								
<i>Sporophila torqueola</i>	R	T	LC	X			X	
<b>Emberizidae</b>								
Zacatonero corona canela								
<i>Aimophila ruficeps</i>	R	A	LC	X	X		X	
Rascador gorra canela								
<i>Atlapetes pileatus</i>	R	Mx	LC	X			X	
Gorrión arlequín								
<i>Chondestes grammacus</i>	Mi	A	LC	X				
Gorrión de Lincoln								
<i>Melospiza lincolnii</i>	Mi	A	LC	X		X	X	
Rascador viejita								

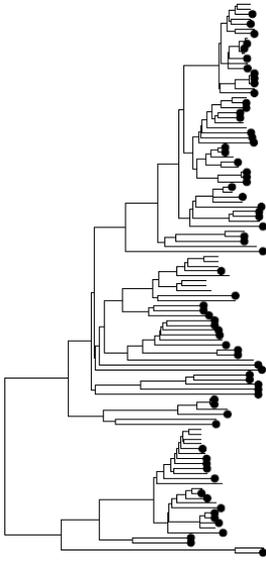
<i>Melospiza fusca</i>	R	A		LC	X			
Rascador nuca canela								
<i>Melospiza kieneri</i>	R	Mx		LC	X	X		
Zacatonero corona rayada								
<i>Peucaea ruficauda</i>	R	T		LC	X			
Rascador moteado								
<i>Pipilo maculatus</i>	R	A		LC		X	X	X
Rascador de collar								
<i>Pipilo ocai</i>	R	Mx		LC	X			X
Gorrión cejas blancas								
<i>Spizella passerina</i>	R	A		LC	X	X		X
<b>Cardinalidae</b>								
Colorín pecho canela								
<i>Passerina amoena</i>	Mi	Se		LC				X
Colorín sietecolores								
<i>Passerina ciris</i>	Mi	A	Pr	NT			X	
Colorín azul								
<i>Passerina cyanea</i>	Mi	A		LC	X	X		
Colorín morado								
<i>Passerina versicolor</i>	R	Se		LC	X			
Picogordo tigrillo								
<i>Pheucticus melanocephalus</i>	R	Se		LC	X	X	X	X
Piranga encinera								
<i>Piranga flava</i>	R	T		LC	X	X	X	X
Piranga capucha roja								
<i>Piranga ludoviciana</i>	Mi	A		LC	X			
Piranga roja								
<i>Piranga rubra</i>	Mi	A		LC		X		X
<b>Icteridae</b>								
Calandria cejas naranjas								
<i>Icterus bullockii</i>	R	Se		LC	X			X
Calandria dorso negro menor								
<i>Icterus cucullatus</i>	Mi	Se		LC	X	X		X
Calandria tunera								
<i>Icterus parisorum</i>	R	Se		LC			X	X
Calandria dorso rayado								
<i>Icterus pustulatus</i>	R	T		LC	X	X	X	X
Calandria castaña								
<i>Icterus spurius</i>	R	A		LC				X
Tordo ojos rojos								
<i>Molothrus aeneus</i>	R	A		LC	X	X		

Tordo cabeza café							
<i>Molothrus ater</i>	R	A	LC	X			
Zanate mayor							
<i>Quiscalus mexicanus</i>	R	T	LC	X			
<b>Fringillidae</b>							
Eufonia gorra azul							
<i>Euphonia elegantissima</i>	R	T	LC		X		
Pinzón mexicano							
<i>Haemorhous mexicanus</i>	R	A	LC	X			
Jilguerito encapuchado							
<i>Spinus notatus</i>	R	A	LC			X	
Jilguerito dominico							
<i>Spinus psaltria</i>	R	T	LC	X	X		X

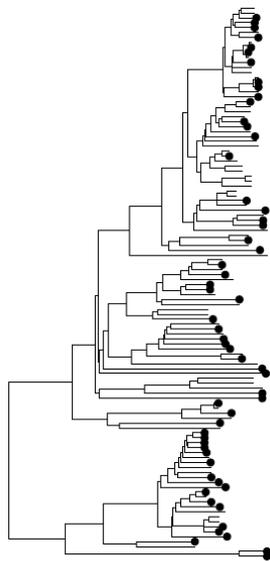
---

Anexo 4. Agrupación filogenética de los diferentes ensamblajes.

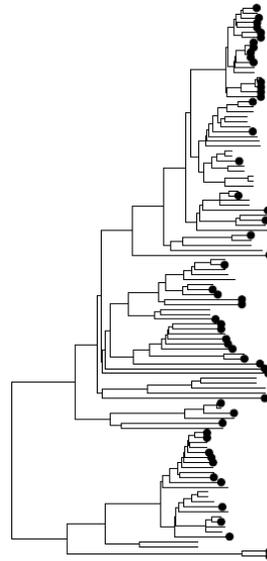
JUN



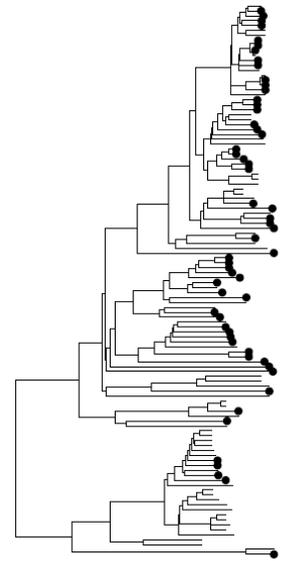
BEC



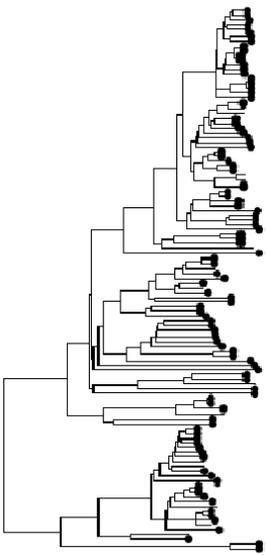
BEPI



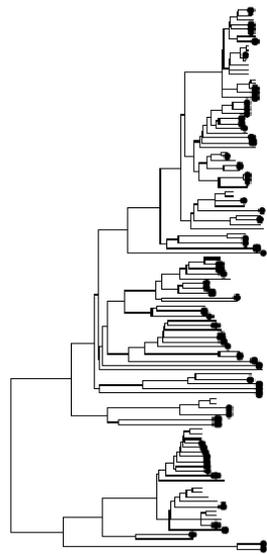
BEPE



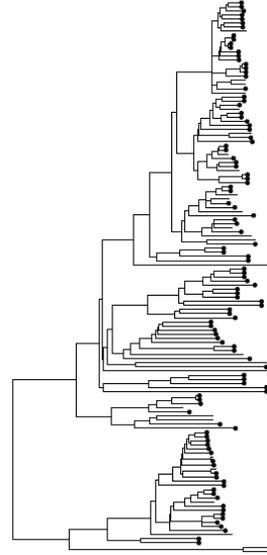
Migratoria



No migratoria



Volcán



## **Capítulo IV**

# **Conclusiones**

## Conclusiones generales

- Este estudio representa el primer trabajo sistemático sobre las aves del Volcán de Tequila, generando información acerca de la estructura, composición espacio-temporal y patrones del ensamblaje.
- El volcán presenta una alta riqueza de aves, con al menos 157 especies, esto es más de la cuarta parte de la riqueza registrada en Jalisco. Esta riqueza es similar a la encontrada en áreas cercanas como Sierra de Quila, Piedras Bola y La Primavera. Sobresalen las especies *Passerina ciris* como sujeta a protección especial, *Catharus occidentalis* y *Pheugopedius felix* endémicas a México y *Ridgwayia pinicola* como endémica a México y sujeta a protección especial. Ninguna de ellas presente en estas áreas.
- Se comprobó que si existe diferencia en los ensamblajes de aves entre los distintos tipos de vegetación estudiados. El Bosque de *Juniperus* presento la mayor riqueza y el de encino-pino la menor. La mayor disimilitud en cuanto a composición de especies fue entre bosque de *Juniperus* y encino perenne. Las vegetaciones con la mayor similitud fueron encino-pino y encino perenne. De igual manera hay una diferencia entre los ensamblajes de las especies presentes en temporada no migratoria y las especies presentes durante la temporada migratoria, lo que se esperaba de acuerdo a la hipótesis.
- Cierta grado de perturbación favorece la presencia de un mayor número de especies al aumentar los microhábitats y recursos disponibles, lo que ha sido reconocido en distintos estudios y en diferentes grupos. Esta tendencia se mantuvo en el volcán de Tequila, debido a que el bosque de *Juniperus* presenta el mayor disturbio y a la vez la mayor riqueza.
- Se probó la hipótesis de que en la parte baja del volcán habría dispersión filogenética, sugiriendo a la competencia como mecanismo estructurante, por el contrario, en la parte alta hubo agrupamiento filogenético, sugiriendo que un filtro ambiental restringe los valores de los caracteres.
- Los caracteres mostraron señal filogenética moderada, debido a que comparten una historia evolutiva común. Sin embargo, la gran diversidad en estructura, ecología y comportamiento, puede ser resultado de la adaptación a condiciones ambientales

variables, debido a que ciertos rasgos podrían ser lábiles y causar divergencias dentro de los linajes.

- El Volcán de Tequila tiene una alta riqueza de aves, así como de otros grupos, sin embargo, estos no cuentan con listados. Por ello, se debe fomentar la investigación con otros grupos taxonómicos, para que, aunado a los que ya existen, tener sustento suficiente para proponer al Volcán de Tequila como un Área Natural Protegida. No solo por la fauna y vegetación presentes, sino también, por los servicios ecosistémicos que de ahí se desprenden.