



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS
DE HIDALGO**

Facultad de Biología

Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

Abundancia, uso de hábitat y distribución potencial de las especies de la familia Columbidae (Aves) en la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Tesis

Que como requisito para obtener el grado de

Maestro en Ciencias Biológicas

Área: Ecología y Conservación

Presenta:

Biól. Margarito Álvarez Jara

Director: **Dr. Tiberio César Monterrubio Rico**

Co-directora: **Dra. B. Patricia Escalante Pliego**

Morelia, Michoacán, México. Agosto del 2012



ÍNDICE

RESUMEN	1
SUMMARY	3
1. INTRODUCCIÓN	5
2. ANTECEDENTES	7
2.1 Estudios previos	7
2.2 Situación actual de la Familia Columbidae en México	9
2.3 Características generales de la Familia Columbidae	9
3. JUSTIFICACIÓN	11
4. OBJETIVOS	12
4.1 Objetivo general	12
4.2 Objetivos particulares	12
5. MATERIALES Y MÉTODOS	13
5.1 Área de estudio	13
5.2 Trabajo de campo preliminar	14
5.3 Puntos de conteo	15
5.4 Riqueza de especies por tipo de vegetación	15
5.5 Abundancia relativa	16
5.6 Análisis estadísticos	16
5.7 Análisis de preferencia de hábitat	16
5.8 Análisis de amplitud de nicho ecológico	17
5.9 Distribución potencial	18
5.9.1 Algoritmo y capas de información	18
5.9.2 Selección de modelos	19
5.9.3 Reclasificación	19

5.9.4 Validación de modelos	20
5.9.5 Hábitat disponible y caracterización de variables climáticas	20
6. RESULTADOS	21
6.1 Resultados generales	21
6.2 Riqueza registrada en cada tipo de vegetación.	23
6.3 Abundancia relativa	24
6.3.1 Abundancia relativa por transectos.	24
6.3.2 Abundancia relativa por puntos de conteo	25
6.4 Análisis estadísticos	26
6.5 Preferencia de hábitat.....	27
6.6 Amplitud de nicho ecológico	28
6.7 Distribución potencial.....	29
6.7.1 Modelos	29
6.7.2 Disponibilidad de hábitat e intervalos ambientales.....	30
7. DISCUSIÓN	33
7.1 Presencia de las especies.....	33
7.2 Abundancia relativa	36
7.3 Preferencia de hábitat.....	38
7.4 Amplitud de nicho ecológico	40
7.5 Distribución potencial.....	40
7.6 Disponibilidad de hábitat primario y variables climáticas asociadas.	42
8. CONCLUSIONES	43
9. LITERATURA CITADA	46
ANEXO 1. Algunas de las especies de colúmbidos registradas en este proyecto.....	53

ANEXO 2. Modelos de distribución potencial con registros suficientes para validación y reclasificación.54

ANEXO 3. Modelos de distribución potencial sin registros suficientes para validación y reclasificación.58

ANEXO 4. Cobertura y uso de suelo en las áreas de distribución potencial de los modelos que fueron validados.64

ANEXO 5. Intervalos de las variables ambientales en las áreas de distribución potencial de los modelos que fueron validados.68

RESUMEN

La alteración de los bosques tropicales húmedos han dejado sólo fragmentos como refugios para la biodiversidad, como ocurre en la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, en Veracruz, México, donde además para la mayoría de las especies de aves residentes neotropicales se desconocen su ecología e historia de vida, aspectos claves en las estrategias de manejo y conservación. En esta circunstancia se encuentran las especies de la familia Columbidae, y aunque en la región se han registrado aproximadamente el 70% de las especies de colúmbidos mexicanos, con cuatro especies en la NOM-059-SEMARNAT-2010, además una de ellas microendémica, ningún trabajo de investigación se ha enfocado a evaluarlas. Ante la carencia general de información básica acerca de la ecología de las especies de colúmbidos tropicales, en este estudio se verificó la presencia de las especies, se estimó y comparó su abundancia relativa, sus preferencias y uso de hábitat actuales, su amplitud de nicho y se modeló su distribución potencial.

Se muestreo en dos periodos: marzo-mayo 2010 y marzo-julio 2011, usando transectos, puntos fijos, pero principalmente puntos de conteo, además de registrar cualquier colúmbido detectado fuera de métodos. Se estimó la abundancia relativa y se exploraron las diferencias en la abundancia de cada especie entre sitios se usando la prueba de Kruskal-Wallis, y para evaluar diferencias de abundancia promedio entre sitios y entre especies se usó un análisis lineal generalizado de distribución binomial. Para evaluar la selección de hábitat se aplicó una prueba de G y para determinar si existía preferencia por algún hábitat se usaron intervalos de Bonferroni. Se calculó la amplitud de nicho ecológico, utilizando el Índice de Levins estandarizado sobre el recurso hábitat. Se generaron modelos de distribución potencial usando el programa desktopGarp, usando como insumos los registros independientes generados, y las variables de temperatura y precipitación obtenidas de Worldclim. Se contrastó la capa de uso y cobertura del suelo creada por la CONANP para la Reserva de la Biósfera, para identificar las áreas de hábitats primarios disponibles en cada modelo. Además se contrastó la información de las variables climáticas usadas para generarlos, para identificar los rangos de temperatura y precipitación en los que se encuentra la distribución potencial de cada especie.

En total se realizaron 36 kilómetros de transectos y se aplicaron 307 puntos de conteo. También ocho recorridos exploratorios y cinco puntos fijos vespertinos fueron aplicados. Se

obtuvo un total de 423 registros, correspondientes a 512 individuos de 12 especies: *Patagioenas cayennensis*, *Patagioenas speciosa*, *Patagioenas flavirostris*, *Patagioenas nigrirostris*, *Zenaida asiatica*, *Columbina inca*, *Columbina talpacoti*, *Claravis pretiosa*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps*, *Geotrygon carrikeri* y *Geotrygon montana*. El bosque tropical perennifolio, fue el hábitat con mayor riqueza, seguido del bosque mesófilo de montaña, y en conjunto albergan todas las especies. Al comparar con otras áreas del trópico húmedo mexicano, la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas tiene la mayor riqueza de colúmbidos. Las especies *P. speciosa* y *P. cayennensis* tuvieron pocos registros, lo que lleva a sugerir su inminente extinción local, posiblemente ligado a la perturbación y fragmentación del hábitat. La especie más abundante fue *G. carrikeri*. Se encontraron diferencias significativas en las abundancias entre hábitats para *L. verreauxi*, *L. plumbeiceps* y *G. carrikeri*. La suma de abundancia promedio de las especies entre hábitats y entre especies resultaron diferentes significativamente, primero por la mayor riqueza y presencia de especies en hábitats arbolados, y porque especies conocidas como tolerantes fueron en general más abundantes. El análisis de preferencia de hábitat mostró que ninguna de las cinco especies usó el hábitat al azar y usaron más de lo esperado el bosque mesófilo de montaña. Se estimó la amplitud del nicho ecológico de las especies: *P. flavirostris*, *C. pretiosa* y *L. verreauxi* y se encontró su nicho amplio, lo que coincide con lo que anteriormente se sabía de ellas, como especies tolerantes a espacios abiertos y bosques. Se contó con datos para modelar la distribución potencial de diez especies pero sólo en cuatro (*P. flavirostris*, *L. verreauxi*, *L. plumbeiceps* y *G. carrikeri*) se tuvieron suficientes registros para validar, por lo que los análisis se enfocaron a estas especies. Las áreas de distribución potencial fueron diferentes entre especies, y se asociaron a la amplitud de nicho y preferencias de hábitat, Así en las especies adaptadas a bordes, bosques y espacios abiertos (*P. flavirostris* y *L. verreauxi*) fueron mayores, con 1180.98 y 814.36 km², también se observó mayor área agropecuaria asociada a estos modelos (49.07% y 50.11% respectivamente). En escenarios como el de Los Tuxtlas, las especies de colúmbidos que son tolerantes a la perturbación son más comunes y abundantes ya que son beneficiadas por la degradación y la fragmentación de los bosques, mientras especies más sensibles se concentran en las áreas mejor conservadas. Los monitoreos a largo plazo y la conservación efectiva de las tres zonas núcleo de la Reserva son de suma importancia para los colúmbidos, especialmente para *G. carrikeri*.

SUMMARY

The alteration of tropical rain forest in Mexico have left only forest fragments as biodiversity's refuge, this is the case of the Biosphere Reserve of Los Tuxtlas, in Veracruz, México, where the knowledge of life history and ecology of the most resident neotropical avian species is actually unknown, that is key for the management and conservation strategies. This is the circumstance of the species of the family Columbidae, and although in the region have recorded about 70% of the species of Columbidae of Mexico, with four species in NOM-059-SEMARNAT-2010, additionally one microendemic, no research work has focused on evaluation. As to the general lack of basic information about the ecology of tropical columbids, in this study I verified the presence of the species, also I estimated and compared their relative abundance, their preferences and use of current habitat, niche breadth and modeled potential distribution.

The fieldwork was carried out in two periods: March-May 2010 and March-July 2011, using transects, fixed points, but mainly point counts, as well as record any columbids found outside of method. The relative abundance was estimated and difference in the abundance of each species among sites was explored using Kruskal-Wallis test, and to assess difference in abundance between sites and between species analysis was used generalized linear binomial distribution. To evaluate habitat selection was applied G test and to determine whether there was a preference for any habitat used Bonferroni intervals. The ecological niche breadth was calculated using Levins Index standarized on the use of habitat. Distribution potential models were generated using the software DesktopGarp, and as inputs were used the independent records generated, and temperature and precipitation variables obtained from Worldclim. We compared the layer of use and land cover created by CONANP for Biosphere Reserve to identify areas of primary habitat available on each model. It also contrasted the information of the climatic variables used to model, to identify the ranges of temperature and precipitation for the potential distribution of each specie.

A total of 36 kilometers of transects were performed and 307 point counts were applied. Also eight exploratory routes and five fixed points evening were applied. In total 423 records were obtained, corresponding to 512 individuals of 12 species: *Patagioenas cayennensis*, *Patagioenas speciosa*, *Patagioenas flavirostris*, *Patagioenas nigrirostris*,

Zenaida asiatica, *Columbina inca*, *Columbina talpacoti*, *Claravis pretiosa*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps*, *Geotrygon carrikeri* and *Geotrygon montana*. The tropical rain forest was the richest habitat, followed by cloud forest, and a whole host all species. In comparison with other Mexican humid tropics the Biosphere Reserve of Los Tuxtlas is the most richest sites of Columbids. The species *P. speciosa* and *P. cayennensis* had few records, leading to suggest their imminent local extinction, possibly linked to disturbance and habitat fragmentation. The most abundant species was *G. carrikeri*. With Kruskal-Wallis test found significant difference in the abundances between habitats for *L. verreauxi*, *L. plumbeiceps* and *G. carrikeri*. With the generalized linear analysis, the abundance between species and the sum of the abundance of species between habitats were significantly different, because the most richness and presence of species occur in arboreal habitats, and because species with most perturbation tolerance was in general more abundant. The habitat preference analysis showed that none of the five species used habitat randomly and used more than expected the cloud forest. We estimated the ecological niche breadth of the species: *P. flavirostris*, *L. verreauxi* and *C. pretiosa* and found its niche was broad, which is consistent with what was previously known about them, as tolerant species open spaces and forests. Potential distribution was modeled for ten species but only four (*P. flavirostris*, *L. verreauxi*, *L. plumbeiceps* y *G. carrikeri*) of them had sufficient records to validate, and the analysis only focused in this species. The areas of potential distribution were different between species, and were associated with niche breadth and habitat preferences. In species adapted to edges, forests and open spaces (*P. flavirostris* and *L. verreauxi*) were higher, with 1180.98 and 814.36 km², also showed higher agricultural area associated with these models (49.07% and 50.11% respectively). In scenarios such as Los Tuxtlas, Columbids species that are tolerant to disturbance are more common and abundant as they are benefited by the degradation and fragmentation of forests, while more sensitive species are concentrated in the best preserved areas. The long-term monitoring and effective conservation of the three core areas of the Biosphere Reserve of Los Tuxtlas are very important to Columbids, especially for *G. carrikeri*.

1. INTRODUCCIÓN

Entre el 80 y 90% de los bosques tropicales húmedos en México han sido alterados por las actividades productivas, dando como resultado fragmentos de bosque de distintos tamaños. En este escenario, la región de Los Tuxtlas en Veracruz se constituye en uno de los últimos reductos de bosque tropical húmedo en la planicie costera del Golfo de México (Guevara *et al.* 2004), siendo además, el bosque tropical húmedo más septentrional de América (Rappole *et al.* 1997). También, la región de Los Tuxtlas es considerada como una de las zonas con mayor riqueza avifaunística en México (Escalante Pliego *et al.* 1993). No obstante, para la mayoría de las especies de aves residentes neotropicales, se desconocen su ecología e historia de vida, que son aspectos claves para las estrategias de manejo y conservación. En esta circunstancia se encuentran las especies de la familia Columbidae (Winker 1997).

En Los Tuxtlas se han registrado 18 especies de la familia Columbidae: 13 residentes, 3 migratorias, una esporádica y una exótica residente (Rappole *et al.* 1997, Schaldach y Escalante-Pliego 1997). Las especies residentes son: la paloma colorada *Patagioenas cayennensis*, la paloma morada *Patagioenas flavirostris*, la paloma triste *Patagioenas nigrirostris*, la tórtola colalarga *Columbina inca*, la tórtola coquita *Columbina passerina*, la tórtola pecholiso *Columbina minuta*, la tórtola rojiza *Columbina talpacoti*, la tórtola azul *Claravis pretiosa*, la tórtola pecho-morado *Claravis mondetoura*, la paloma arroyera *Leptotila verreauxi*, la paloma cabeza-ploma *Leptotila plumbeiceps*, la paloma-perdiz tuxtleña *Geotrygon carrikeri* y la paloma-perdiz rojiza *Geotrygon montana*, más una especie exótica también residente (*Columba livia*). Las especies migratorias son: la paloma escamosa *Patagioenas speciosa*, la paloma alablanca *Zenaida asiatica* y la paloma huilota *Zenaida macroura*, además una especie esporádica (la paloma de collar *Patagioenas fasciata*) (Rappole *et al.* 1997, Schaldach y Escalante-Pliego 1997).

Se estima que las amenazas globales y causas de la disminución en las poblaciones de colúmbidos (Palomas) son la cacería, y la fragmentación del hábitat (Schaldach 1997, Walker 2007). Sin embargo, algunas especies de colúmbidos tropicales no son atractivas para la cacería deportiva o de subsistencia, debido a que no es fácil cazarlas, ya que habitan en la espesura de la vegetación como *Patagioenas speciosa*, o en lo alto del dosel como *Patagioenas nigrirostris*; por lo tanto se cree que estas especies son afectadas en mayor

medida por la pérdida de hábitat (Leopold 1959). Por otra parte los efectos negativos de la fragmentación y pérdida de hábitat en la avifauna ya se ha constatado en bosques del trópico húmedo de México donde especies de aves han sido extirpadas o sus poblaciones han declinado de forma alarmante (Arriaga-Weiss *et al.* 2008, Patten *et al.* 2010) Particularmente en Los Tuxtlas, hace 15 años ya se señalaba que con el reemplazo de los bosques por áreas agropecuarias, la avifauna había sufrido alteraciones como el aumento de especies de áreas abiertas. Para entonces tres especies de aves habían sido extirpadas de la región: *Sarcoramphus papa*, *Harpia Harpyja* y *Ara macao*, y otras especies de aves se consideraban en riesgo de desaparecer a corto plazo (Winker 1997).

Aunque en Los Tuxtlas se han registrado 17 especies, más del 70% de las 23 especies nativas de colúmbidos que se distribuyen en México, con cuatro especies incluidas en la NOM-059-SEMARNAT-2010, y entre ellas una endémica (Howell y Webb 1995, Rappole *et al.* 1997, Schaldach y Escalante-Pliego 1997, DOF 2010), ningún trabajo de investigación se ha enfocado a evaluarlas. En general no hay estudios acerca de la ecología o biología de los colúmbidos tropicales. En contraste, para las especies *Zenaida asiatica* y *Zenaida macroura*, que suelen habitar áreas abiertas y de cultivos, si existen diversos estudios (por ejemplo, Josph *et al.* 2004, Martínez *et al.* 2005, Meyers *et al.* 2005, Pruitt *et al.* 2008). Ante la carencia de información básica acerca de la ecología de las especies de colúmbidos tropicales, siendo Los Tuxtlas una región con alta concentración de especies de palomas, y ante la grave deforestación reinante en la región, es urgente evaluar la abundancia, distribución de las especies, amplitud de nicho y sus preferencias de hábitat.

2. ANTECEDENTES

2.1 Estudios previos

En la región de los Tuxtlas, a pesar de existir registros de la presencia del 70% de las especies de palomas silvestres de México, no se han realizado estudios enfocados a ellas, pero tampoco existen estudios básicos sobre su ecología en los bosques tropicales de México. Entre la poca información existente se destaca el estudio sobre comportamiento durante la construcción del nido, incubación y crianza en cautiverio de la paloma perdiz tuxtleña *Geotrygon carrikeri* (Cornejo y Osorio 2008). Tampoco existen muchos estudios en general sobre las especies de palomas que habitan los bosques tropicales. Otro de los pocos estudios disponibles para las palomas en el Neotrópico proviene de Costa Rica, en donde se reporta a dos individuos de *Claravis mondetoura*, con observaciones acerca de su vocalización, y la respuesta ante la reproducción de vocalizaciones en zonas abiertas y relictos de bosque con encinos (*Quercus sp.*) (Sánchez *et al.* 2006). En otro estudio en Ecuador se describió por primera vez el nido y proceso de incubación de *Claravis mondetoura* en hábitat de bambú (*Chusquea sp.*) (Greeney *et al.* 2007).

A pesar de no existir en Los Tuxtlas estudios enfocados en palomas, se ha generado información muy básica sobre ellas en estudios enfocados sobre la avifauna de la región. Los primeros estudios se basaron en la colecta de ejemplares para inventarios, documentando su presencia y su situación taxonómica. Por ejemplo, Carriker Jr. colectó un ejemplar de *Geotrygon carrikeri* en el volcán San Martín (Wetmore 1941). Las primeras observaciones sobre uso de hábitat, abundancia relativa, y comportamiento de las especies residentes fueron realizadas por Edwards y Tashian en 1959, quienes registraron como aves asociadas al interior del bosque tropical perennifolio a *Patagioenas speciosa*, *Patagioenas nigrirostris* (primer registro para el área), *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon montana*. También reportaron para zonas de borde de bosque tropical perennifolio a *Patagioenas flavirostris*, *Columbina inca*, *Columbina minuta*, *Columbina talpacoti* y *Claravis pretiosa* (primer registro para el área). Encontraron también que palomas y pichones presentaban abundancias similares tanto en el borde como en el interior del bosque, aunque no precisan las especies. Además describen un nido de *Geotrygon montana*, el comportamiento solitario de *Patagioenas nigrirostris* y la vocalización desde el dosel de *Claravis pretiosa*.

Winker y colaboradores (1992), publicaron un estudio que incluyó observaciones del periodo 1973 a 1986 para Los Tuxtlas. En este estudio se aporta nueva información sobre ocurrencia, movimientos y abundancia de *Zenaida asiatica* y *Columbina passerina* entre varias especies de aves. Para la paloma *Zenaida asiatica* observaron migraciones regionales hacia zonas cercanas a la costa durante la primavera y el otoño. La especie *Columbina passerina* fue reportada en mayor abundancia que en estudios anteriores, sugiriendo como causa a la deforestación que genera más hábitats abiertos, también sugieren movimientos migratorios fuera de Los Tuxtlas durante el invierno. En 1997, Estrada y colaboradores analizaron la respuesta de la avifauna de los hábitats de Los Tuxtlas a la presencia de hábitats modificados por el hombre, y encontraron que la distancia de aislamiento y la perturbación continua por factores humanos fueron variables determinantes sobre la riqueza de aves, además de que la agricultura con árboles y las cercas vivas tuvieron mayor riqueza y abundancia que los cultivos sin árboles. Aunque no se enfocaron a palomas, reportaron y describieron asociaciones de 10 especies de palomas a ciertos hábitats. Entre estas asociaciones reportan para ambientes arbolados a *Patagioenas flavirostris*, *Patagioenas nigrirostris*, *Claravis pretiosa*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon montana*; reportaron como relativamente tolerantes a *Columbina inca* utilizando hábitats arbolados y no arbolados, a *Columbina passerina* usando cercas vivas, cultivos, y hábitats no arbolados, a *Columbina talpacoti* hábitats arbolados y no arbolados, y a *Zenaida asiatica* utilizando cultivos de cereales. Otro estudio se enfocó a evaluar la riqueza de especies de aves que usan las franjas de vegetación (cercas vivas, franjas de vegetación remanente y vegetación ribereña), en él se observó a cinco especies de palomas haciendo uso de la vegetación, con asociación de algunas de ellas a hábitats específicos. Se observó a *Patagioenas flavirostris* utilizando los tres tipos de hábitat. *Columbina inca* en cercas vivas, y vegetación ribereña, *Columba nigrirostris* y *Columbina talpacoti* en cercas vivas y remanentes de selva, mientras que *Leptotila verreauxi* únicamente en vegetación remanente (Estrada *et al.* 2000). En otro estudio mas reciente sobre aves terrestres migratorias en el que se evaluó y comparó la presencia y abundancia de aves entre fragmentos de bosque, y hábitats modificados por el ser humano, se encontró a *Zenaida asiatica* nuevamente presente en cultivos (Estrada y Coates-Estrada 2005).

2.2 Situación actual de la Familia Columbidae en México

En México diez especies, y tres subespecies de colúmbidos están listados en alguna categoría de riesgo por la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Cuatro de las especies listadas han sido registradas en Los Tuxtlas: la paloma-perdiz tuxtleña *Geotrygon carrikeri* (en peligro de extinción), la tórtola pecho-morado *Claravis mondetoura* (en peligro de extinción), la paloma escamosa *Patagioenas speciosa* (sujeta a protección especial), y la paloma triste *Patagioenas nigrirostris* (sujeta a protección especial). Además *Geotrygon carrikeri*, a nivel internacional, es considerada en peligro de extinción global (Endangered) por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) (AOU 2009, IUCN 2009, DOF 2010). Adicionalmente, la paloma perdiz tuxtleña (*Geotrygon carrikeri*) es la única especie de paloma endémica a México. Históricamente se le reportó habitando en el bosque tropical perennifolio y bosque mesófilo de montaña en un intervalo de elevación desde los 350 msnm hasta los 1500 msnm. Pero parece que la pérdida de vegetación original la afecta gravemente, estimándose que la especie ha quedado más restringida en su distribución, hacia las zonas de mayor altitud de Los Tuxtlas, en la Sierra de Santa Marta y el volcán San Martín Tuxtla (Howell y Webb 1995, Díaz 2003, Van Perlo 2006). Otras especies ya desde hace 50 años se reportaban como raras o escasas, como la tórtola pecho morado *Claravis mondetoura*, que ha sido registrada para México a partir de sólo seis localidades de las montañas de Chiapas y Veracruz, o la paloma colorada *Patagioenas cayennensis* que se encuentra de forma esporádica en los bosques tropicales del sureste del país, incluyendo Los Tuxtlas, aunque se le reporta una amplia distribución para Centro y Sudamérica (Leopold 1959).

2.3 Características generales de la Familia Columbidae

Los Colúmbidos son aves de cuerpo grande y cabeza pequeña, la cola puede ser corta y cuadrada, o larga y puntiaguda. Sus picos son delgados y las patas cortas y resistentes. Los colores de los plumajes son en general grises, café o rosas, las patas son rojizas o rojas. Existe poco dimorfismo sexual entre sexos. Las especies mexicanas con dimorfismo más notable son: *Patagioenas speciosa*, *Columbina passerina*, *Columbina talpacoti*, *Claravis pretiosa*, *Claravis mondetoura* y *Geotrygon montana*. Las vocalizaciones son distintivas de cada especie, lo que

permite identificarlas claramente. Se pueden agrupar en especies arbóreas y terrestres de acuerdo al hábitat donde se alimentan, aunque algunas lo hacen en ambos (Howell y Webb 1995). La dieta está compuesta en general por frutas, semillas, flores, brotes e invertebrados. Los nidos son plataformas de ramas y otros materiales vegetales colocados en arbustos o árboles, algunas especies anidan en el suelo. Ponen de uno a dos huevos blancos, o beige en algunas especies de *Leptotila* y *Geotrygon*, rosado en *Geotrygon carrikeri*, y beige en *Geotrygon montana* (Edwards y Tashian 1959, Howell y Webb 1995, Schaldach 1997). En Los Tuxtlas todas las especies residentes de la Familia tienen cinco o seis episodios de anidación al año (Schaldach 1997).

Entre las palomas de México, las mayores tallas las presentan los pichones, como *Patagioenas leucocephala* y *Patagioenas fasciata*, que alcanzan 38 centímetros, mientras que la menor talla la tiene la tortolita pecho liso *Columbina minuta* con 14.5 centímetros (Howell y Webb 1995).

3. JUSTIFICACIÓN

A pesar de que en la región de Los Tuxtlas se han efectuado múltiples estudios avifaunísticos desde hace muchos años, y que destaca como la zona con bosque lluvioso más norteño del hemisferio, poca atención han tenido las especies de la familia Columbidae. Aunque Los Tuxtlas presenta la única población de *Geotrygon carrikeri*, (endémica y en Peligro de extinción) y otras tres especies en categorías de riesgo (*Claravis mondetoura*, *Patagioenas speciosa* y *Patagioenas nigrirostris*), no existen estudios ni monitoreo sobre las poblaciones de palomas, desconociéndose la situación actual que presentan todas las especies de la familia Columbidae. Sin embargo, a pesar de la poca información disponible, los pocos estudios revelan que las especies usan ambientes arbolados. Por lo tanto, es razonable hipotetizar que factores como la deforestación y la cacería, las afecten negativamente en su uso de hábitat, abundancia y distribución en la región. En general, es poca la información sobre biología, y ecología de los colúmbidos del Neotrópico, a pesar de la urgencia ante la pérdida y fragmentación de los bosques tropicales y mesófilos, que son el hábitat de la mayoría de estas especies. Ante este escenario, es fundamental confirmar la presencia de las especies, conocer sus preferencias de hábitat, su distribución y las abundancias actuales asociadas a los diferentes ambientes naturales y modificados en Los Tuxtlas, como base de conocimiento para su conservación a largo plazo.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Definir tanto la abundancia, el uso y las preferencias de hábitat actuales, como la amplitud de nicho y la distribución potencial de las especies de la familia Columbidae, en la Reserva de la Biósfera de los Tuxtlas, Veracruz.

4.2 Objetivos particulares

- ❖ Estimar y comparar la abundancia relativa de las especies entre los hábitats dónde se registren.
- ❖ Evaluar el uso y preferencias de hábitat de las especies con más registros.
- ❖ Calcular la amplitud de nicho ecológico en el uso de hábitat de las especies con más registros.
- ❖ Generar modelos de distribución potencial para las especies con suficientes registros.
- ❖ Estimar el hábitat primario disponible y caracterizar las variables climáticas asociadas a las áreas de distribución potencial.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio

La región de Los Tuxtlas se localiza al sur del estado de Veracruz, en la costa del Golfo de México, ocupa un área mayor a 3,300 km² y constituye el extremo oriental del Eje Volcánico Transversal (Dirzo *et al.* 1997, Guevara *et al.* 2004). Allí se encuentra la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas con una superficie total decretada de 1551.122 km² (Fig. 1) (DOF 1998, SEMARNAP 1998). Las mayores elevaciones están representadas por tres volcanes: el San Martín Tuxtla al noroeste (1,680 msnm), el Santa Marta (1,680 msnm) y el San Martín Pajapan (1180 msnm), ambos al sureste (INEGI 2000, 2003). Al presentar Los Tuxtlas un relieve principalmente volcánico, también existen cerca de 300 conos cineríticos (Martín-Del Pozzo 1997).

Entre los grupos más importantes de suelo presentes en la región, de acuerdo a su extensión, están los luvisoles y acrisoles con 34.2% de la superficie de la sierra, los andosoles en 21%, feozems en 18% y vertisoles en 13%. El tipo de suelo más común es el feozem háplico (Campos 2004).

En las zonas más cálidas, el clima es semicálido húmedo con lluvias todo el año (A)C(fm), en las laderas es el más húmedo de los climas cálidos con lluvias todo el año Af(m), y en la costa es cálido húmedo con lluvias en verano Am. La temperatura máxima es de 30 a 36 °C en mayo, mientras que las temperaturas más bajas (10 a 16 °C) se presentan en enero. La precipitación media anual es entre 1,500 y 4,500 mm, el régimen lluvioso es marcadamente estacional. El mes más seco en general es mayo y los más lluviosos van desde julio hasta noviembre (Soto y Gama 1997).

La red fluvial de Los Tuxtlas es principalmente radial debido a la topografía, con tres principales vertientes: a) hacia el norte y noreste, con desembocadura al Golfo de México directamente o la laguna costera de Sontecomapan; b) hacia el sureste, en la subcuenca del río Coatzacoalcos y de la laguna del Ostión; y c) una vertiente continental, hacia el sur y suroeste, que forma parte de la cuenca del Papaloapan. En esta vertiente se encuentra el lago de Catemaco (Martín del Pozzo 1997, Vázquez *et al.* 2004).

Las comunidades vegetales se pueden agrupar en bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino y pino-encino, bosque de encino, sabana, manglar,

vegetación de dunas costeras y campos agropecuarios (incluye cultivos arbóreos y no arbóreos, así como pastizales inducidos dedicados al ganado) (SEMARNAP-UNAM 2000, Castillo-Campos y Laborde 2004).

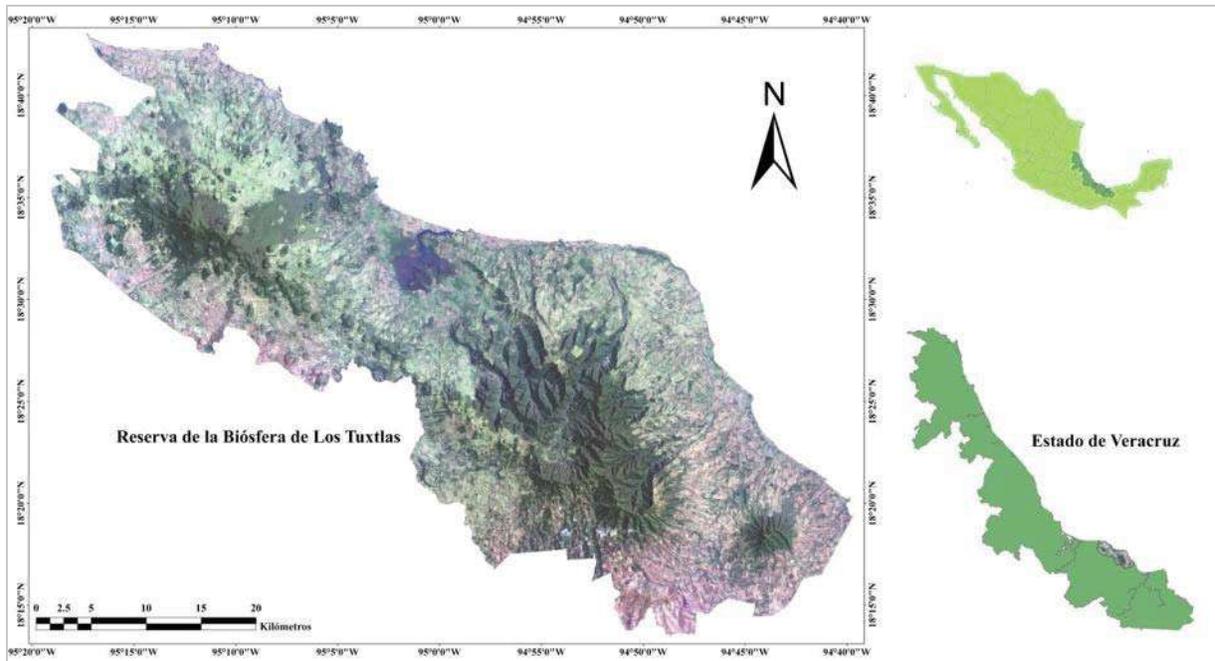


Figura 1. Localización de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas (NASA Landsat Program 2000, CONABIO 2010, CONANP 2010).

5.2 Trabajo de campo preliminar

Se realizó una primera salida de campo exploratoria y se establecieron rutas de transectos en sitios que presentaron los tipos de vegetación que en la literatura son señalados como el hábitat de las especies: principalmente bosque tropical perennifolio y bosque mesófilo de montaña, incluyéndose también zonas agropecuarias como control (Leopold 1959, Howell y Webb 1995, Schaldach y Escalante-Pliego 1997). Los transectos fueron de 3 kilómetros de longitud y se efectuaron sobre de veredas y caminos poco transitados. Se aplicaron tres transectos por zona, totalizando 12 transectos.

5.3 Puntos de conteo

En las cuatro salidas posteriores se efectuaron rutas de puntos de conteo, que son más útiles que los transectos cuando el terreno es muy irregular. Los puntos de conteo han sido empleados en el estudio de aves crípticas sedentarias de bosques lluviosos (Shankar-Raman 2003). Además han sido empleados en evaluar detectabilidad, variación espacio-temporal, y densidad de especies de Colúmbidos en Puerto Rico (Rivera-Milán 1995). Las rutas se establecieron de forma sistemática sobre veredas por el interior del bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino y en áreas con fragmentos de bosque de diferentes tamaños, árboles dispersos y cercas vivas (áreas agropecuarias). Se establecieron sesiones de 10 puntos a intervalos de no menos de 200 metros entre puntos, con duración de 10 minutos; sin embargo no siempre fue posible completar los 10 puntos, debido a la disponibilidad de hábitat muestreado. Se registraron todos los colúmbidos detectados a cualquier distancia, tanto visual como auditivamente. En cada registro se anotaron los siguientes datos: especie, número de individuos, hora de registro, distancia, actividad (percha, vocalización, forrajeo o vuelo); las aves registradas sólo mediante vocalización se consideraron como un solo individuo. Los conteos se efectuaron entre las 6:30 y las 11:30 horas aproximadamente. Para cada punto se registraron las coordenadas geográficas, altitud y tipo de vegetación.

Los nombres científicos y el arreglo taxonómico corresponden al establecido por la Unión de Ornitólogos Americanos en la AOU Check-list of North American Birds (AOU 1998) y subsecuentes suplementos. Los nombres comunes se basaron en el listado propuesto por Escalante *et al.* (1996).

5.4 Riqueza de especies por tipo de vegetación

Para determinar la riqueza de especies en cada uno de los tipos de vegetación muestreados en este estudio, se consideraron todos los registros de Colúmbidos sin importar el método usado para obtenerlos y anotándose como presencia o ausencia para cada tipo de vegetación

5.5 Abundancia relativa

La abundancia relativa en los transectos se obtuvo dividiendo el número de individuos entre el número de kilómetros recorridos por zona, para obtener el número de individuos registrados por kilómetro.

Para estimar la abundancia relativa en los puntos de conteo, se utilizó el número de individuos de cada especie divididos entre el total de puntos realizados.

5.6 Análisis estadísticos

Se comparó el número de individuos registrados por punto en cada hábitat de cada una de las especies registradas. Para evaluar las diferencias entre las abundancias en el bosque tropical perennifolio, el bosque mesófilo de montaña, el bosque de pino y las áreas agropecuarias, se usó la prueba de Kuskal-Wallis usando los módulos de SAS (SAS 2000). El nivel de confianza empleado fue de 0.01.

Para analizar la existencia de diferencias de las abundancias entre especies y entre la suma de las abundancias entre hábitats, se usó un análisis lineal generalizado de distribución binomial, y se evaluó con una prueba de X^2 con un nivel de significancia de 0.01, en el software JMP.

5.7 Análisis de preferencia de hábitat

Para evaluar la hipótesis de que el hábitat fuera escogido equitativamente, se aplicó una prueba de G, y se usaron intervalos de Bonferroni para determinar si existía preferencia por algún hábitat particular (selección de hábitat) (Byers *et al.* 1984).

Prueba de G

$$\chi^2 = 2 \sum_{i=1}^n \left[u_i \ln \left(\frac{u_i}{Up_i} \right) \right]$$

Donde:

u_i = Número de observaciones usando el recurso i

$U =$ Número total de observaciones de uso $= \sum u_i$

$\chi^2 =$ Valor de Chi cuadrada con $(n - 1)$ grados de libertad

$n =$ Número de categorías de recurso

Intervalos de confianza de Bonferroni

$$\bar{p}_i - z_{\alpha/2k} \sqrt{\frac{\bar{p}_i(1 - \bar{p}_i)}{n}} \leq p_i \leq \bar{p}_i + z_{\alpha/2k} \sqrt{\frac{\bar{p}_i(1 - \bar{p}_i)}{n}}$$

Donde:

$\bar{p}_i =$ Proporción de uso

$z_{\alpha/2k} =$ Valor superior de la tabla normal estándar que corresponde a la probabilidad de $\alpha/2k$

$n =$ Número de observaciones.

$k =$ Número de categorías evaluadas

5.8 Análisis de amplitud de nicho ecológico

Se calculó la amplitud de nicho ecológico, utilizando el Índice de Levins (B) cuyos valores varían entre 1 (un tipo de recurso) y n (varios tipos de recursos) (Feisinger *et al.* 1981) y el Índice de Levins Estandarizado (Bst). En este estudio el recurso evaluado fue el hábitat con el número de puntos con registros de cada especie de paloma.

$$Bst = (B - 1)/(n - 1)$$

$$B = 1 / \sum p_i^2$$

Donde:

Bst= Índice de Levins estandarizado

B=Índice de Levins

$P_i =$ proporción de detecciones de la especie n en el recurso i.

$n =$ total de recursos usados

5.9 Distribución potencial

5.9.1 Algoritmo y capas de información

Para generar los modelos de distribución potencial, se usó el programa desktopGARP Versión 1.1.6 (Genetic Algorithm for Rule-set Production) (disponible en www.nhm.ku.edu/desktopgarp/). GARP utiliza un algoritmo genético para la búsqueda de asociaciones entre variables ambientales y la ocurrencia conocida de las especies, contrastándola con las características ambientales a lo largo de toda el área de estudio. Este algoritmo ha mostrado excelente capacidad para generar modelos precisos bajo condiciones difíciles de análisis y ha demostrado buen rendimiento en estudios comparativos recientes (Peterson *et al.* 2002, Stockwell y Peterson 2002, Papes y Gaubert 2007, Peterson *et al.* 2007, Tsoar *et al.* 2007, Ortega-Huerta y Peterson 2008).

Como insumos se emplearon todas las coordenadas que se obtuvieron en campo, que fueron seleccionados para evitar la concentración de registros, en particular si diferían por pocos segundos de longitud o latitud (Martínez-Meyer, 2005).

La información para generar los modelos fueron capas de información climática con una resolución de 1 Km² por pixel, sin embargo para usar una resolución más fina, acorde al tamaño de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas (1551.22 km²), se generaron capas de 30 m² por pixel, para lo cual se aprovechó la propiedad de autocorrelación espacial. Se usó la herramienta Hawth's Tools en Arc Map, se generó primero un archivo con 3000 puntos de muestro sobre el área de Los Tuxtlas y zonas adyacentes, para posteriormente con la misma herramienta tomar una muestra de cada capa de información climática (cada punto muestreo un valor de la variable), y finalmente en Spatial Analyst se calculó la distancia inversa ponderada, con lo que el programa calculó los valores intermedios entre los puntos muestreados, en este paso se asignó la resolución, así se obtuvieron todas las capas de información para la región.

La información de temperatura y precipitación, se obtuvo de WORLDCLIM (www.worldclim.org), sin embargo no se usaron las 19 variables disponibles, debido a que estas están correlacionadas, y para evitar sobreajuste de los modelos, sólo se usaron ocho variables que están menos correlacionadas (Loiselle *et al.* 2008). Las variables climáticas usadas fueron:

1. Temperatura media anual (BIO 1)
2. Media del rango diurno de temperatura [media mensual (máx. temp.-min. temp)] (BIO 2)
3. Isotermalidad (media del rango diurno de temperatura/(estacionalidad de la precipitación)*100) (BIO 3)
4. Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar *100) (BIO 4)
5. Precipitación anual (BIO 12)
6. Precipitación del mes más seco (BIO 14)
7. Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación) (BIO 15)
8. Precipitación del trimestre más cálido (BIO 18)

En cada modelo se programó a GARP para que hiciera 100 replicas con 1000 iteraciones como máximo y que usara 50% de los datos para generar el modelo (*training points*), no obstante, para aquellas especies con menos de 15 registros se cambió el porcentaje, para que usara el 100% para entrenar el modelo (CONABIO 2011).

5.9.2 Selección de modelos

Debido la característica estocástica del algoritmo genético, se aplicó la opción de que GARP seleccionara los 10 mejores modelos, con base en la distribución óptima del error para las réplicas, que considera valores de tasa de error de omisión menores a 10%, mismos que serán sumados para obtener finalmente un mapa compuesto que representará en el espacio geográfico la distribución de las condiciones ambientales adecuadas para cada especie (Anderson *et al.* 2003, Soberón y Peterson 2005).

5.9.3 Reclasificación

Los modelos se visualizaron en un Sistema de Información Geográfica y se analizaron las coincidencias de los registros de campo con cada uno de los diez mejores modelos de cada especie, considerando como las áreas de distribución potencial aquellas que en el consenso de modelos, tuvieran la mayor coincidencia con los registros no usados para entrenar el modelo.

Finalmente los modelos seleccionados fueron sumados para obtener un solo archivo raster que fue reclasificado para tener solo dos categorías de áreas, una con las condiciones adecuadas para la especie y otra con las que no las tienen.

Para los modelos que se obtuvieron a partir de menos de 15 registros, y para los cuales no se contaron con puntos adicionales que permitieran usar el mismo criterio de reclasificación explicado arriba, se tomó la decisión de sumar los diez mejores modelos, y sólo considerar áreas de condiciones óptimas aquellas dónde hubo coincidencia de todos los modelos.

5.9.4 Validación de modelos

Los registros depurados de cada especie se dividieron al azar, un 50% para generar el modelo y el otro 50% para evaluar el desempeño del modelo. La división se realizó usando la extensión Mila Utilities 3.2 de Arc View GIS 3.2®.

Sobre los modelos de cada especie se sobrepusieron las coordenadas que no se usaron para generarlos, después se observó cuántos de ellos se ubicaron en las áreas de distribución potencial y cuántos fuera y después se aplicó una prueba de χ^2 , para determinar si el número de puntos dentro era mayor que lo esperado al azar.

5.9.5 Hábitat disponible y caracterización de variables climáticas

Se usó la información de la capa de uso y cobertura del suelo creada por la CONANP para la Reserva de la Biósfera a partir de imágenes satelitales Spot de los años 2004 y 2005. Esta capa se contrastó sobre el modelo de cada especie para identificar y delimitar las áreas de hábitats primarios disponibles en base a las categorías de vegetación. Además, en cada modelo se contrastó la información de las ocho variables climáticas usadas para generarlos, para identificar los rangos de temperatura y precipitación que son los óptimos para la distribución de las especies en la Reserva. Se aclara que esta evaluación se hizo sólo para las especies con modelos suficientemente robustos, o sea que contaron con los puntos necesarios para validación y reclasificación.

6. RESULTADOS

Se visitó la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, Veracruz, de marzo a mayo del 2010 y de marzo a julio de 2011. En el primer año se realizaron 36 kilómetros de transectos sobre rutas preestablecidas en otro estudio (De Labra *et al.* 2010) y se puso en práctica el método de puntos de conteo, totalizando 109 puntos. También ocho recorridos exploratorios vespertinos fueron aplicados, además de cinco puntos fijos vespertinos. En el segundo año se aplicaron un total de 198 puntos de conteo. Adicionalmente, en todos los periodos se registraron todos los individuos observados de forma ocasional y entre desplazamientos por el terreno.

6.1 Resultados generales

En total se obtuvieron 423 registros (encuentros-observaciones) que corresponden a 512 individuos de 12 especies (Anexo 1). Con el método de transectos se obtuvieron 55 registros (81 individuos), en puntos de conteo se obtuvieron 164 registros (204 individuos), en punto fijo se obtuvieron 16 registros (19 individuos), en recorridos exploratorios se obtuvieron 176 registros (186 individuos), y en observaciones ocasionales se obtuvieron seis registros (22 individuos). La especie con mayor cantidad de registros fue *Leptotila verreauxi* (125) y la especie con la menor cantidad fue *Patagioenas cayennensis* (1). Con el método de puntos de conteo se observó un patrón similar, *Leptotila verreauxi* con la mayor cantidad (49), las que tuvieron menos fue *Patagioenas cayennensis* (1) y *Columbina talpacoti* (1). Con el método de punto fijo la especie con más registros fue *Patagioenas flavirostris*, (8) la que menos obtuvo fue *Leptotila plumbeiceps* (1). En recorridos exploratorios la especie con más registros fue *Leptotila verreauxi* (55), mientras que la especie con menos registros fue *Columbina inca* (1), en observaciones ocasionales sólo se registraron *Patagioenas flavirostris* y *Zenaida asiatica* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Registros e individuos (entre paréntesis) por especie y por método .

Método	<i>Patagioenas cayennensis</i>	<i>Patagioenas speciosa</i>	<i>Patagioenas flavirostris</i>	<i>Patagioenas nigrirostris</i>	<i>Zenaida asiatica</i>	<i>Columbia inca</i>	<i>Columbina talpacoti</i>	<i>Claravis pretiosa</i>	<i>Leptotila verreauxi</i>	<i>Leptotila plumbeiceps</i>	<i>Geotrygon carrikeri</i>	<i>Geotrygon montana</i>
Transectos (12)	0	0	28 (52)	0	2 (3)	0	2 (3)	1 (1)	16 (16)	0	6 (6)	0
Puntos de conteo (307)	1 (1)	2 (3)	11 (17)	8 (10)	3 (4)	3 (3)	1 (1)	7 (11)	49 (55)	33 (39)	44 (56)	2 (4)
Punto fijo (5)	0	0	8 (11)	0	0	0	0	0	5 (5)	1 (1)	2 (2)	0
Recorridos exploratorios (13)	0	0	17 (25)	4 (4)	3 (3)	1 (1)	3 (5)	12 (12)	55 (55)	38 (38)	38 (38)	5 (5)
Observaciones ocasionales (6)	0	0	3 (14)	0	3 (8)	0	0	0	0	0	0	0
Total	1 (1)	2 (3)	67 (119)	12 (14)	11 (18)	4 (4)	6 (9)	20 (24)	125 (131)	78 (78)	90 (102)	7 (9)

6. 2 Riqueza registrada en cada tipo de vegetación.

El hábitat donde se registró el mayor número de especies de colúmbidos fue el bosque tropical perennifolio con 10 especies (83.3 % del total registrado), seguido del bosque mesófilo de montaña con 8 especies (66.6% del total registrado). En el bosque de pino-encino se registraron 4 especies (33.3% del total registrado) y las áreas agropecuarias tuvieron 6 especies (50% del total registrado). Dos especies sólo se registraron en el bosque tropical perennifolio (*Patagioenas cayennensis* y *Patagioenas nigrirostris*), mientras que una especie sólo en bosque mesófilo de montaña (*Patagioenas speciosa*). En el bosque de pino-encino y en las áreas agropecuarias no se registraron especies como exclusivas. El bosque tropical perennifolio y el bosque de pino-encino compartieron a *Columbina inca*. El bosque tropical perennifolio y el bosque mesófilo de montaña compartieron dos especies: *Geotrygon carrikeri* y *Geotrygon montana*. El bosque tropical perennifolio, el bosque mesófilo de montaña y las áreas agropecuarias compartieron tres especies: *Patagioenas flavirostris*, *Claravis pretiosa* y *Leptotila plumbeiceps*. El bosque mesófilo de montaña, el bosque de pino-encino y las áreas agropecuarias compartieron a *Zenaida asiatica*. El bosque tropical perennifolio, el bosque de pino-encino y las áreas agropecuarias compartieron a *Columbina talpacoti*. La única especie presente en los cuatro tipos de vegetación fue *Leptotila verreauxi* (Cuadro 2).

Cuadro 2. Total de especies de colúmbidos por hábitat considerando todos los registros.

Especies	Bosque tropical perennifolio	Bosque mesófilo de montaña	Bosque de pino-encino	Áreas agropecuarias
<i>Patagioenas cayennensis</i>	1	0	0	0
<i>Patagioenas speciosa</i>	0	1	0	0
<i>Patagioenas flavirostris</i>	1	1	0	1
<i>Patagioenas nigrirostris</i>	1	0	0	0
<i>Zenaida asiatica</i>	0	1	1	1
<i>Columbina inca</i>	1	0	1	0
<i>Columbina talpacoti</i>	1	0	1	1
<i>Claravis pretiosa</i>	1	1	0	1
<i>Leptotila verreauxi</i>	1	1	1	1
<i>Leptotila plumbeiceps</i>	1	1	0	1
<i>Geotrygon carrikeri</i>	1	1	0	0
<i>Geotrygon montana</i>	1	1	0	0

6.3 Abundancia relativa

6.3.1 Abundancia relativa por transectos.

La mayor abundancia relativa se obtuvo para *Patagioenas flavirostris* en la zona de Ruiz Cortines con 2 individuos/kilómetro, esta especie es en general la que presentó los mayores valores de abundancia relativa. La menor abundancia se registró para *Columbina talpacoti* y *Claravis pretiosa* con 0.11 individuos/kilómetro en la zona de Sontecomapan y Ruiz Cortines, respectivamente. Para la paloma perdiz tuxtleña *Geotrygon carrikeri* se obtuvo 0.6 individuos/kilómetro también en Ruiz Cortines (Cuadro 3).

Cuadro 3. Abundancia relativa en transectos, en individuos por kilómetro.

	<i>Patagioenas flavirostris</i>	<i>Zenaida asiatica</i>	<i>Columbina talpacoti</i>	<i>Claravis pretiosa</i>	<i>Leptotila verreauxi</i>	<i>Geotrygon carrikeri</i>
Sontecomapan (9 km)	1.56	0.33	0.11	0	0.22	0
Miguel Hidalgo (9 km)	0.9	0	0	0	1.0	0
Ruiz Cortines (9 km)	2.0	0	0	0.11	0	0.6
Estación de Biología (9 km)	0.44	0	0.22	0	0.44	0

6.3.2 Abundancia relativa por puntos de conteo

Aquellas especies que fueron registradas en una o dos ocasiones, como *Patagioenas cayennensis* y *Patagioenas speciosa* no fueron consideradas dentro de este análisis, por representar valores de abundancia muy bajos. La especie más abundante fue *Geotrygon carrikeri*, con 0.44 individuos/punto en el bosque mesófilo de montaña, aunque *Leptotila verreauxi* estuvo presente en los cuatro tipos de vegetación muestreados con la abundancia más alta en general 0.18, 0.10, 0.41 y 0.20 individuos/punto, respectivamente. La menor abundancia correspondió a *Columbina inca* en el bosque tropical perennifolio (0.008 individuos/punto). (Fig. 2).

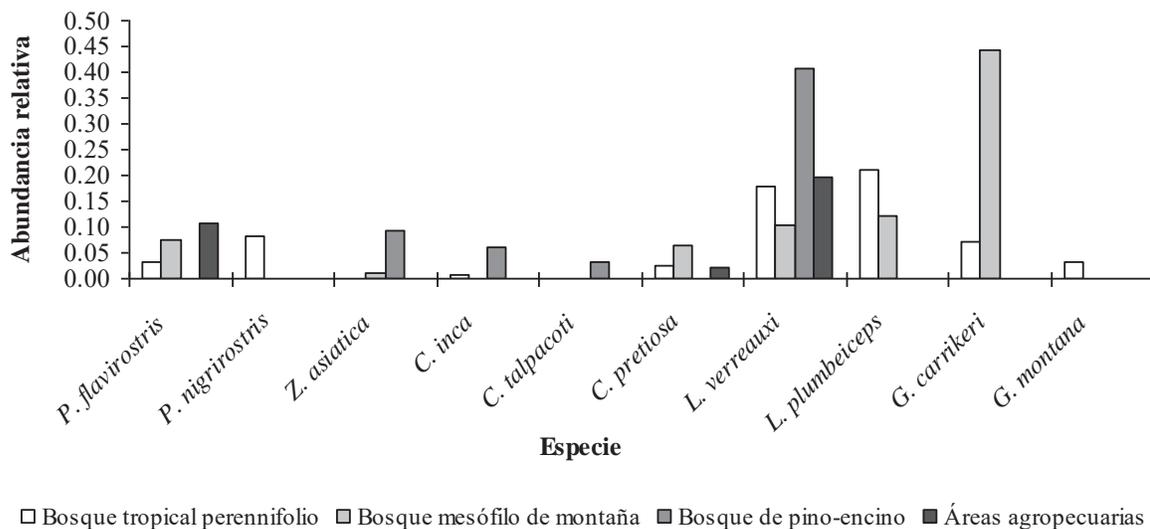


Figura 2. Abundancia relativa por hábitats mediante puntos de conteo.

6.4 Análisis estadísticos

Las especies con suficientes registros que permitieron estimar y comparar estadísticamente las abundancias relativas fueron: *Patagioenas flavirostris*, *Patagioenas nigrirostris*, *Claravis pretiosa*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon carrikeri*.

Con la prueba de Kruskal-Wallis para cuatro especies se encontraron diferencias significativas en sus abundancias entre hábitats: *Patagioenas nigrirostris* ($H=12.2467$, $gl.=3$, $p\leq 0.01$), *Leptotila verreauxi* ($H=17.8161$, $gl.=3$, $p\leq 0.01$), *Leptotila plumbeiceps* ($H=14.6369$, $gl.=3$, $p\leq 0.01$) y *Geotrygon carrikeri* ($H=52.6148$, $gl.=3$, $p\leq 0.01$), mientras que para dos especies no se encontraron diferencias: *Patagioenas flavirostris* ($H = 4.9726$, $gl. = 3$, $p=0.1738$) y *Claravis pretiosa* ($H = 2.0534$, $gl = 3$, $p=0.5614$).

Además se encontró, con el análisis lineal generalizado, que la abundancia entre especies resultó diferente significativamente ($X^2= 57.029542$; $g.l.= 5$; $p\leq 0.01$), de igual forma, la suma de las abundancia de las especies entre hábitats resultó significativamente diferente ($X^2= 23.03$; $g.l.= 3$; $p\leq 0.01$) (Fig. 3).

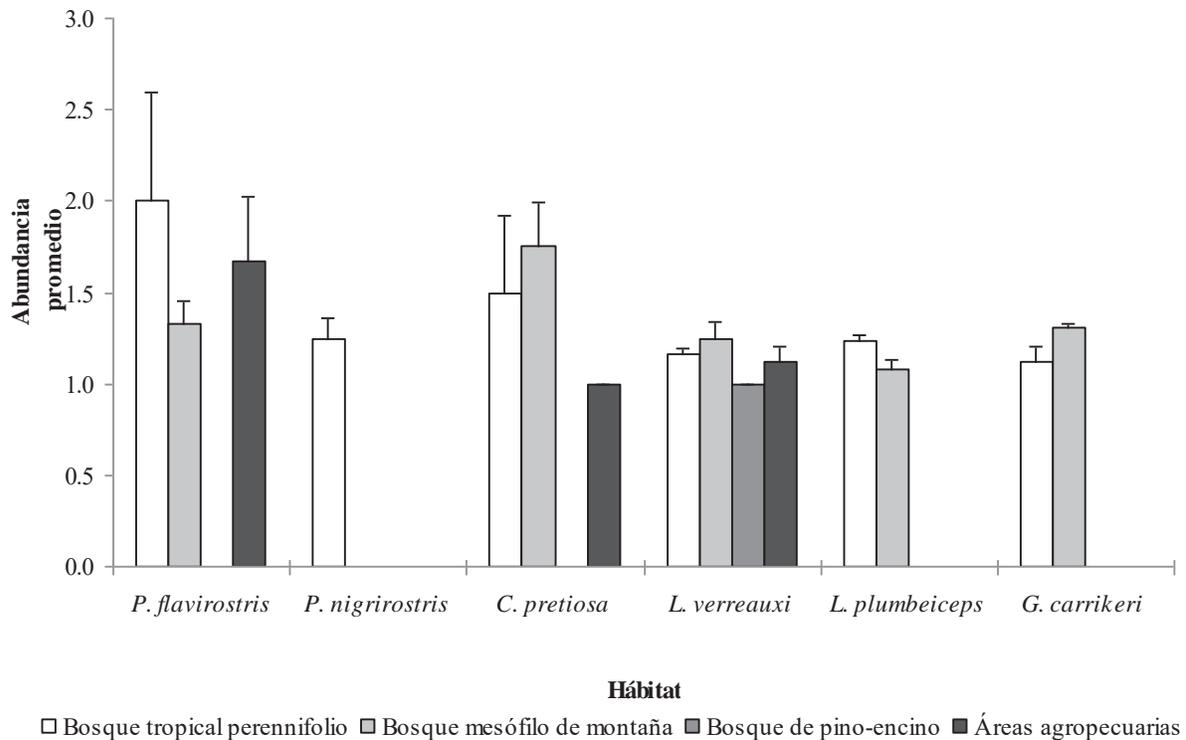


Figura 3. Abundancia promedio.

6.5 Preferencia de hábitat

Se evaluó la preferencia de hábitat para las especies, *Patagioenas flavirostris*, *Claravis pretiosa*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon carrikeri*. En ninguna de las cinco especies se encontró que el recurso “hábitat” fuese usado de forma equitativa a la disponibilidad de hábitat ($G= 24.2$; $P < 0.05$, $G= 17.31$; $P < 0.05$ y $G= 45.91$; $P < 0.05$; $G= 19.4$; $P < 0.05$; $G= 136.34$; $P < 0.05$ respectivamente). Se encontró que las cinco especies usaron más el bosque mesófilo de montaña que lo esperado. El bosque tropical perennifolio fue usado por *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon carrikeri* menos de lo esperado. Las áreas agropecuarias fueron usadas menos de lo esperado por *Claravis pretiosa* y más de lo esperado por *Leptotila verreauxi*. El bosque de pino-encino fue usado menos de lo esperado por *Leptotila verreauxi* (Cuadro 4).

Para una especie, *Patagioenas nigrirostris*, con registros sólo en el bosque tropical perennifolio (14 individuos) se consideró que este es su hábitat preferido.

Cuadro 4. Intervalos de confianza de Bonferroni para la proporción de uso observado en las especies de colúmbidos en cada tipo de hábitat, en comparación con la proporción de uso esperado de acuerdo a la disponibilidad de hábitat.

Especie	Hábitat	Disponibilidad de hábitat (has)	Proporción de uso esperado	Proporción de uso observado	Intervalos de confianza de Bonferroni
<i>Patagioenas flavirostris</i>	Bosque tropical perennifolio	61152.48	0.41	0.18	0 a 0.46
	Bosque mesófilo de montaña	5757.96	0.04	0.55	0.19 a 0.90*
	Áreas agropecuarias	80776.45	0.55	0.27	0 a 0.59
<i>Claravis pretiosa</i>	Bosque tropical perennifolio	61152.48	0.41	0.29	0 a 0.69
	Bosque mesófilo de montaña	5757.96	0.04	0.57	0.12 a 1.02*
	Áreas agropecuarias	80776.45	0.55	0.14	0 a 0.46*
<i>Leptotila verreauxi</i>	Bosque tropical perennifolio	61152.48	0.41	0.39	0.21 a 0.56
	Bosque mesófilo de montaña	5757.96	0.04	0.18	0.05 a 0.32*
	Bosque de pino-encino	2267	0.54	0.27	0.11 a 0.42*
	Áreas agropecuarias	80776.45	0.02	0.16	0.03 a 0.30*
<i>Leptotila plumbeiceps</i>	Bosque tropical perennifolio	61152.48	0.91	0.64	0.45 a 0.82*
	Bosque mesófilo de montaña	5757.96	0.09	0.36	0.18 a 0.55*
<i>Geotrygon carrikeri</i>	Bosque tropical perennifolio	61152.48	0.91	0.18	0.05 a 0.31*
	Bosque mesófilo de montaña	5757.96	0.09	0.82	0.69 a 0.95*

6.6 Amplitud de nicho ecológico

Se contó con suficientes registros para estimar la amplitud del nicho ecológico para tres especies, evaluando el recurso hábitat, en *Patagioenas flavirostris*, *Claravis pretiosa* y *Leptotila verreauxi*. En las tres especies se encontró el nicho amplio, sin embargo, la especie con mayor amplitud de nicho fue la paloma arroyera *Leptotila verreauxi* $Bst=0.85$ (Cuadro 5).

Cuadro 5. Índice de Levins (B) e Índice de Levins Estandarizado (Bst) para tres especies de colúmbidos.

Especie	Número de hábitat usados	B	Bst
<i>Patagioenas flavirostris</i>	3	2.47	0.73
<i>Claravis pretiosa</i>	3	2.33	0.67
<i>Leptotila verreauxi</i>	4	3.56	0.85

6.7 Distribución potencial

6.7.1 Modelos

Sólo en cuatro especies se obtuvieron suficientes registros (un total mayor a 30 coordenadas) para modelar su distribución potencial, validarlos externamente mediante una subdivisión al azar de 50%, y también usar los puntos como criterio de decisión para reclasificar las áreas de condiciones aptas para la especie. Estas especies fueron *Patagioenas flavirostris*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon carrikeri* (Anexo 1). Para otras seis especies se contaron con menos de 15 registros: *Patagioenas nigrirostris*, *Zenaida asiatica*, *Columbina inca*, *Columbina talpacoti*, *Claravis pretiosa*, y *Geotrygon montana* (Anexo 2). Sólo *Claravis pretiosa* superaba los 10 registros, que es el mínimo sugerido para modelar con las metodologías estándar, aún así se modeló, pero no fue posible su validación, y el criterio usado para reclasificar los modelos fue más conservador, como se explica en la sección de materiales y métodos.

En el grupo de especies con modelos validados externamente, las especies con mayor superficie en condiciones aptas para su distribución fueron *Leptotila verreauxi* y *Patagioenas flavirostris*, con 1180.98 y 814.36 km². En el grupo para el que no se contó con validación, la especie con la mayor distribución potencial fue *Claravis pretiosa* con 776.94 km².

Al sobreponer la capa de uso de suelo y vegetación sobre los modelos de *Patagioenas flavirostris*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon carrikeri*, se observó respectivamente que sólo: 405.74 km² (49.82%), 572.31 km² (48.46%), 287 km² (65.86%) y 281.3 km² (74.71%) corresponden a hábitat original (Cuadro 6 y Anexo 3).

Cuadro 6. Área de distribución potencial y área que corresponde a hábitat arbolado.

Especie	Área total (Km²)	Área de hábitat arbolado (Km²)
<i>Patagioenas flavirostris</i> *	814.36	405.74
<i>Patagioenas nigrirostris</i>	134.58	-
<i>Zenaida asiatica</i>	521.71	-
<i>Columbina inca</i>	331.18	-
<i>Columbina talpacoti</i>	325.08	-
<i>Claravis pretiosa</i>	776.94	-
<i>Leptotila verreauxi</i> *	1180.98	572.31
<i>Leptotila plumbeiceps</i> *	435.73	287
<i>Geotrygon carrikeri</i> *	376.50	281.3
<i>Geotrygon montana</i>	469.53	-

*Especies cuyos modelos fueron validados externamente.

6.7.2 Disponibilidad de hábitat e intervalos ambientales

Al sobreponer la capa de vegetación sobre los modelos de *Patagioenas flavirostris*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon carrikeri*, se observó que las áreas agropecuarias ocuparon el mayor porcentaje de área en los modelos de *Patagioenas flavirostris* (49.07%) y *Leptotila verreauxi* (50.11%), mientras que el bosque tropical perennifolio fue el tipo de vegetación con más área dentro de las áreas de distribución potencial de *Leptotila plumbeiceps* (55.07) y *Geotrygon carrikeri* (59.1%) (Cuadro 7 y Anexo 3).

Cuadro 7. Área de distribución potencial y cobertura del suelo y de los modelos por especie.

Especie	Tipo de cobertura	Km ²
<i>Patagioenas flavirostris</i>	Bosque tropical perennifolio	363.7
	Bosque mesófilo de montaña	32.75
	Bosque de pino-encino	1.68
	Áreas agropecuarias	399.66
	Agua	8.97
	Manglar y selva inundable	7.61
<i>Leptotila verreauxi</i>	Bosque tropical perennifolio	520.34
	Bosque mesófilo de montaña	37.18
	Bosque de pino-encino	14.79
	Áreas agropecuarias	591.80
	Dunas costeras	0.13
	Agua	9.10
<i>Leptotila plumbeiceps</i>	Bosque tropical perennifolio	240.00
	Bosque mesófilo de montaña	45.13
	Bosque de pino-encino	1.87
	Áreas agropecuarias	148.69
	Agua	0.04
	<i>Geotrygon carrikeri</i>	Bosque tropical perennifolio
Bosque mesófilo de montaña		57.33
Bosque de pino-encino		1.43
Áreas agropecuarias		95.16
Agua		0.04

En los modelos de *Patagioenas flavirostris*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon carrikeri*, se evaluaron en las variables ambientales que se usaron para generar los modelos para caracterizar los intervalos de condiciones óptimas para su distribución potencial.

En las variables de la temperatura media anual, de la media del rango diurno de temperatura, la isothermalidad y la estacionalidad de la precipitación los modelos de las cuatro especies mostraron intervalos similares, aunque en la temperatura media anual *Geotrygon carrikeri* se ubicó en valores de temperatura inferiores (16.9 a 24.0 °C).

En la variable de la precipitación anual, ninguno de los cuatro modelos estuvo debajo de los 2000 mm, los modelos de *Patagioenas flavirostris* y *Leptotila verreauxi* se ubicaron en rangos más amplios, mientras que el rango más estrecho fue el del modelo de *Geotrygon carrikeri* (857 mm).

En la estacionalidad de la temperatura y la precipitación del mes más seco, los rangos de modelos de *Patagioenas flavirostris*, *Leptotila verreauxi* y *Leptotila plumbeiceps* presentaron intervalos similares y de amplitud parecida. En la estacionalidad de temperatura el modelo de *Geotrygon carrikeri*, se ubicó en un rango menor y debajo de los rangos de los otros modelos, también fue menor en la precipitación del mes más seco (52 a 80 mm).

En la precipitación del trimestre más cálido el rango más amplio fue el del modelo de *Leptotila verreauxi*, y el más estrecho fue el del modelo de *Leptotila plumbeiceps* (Anexo 4).

7. DISCUSIÓN

7.1 Presencia de las especies

Se encontraron 12 especies de colúmbidos en la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, de las 17 especies reportadas históricamente en la literatura, nueve de las cuales son especies residentes de ambientes arbolados. Comparando con otros estudios llevados a cabo en Los Tuxtlas, en los que se habían reportado diez especies (Edwards y Tashian 1959, Estrada *et al.* 1997), y cinco especies (Estrada *et al.* 2000), en este estudio se encontró mayor riqueza de colúmbidos. Al comparar la riqueza de colúmbidos con lo reportado en otras áreas del trópico húmedo, como Yaxchilán y Montes Azules en Chiapas, y La Sierra en Tabasco, donde ninguna supera siete especies (Puebla-Olivares 2002, Ramírez-Albores 2006, Arriaga-Weiss *et al.* 2008), Los Tuxtlas es la zona de bosque tropical húmedo con mayor riqueza de colúmbidos, especialmente de colúmbidos neotropicales. Es posible que esta riqueza se deba a su posición boreal en la región Neotropical, que hace confluir especies neárticas y neotropicales (Winker 1997). Además es de notar la heterogeneidad ambiental por los tipos de vegetación y la topografía que se desmarca totalmente de la planicie costera del Golfo de México.

La riqueza encontrada en este estudio teóricamente debió haber sido mayor ya que cinco de las especies reportadas en la literatura no se registraron en campo. Probablemente porque una de ellas, la paloma de collar (*Patagioenas fasciata*) es una especie esporádica en la región (Schaldach y Escalante-Pliego 1997), pero además habita comúnmente bosques de pino-encino entre los 1000 a 3000 msnm (Howell y Webb 1995); en Los Tuxtlas dicho hábitat está poco representado y no rebasa los 900 msnm (Castillo-Campos y Laborde 2004). La paloma huilota (*Zenaida macroura*), es migratoria de paso y sólo se observa en invierno en zonas abiertas y en la franja costera (Schaldach y Escalante-Pliego 1997), y dado que en este trabajo se muestreo de marzo a julio y en zonas alejadas de la costa no fue registrada en los sitios de muestreo. Otras dos especies no registradas en este estudio, la tórtola coquita (*Columbina passerina*) y la tórtola pecholiso (*Columbina minuta*), se sabe usan ambientes abiertos, como pastizales, cultivos no arbóreos y áreas urbanas (Winker *et al.* 1992, Howell y Webb 1995, Estrada *et al.* 1997, Schaldach y Escalante-Pliego 1997), a los que no se enfocó este proyecto, sin embargo tampoco han sido reportadas en estudios recientes que han

evaluado avifaunas en hábitats perturbados de los Tuxtlas, por lo que su presencia actual está en duda (Estrada *et al.* 1997, Estrada *et al.* 2000). Finalmente, otra especie no encontrada en este estudio, es la tórtola pecho-morado (*Claravis mondetoura*) que es una especie considerada en la literatura como muy rara, con registros muy locales a lo largo de su distribución, y presumiblemente ligada al florecimiento de bambú (*Chusquea* spp.) (Leopold 1959, Howell y Webb 1995, Ceballos y Márquez-Valdelamar 2000). Históricamente se había reportado para Los Tuxtlas en los bosques de pino-encino que se encuentran en elevaciones menores a los 900 msnm, y ya se ponía en duda su residencia y la posibilidad de observarla de nuevo en la región (Schaldach y Escalante-Pliego 1997). No obstante que en este proyecto no fue detectada, existen reportes recientes (2007) en la localidad Pipiapan al norte del lago de Catemaco (GBIF 2000) fuera del área donde históricamente se le había reportado, es importante señalar que estos reportes no cuentan con pruebas contundentes como ejemplares colectados o fotografías, y como ya habían señalado Schaldach y Escalante-Pliego (1997) para las especies raras de Los Tuxtlas, es imprescindible la colecta para contar con pruebas de su presencia en la región, por lo que los registros mencionados no se consideran veraces, y no se descarta que para comprobar de forma fiable la presencia y permanencia de la especie en Los Tuxtlas se requiera de un trabajo a largo plazo que incluya un monitoreo sistemático en la Reserva, con énfasis en los sitios donde se le ha reportado.

Entre las especies registradas, hay dos con sólo uno y dos registros respectivamente: *Patagioenas cayennensis* y *Patagioenas speciosa*. La paloma colorada *Patagioenas cayennensis* se registró en una ocasión (de forma auditiva) en bosque tropical perennifolio, aunque históricamente se le reportaba también en áreas abiertas, y se le consideraba una especie relativamente común (entre 3-8 individuos observados, pero no diario) (Schaldach y Escalante-Pliego 1997). Sin embargo en un estudio posterior ya no fue reportada (Estrada *et al.* 2000). Es de considerar que en Los Tuxtlas se delimitaría su distribución más norteña, ya que su distribución en el área no es reconocida en la literatura especializada (Howell y Webb 1995, Van Perlo 2006). Por otra parte esta especie ya anteriormente se consideraba como esporádica para los bosques tropicales del Sureste de México (Leopold 1959). Su rareza en la región puede deberse a una combinación de aspectos, como estar en los límites de distribución, y tal vez la perturbación del hábitat principal, aunque en el área de Palenque, se ha encontrado un aumento de la especie relacionado a la perturbación (Patten *et al.* 2010). Esta

especie se encontraba listada en la NOM-059-ECOL-2001 (DOF 2002), no obstante, en la más reciente versión se excluyó, a pesar de que no existe ningún estudio enfocado a reconocer su distribución actual o evaluar el estado de sus poblaciones, por lo que se recomiendan estudios enfocados a esta especie que justifiquen su exclusión o inclusión en la Norma oficial mexicana NOM-059-ECOL (DOF 2010).

La paloma escamosa *Patagioenas speciosa*, fue registrada en dos ocasiones en bosque mesófilo de montaña, y es una especie que ha sido considerada como rara en Los Tuxtlas (Edwards y Tashian 1959, Schaldach y Escalante-Pliego 1997).

Tres palomas para las que se obtuvieron pocos registros son *Zenaida asiatica*, *Columbina inca* y *Columbina talpacoti*, que han sido consideradas como comunes en el área (Schaldach y Escalante-Pliego 1997). Es posible que los pocos registros de este estudio se deban a que la mayoría de los conteos se efectuaron por el interior de la vegetación primaria, y estas especies han sido encontradas asociadas a bordes del bosque, y áreas abiertas y perturbadas (Edwards y Tashian 1959, Estrada *et al.* 2000, Estrada y Coates-Estrada 2005).

Otra especie para la que se obtuvieron pocos registros es *Geotrygon montana*, para la cual en estudios desde hace 50 años ya era considerada como poco común (Edwards y Tashian 1959, Schaldach y Escalante-Pliego 1997). Para esta especie se encontró en la literatura algunas diferencias con respecto al uso y preferencias de hábitat. Las primeras observaciones históricas la señalan como habitante del interior del bosque tropical perennifolio (Edwards y Tashian 1959), pero más recientemente se le sitúa en bordes, vegetación secundaria, cultivos arbolados e incluso áreas abiertas como pastizales (Schaldach y Escalante-Pliego 1997, Estrada *et al.* 1997). En este estudio sólo se le observó en el interior de bosque tropical perennifolio, y también en el bosque mesófilo de montaña, este último hábitat no había sido reportado para esta especie en Los Tuxtlas, aunque se conoce de su presencia en este tipo de bosque en México (Howell y Webb 1995, Martínez-Morales 2007). Esta especie fue considerada en el listado de Winker (1997) sobre especies de aves extirpadas, en peligro y amenazadas de Los Tuxtlas, como una especie cuya supervivencia a largo plazo es cuestionable.

7.2 Abundancia relativa

En solo el 50% de las especies de palomas registradas en este estudio fue posible hacer comparaciones de la abundancia entre los tipos de vegetación. Aunque una comparación directa con lo observado históricamente es muy difícil por el diseño de los estudios anteriores en los que no se utilizan índices numéricos que permitan este tipo de comparaciones, y en los que se emplean categorías de abundancia, se observó que dos especies (*Leptotila verreauxi* y *Patagioenas flavirostris*) mostraron patrones similares a los observados en estudios anteriores. *Leptotila verreauxi* fue en general la especie más abundante y estuvo presente en todos los ambientes; fue la única especie presente en el bosque de pino-encino de las seis especies para las que se compararon abundancias entre ambientes. Fue la más abundante de las áreas agropecuarias, y la segunda más abundante del bosque tropical perennifolio. En estudios anteriores se había observado más abundante en áreas perturbadas que en bosque primario (Estrada *et al.* 1997) y en estudios más antiguos se le consideró una especie común (Edwards y Tashian 1959) ya que fue registrada en el 71% de los días de muestreo en el interior del bosque tropical perennifolio, y Schaldach y Escalante-Pliego (1997) la consideraron como común con 5 a 15 observaciones por día.

Patagioenas flavirostris en este estudio fue más abundante en la áreas agropecuarias que en el bosque tropical perennifolio, hecho que ya se ha observado anteriormente en estudios de avifaunas comparativos entre hábitat primario y hábitat modificados (Estrada *et al.* 1997, Estrada *et al.* 2000). Schaldach y Escalante-Pliego (1997) la consideran una especie bastante común, con 5 a 15 individuos observados diariamente. Históricamente también se señaló como especie común, ya que Edwards y Tashian (1959) la observaron en el 86% de los días de muestreo. Esta especie parece también mostrar una disminución si se compara lo observado con lo registrado históricamente.

Cuatro especies (*Patagioenas nigrirostris*, *Claravis pretiosa*, *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon carrikeri*) parecen mostrar cambios con respecto a lo registrado anteriormente.

Patagioenas nigrirostris solo se registró en el bosque tropical perennifolio, en este estudio no resultó abundante, pero mostró mayores abundancias que tres (*Patagioeans flavirostris*, *Claravis pretiosa* y *Geotrygon carrikeri*) de las seis especies registradas en este tipo de vegetación. En estudios recientes su mayor abundancia se observó también en el bosque tropical perennifolio y en cercas vivas, contrastando con una menor abundancia en áreas de

cultivos arbolados (Estrada *et al.* 1997, Estrada *et al.* 2000). Schaldach y Escalante-Pliego (1997) la consideran común con 5 a 15 observaciones por día, pero sólo para el bosque tropical perennifolio. Edwards y Tashian (1959) la observaron en el 48% de los días de su estudio. En este estudio fue una especie registrada sólo en un hábitat, y mostró abundancias bajas por lo que es posible que haya mostrado cambios con respecto a lo observado históricamente. En Palenque, Chiapas, otra zona del trópico húmedo, se encontró que la abundancia de esta especie ha disminuido, al parecer afectada por la deforestación (Patten *et al.* 2010).

Claravis pretiosa en este estudio fue una especie rara, su mayor abundancia se observó en bosque mesófilo de montaña, seguida de áreas agropecuarias y bosque tropical perennifolio, contrasta con estudios anteriores en los que sólo se reportó en hábitats perturbados como huertas (Estrada *et al.* 1997), y anteriormente en el bosque tropical perennifolio en el que se le observó en el 86% de los días de muestreo (Edwards y Tashian 1959). Había sido catalogada como relativamente común (de 3-8 individuos, pero no todos los días) (Schaldach y Escalante-Pliego 1997). Entonces, si se compara con lo registrado en el estudio anterior más reciente (Schaldach y Escalante-Pliego 1997), esta especie parece mostrar un declive.

Leptotila plumbeiceps parece ser una especie poco abundante sin embargo no muestra tendencias de disminución claras y hay que señalar que no se reportaba anteriormente para los bosques mesófilos de la región. Su mayor abundancia se registró en el bosque tropical perennifolio. En un estudio que comparó la abundancia de la avifauna entre bosque primario y hábitats perturbados, resultó más abundante en huertas que en el bosque tropical perennifolio (Estrada *et al.* 1997). En el pasado fue observada poco (14% de los días de muestreo) (Edwards y Tashian 1959), pero más recientemente se le reconoce como una especie común (de 3-8, pero no todos los días) (Schaldach y Escalante-Pliego 1997).

Geotrygon carrikeri fue más abundante en bosque mesófilo de montaña, ya se había señalado un posible repliegue hacia este hábitat ante las elevadas tasas de fragmentación del bosque tropical perennifolio (Díaz 2003). En el presente estudio es la especie con mayor abundancia en el bosque mesófilo de montaña, lo que es consistente con lo único reportado en la literatura que alude a su abundancia, al considerarla una especie común para este hábitat (Schaldach y Escalante-Pliego 1997).

En términos de abundancia total por tipo de vegetación, la mayor abundancia promedio correspondió al bosque tropical perennifolio seguido del bosque mesófilo de montaña, es necesario recordar que ambos tipos de vegetación fueron en los que se registraron más especies. También debe considerarse que la mayor abundancia de colúmbidos puede estar asociada a la mayor diversidad de especies vegetales, así como de diversidad estructural vertical, como ya se ha probado en comunidades de aves de Los Tuxtlas donde se ha encontrado una relación positiva de la abundancia con una mayor diversidad horizontal y vertical del hábitat (Estrada *et al.* 1997 Estrada y Coates-Estrada 2005). En el caso del bosque de pino-encino si bien es un hábitat arbolado, su extensión en la Reserva es menor (22.53 km²) a lo que se puede atribuir su menor riqueza y menor abundancia de colúmbidos. En el caso de las áreas agropecuarias, que constituyen más del 50% en la Reserva (831.16 km²), aunque la abundancia de colúmbidos es menor que en el bosque tropical perennifolio y el bosque mesófilo de montaña, es cuatro veces mayor que en el bosque de pino-encino, y aunque algunas especies no están presentes, las especies adaptadas a bordes y áreas perturbadas (por ejemplo, *Patagioenas flavirostris* y *Leptotila verreauxi*) son abundantes. No obstante, otros factores como el tamaño de fragmento y la distancia al borde podrían estar afectando la abundancia en cada tipo de vegetación, por lo que es necesario que estudios posteriores en colúmbidos se enfoquen a la evaluación de estos efectos en todos los hábitats originales que aún prevalecen en la Reserva.

Es relevante resaltar que hasta este estudio, no había alguno que incluyera índices numéricos con metodologías que permitan comparar resultados de abundancia, ni tampoco abundancias de colúmbidos en las áreas de bosque mesófilo de montaña ni de bosque de pino-encino.

7.3 Preferencia de hábitat

El análisis de preferencia de hábitat indica que no hay distribución homogénea de las especies analizadas entre los hábitats. Con los intervalos de Bonferroni se encontró que *Patagioenas flavirostris*, *Claravis pretiosa*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon carrikeri* usaron más el bosque mesófilo de montaña que lo esperado. Para *Patagioenas flavirostris* y *Claravis pretiosa* es importante notar que en ningún estudio anterior ni en el

conocimiento general acerca de la avifauna de Los Tuxtlas se menciona siquiera su presencia en este hábitat, ya que la mayoría de estudios ornitológicos han sido conducidos en el bosque tropical perennifolio. Este estudio es el primero en documentar su presencia en el bosque mesófilo de montaña y un mayor uso que el esperado. Antes se les reconocía como asociadas al borde del bosque tropical perennifolio, a la vegetación secundaria y a áreas abiertas pero arboladas (Edwards y Tashian 1959, Schaldach y Escalante-Pliego 1997, Estrada *et al.* 1997, Estrada *et al.* 2000). Las áreas agropecuarias fueron usadas menos de lo esperado por *Claravis pretiosa*.

Al igual que las dos especies anteriores, *Leptotila verreauxi* no estaba reportada en bosque mesófilo de montaña para Los Tuxtlas. Es importante resaltar que en el pasado Edwards y Tashian (1959) la consideraron “distintiva” del interior del bosque tropical perennifolio, y posiblemente como respuesta al aumento a la perturbación de este hábitat, esta especie haya tenido que adaptarse a otros hábitats. Esta especie se encontró en las áreas agropecuarias que fueron usadas más de lo esperado, y en el bosque de pino-encino el uso fue menor de lo esperado.

El bosque tropical perennifolio fue usado menos por *Leptotila plumbeiceps*, aunque anteriormente se le reportaba en el interior de bosque tropical, pero también en bordes, áreas semiabiertas con arbustos y matorrales, incluso cultivos arbolados (Edwards y Tashian 1959, Estrada *et al.* 1997, Schaldach y Escalante-Pliego 1997). Al parecer esta especie ha tenido que adaptarse a las zonas perturbadas ante los cambios suscitados en la cobertura vegetal.

La paloma triste *Patagioenas nigrirostris*, sólo se registró en un hábitat. Esta especie ya había sido descrita en el pasado como distintiva del interior del bosque tropical perennifolio (Edwards y Tashian 1959, Schaldach y Escalante-Pliego 1997); pero en estudios recientes se le reportó tanto en bosque tropical perennifolio, fragmentos de vegetación original, e incluso en huertas de árboles frutales y cercas vivas (Estrada *et al.* 1997, 2000); y aunque el presente estudio sólo se le encontró en el interior del bosque tropical perennifolio no se descarta que realice movimientos en busca de alimento, siempre y cuando existan árboles.

La paloma perdiz tuxtleña *Geotrygon carrikeri* se registró en bosque tropical perennifolio y bosque mesófilo de montaña, coincidiendo con lo reportado anteriormente (Schaldach y Escalante-Pliego 1997, Márquez-Valdelamar y Arizmendi 2000); sin embargo, el uso del bosque tropical perennifolio fue menos de lo esperado, además la mayoría de sus

registros se obtuvieron en bosque mesófilo de montaña, por lo que se asume una preferencia por este hábitat. Lo anterior podría interpretarse como una respuesta ante la mayor destrucción del hábitat de tierras bajas (bosque tropical perennifolio) (Díaz 2003). Sobre esta especie, Díaz (2003), señala que al analizar su preferencia de hábitat, encontró preferencia por lugares donde la vegetación del bosque está poco perturbada, pero no da detalles de la metodología usada ni de qué consideró como poco perturbado o como estimó la perturbación del hábitat.

7.4 Amplitud de nicho ecológico

Considerando que el intervalo del índice estandarizado de Levins (Bst) varía entre 0 y 1, puede inferirse que la amplitud del nicho en el recurso hábitat es grande en las tres especies para las que hubo suficientes registros para este análisis (*Patagioenas flavirostris*, *Claravis pretiosa* y *Leptotila verreauxi*), por lo que se asume que son especies relativamente generalistas que pueden usar cualquier hábitat, incluso hábitats modificados como las áreas agropecuarias. La presencia de las tres especies en una amplia gama de hábitats, desde los bosques primarios y secundarios, en bordes, huertas y áreas semiabiertas ya había sido observada en Los Tuxtlas, y coincide con lo que es conocido en la actualidad de manera general para las tres especies (Howell y Webb 1995, Schaldach y Escalante-Pliego 1997, Estrada *et al.* 1997 y Estrada *et al.* 2000).

Geotrygon carrikeri, se registró en bosque tropical perennifolio y bosque mesófilo de montaña, pero nunca en ambientes perturbados o de sotobosque abierto, como el bosque de pino-encino o las áreas agropecuarias. Ante estos resultados se hipotetiza que es una especie especialista de bosque primarios, con sotobosque denso, además de que nunca se le ha reportado en hábitats diferentes al bosque tropical perennifolio o al bosque mesófilo de montaña (Schaldach y Escalante-Pliego 1997, Márquez-Valdelamar y Arizmendi 2000, Díaz 2003).

7.5 Distribución potencial

Aún cuando se generaron modelos para 10 especies, sólo cuatro pudieron ser validados externamente: *Patagioenas flavirostris*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps* y

Geotrygon carrikeri, dado que para el resto, no se contó con suficientes puntos para realizar una validación externa, y además, salvo en un caso (*Claravis pretiosa*), para las demás especies los puntos de ocurrencia disponibles eran menos de 10, que es el número mínimo recomendado para aproximar áreas de distribución potencial a partir del modelado de nicho ecológico (CONABIO 2011).

El modelo de la especie con mayor área de condiciones óptimas para su distribución potencial, fue el de *Leptotila verreauxi*, abarcando prácticamente toda la Reserva, lo que se relaciona con su amplitud de nicho y elevadas abundancias. Para esta especie se encontraron abundancias importantes en las áreas agropecuarias y el bosque mesófilo de montaña, y el análisis de amplitud de nicho la señala como una especie generalista. En otra especie generalista *Patagioenas flavirostris*, la distribución potencial abarcó menos porción del área (66%), Sólo se le observó en hábitats arbolados, por lo que al parecer sus requerimientos son diferentes de los de *Leptotila verreauxi*, lo que explicaría que aunque generalista y con amplitud de nicho grande, su distribución potencial esté más asociada a ambientes arbolados y sea de menor dimensión su distribución potencial que el de *Leptotila verreauxi*.

Leptotila plumbeiceps tiene menor área de distribución potencial que las especies consideradas generalistas, y al priorizar sólo hábitats arbolados el área disminuye un 30% aproximadamente, y aunque no se contaron con datos suficientes para analizar su amplitud de nicho, la mayoría de sus registros ocurrieron mayormente en bosques, por lo que lo reducido de su distribución potencial puede deberse a requerimientos más específicos.

El modelo de distribución potencial de *Geotrygon carrikeri* muestra tres zonas de distribución potencial claramente aisladas, correspondientes a las tres zonas núcleo, donde además la vegetación está mejor conservada, y son también las de mayor elevación. En estudios anteriores había sido reportada para el volcán San Martín Tuxtla, el Cerro de Tuxtla, y la Sierra de Santa Marta (Márquez-Valdelamar y Arizmendi 2000, Díaz 2003). En este estudio se adicionan datos sobre su distribución observada, registrándose para el volcán San Martín Pajapan, sitio en el que no se conocía su presencia ya que es una zona sin estudios ornitológicos reportados.

7.6 Disponibilidad de hábitat primario y variables climáticas asociadas.

Al caracterizar los intervalos de las variables ambientales de los modelos de *Patagioenas flavirostris*, *Leptotila verreauxi*, *Leptotila plumbeiceps* y *Geotrygon carrikeri*, se notó que los modelos de las primeras tres especies muestran mayor amplitud en temperatura y precipitación. Se hipotetiza que al ser generalistas *Patagioenas flavirostris* y *Leptotila verreauxi*, pueden tolerar condiciones ambientales más extremas como mayores temperaturas y precipitación, mayor sequía o mayor humedad que las otras especies y esto se correlaciona muy bien con amplitud de nicho y abundancias. Es importante resaltar que los intervalos de la temperatura media anual de las áreas de distribución potencial de tres especies estuvo alrededor de 26°C, que es la temperatura media anual para Los Tuxtlas (Soto y Gama 1997). El intervalo inferior de temperatura media anual del modelo de *Geotrygon carrikeri* es menor a la reportada para las partes de elevaciones mayores a los 1600 msnm de Los Tuxtlas (18°C) (Soto y Gama 1997), lo que indica que el intervalo térmico tolerado por la especie está limitado a las temperaturas menores.

Los valores de los rangos de temperatura y precipitación de la áreas de distribución potencial de *Geotrygon carrikeri* se caracterizaron por ser más estrechas y relacionadas a menor temperatura y mayor precipitación, lo que sugiere que aún cuando el hábitat no la limitara en su distribución en Los Tuxtlas, como se observa actualmente, estaría limitada por un clima frío y húmedo, que en la región corresponden a las áreas de mayor elevación en la región, donde se distribuye el bosque mesófilo de montaña. No se descartan migraciones altitudinales en invierno como se sugiere en la literatura (Schaldach 1997), sin embargo en este estudio se carece de datos para analizar esa hipótesis, un trabajo importante a futuro sería contar con mapas de distribución potencial que incluya los movimientos estacionales de la especie si es que se comprueba que ocurren.

8. CONCLUSIONES

Se confirmó la presencia de doce especies de Colúmbidos en la Reserva de Biósfera de Los Tuxtlas. El hábitat con mayor riqueza es el bosque tropical perennifolio, seguido del bosque mesófilo de montaña, y albergan de forma complementaria todas las especies. El bosque de pino-encino y las áreas agropecuarias albergan menos riqueza de colúmbidos.

La reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, además de su importancia al contener el bosque tropical húmedo más norteño del hemisferio, y su alta riqueza de aves, es de los sitios con mayor riqueza de colúmbidos, si lo comparamos con lo que se sabe de otras regiones del trópico húmedo mexicano.

Aparentemente en escenarios como el de Los Tuxtlas, las especies de colúmbidos que son tolerantes a la perturbación son más comunes y abundantes (*Patagioenas flavirostris* y *Leptotila verreauxi*), ya que son beneficiadas por la degradación y la fragmentación de los bosques, mientras especies más sensibles se concentran en las áreas con vegetación mejor conservada. Así, *Leptotila verreauxi*, especie reconocida de hábitats abiertos fueron más abundantes tanto en hábitats abiertos como en hábitats de interior de bosque. La única especie de interior de bosque que fue más abundante fue *Geotrygon carrikeri*.

Hubo especies de colúmbidos con pocos registros (*Patagioenas speciosa* y *Patagioenas cayennensis*), y que llevan a sugerir su probable extinción local, posiblemente ligado a la perturbación y fragmentación del hábitat, estas especies además están listadas en la NOM-059-SEMARNAT-2010, como sujetas a protección especial. Se considera necesaria la implementación de estudios que se enfoquen únicamente a estas especies y que sienten las bases para determinar acciones concretas para su conservación. La única especie en la Norma, con mayor abundancia, fue la paloma perdiz tuxtleña *Geotrygon carrikeri* (P) (DOF 2010).

Otras especies con baja abundancia, pero que de acuerdo a la literatura se sabe son comunes en áreas abiertas y sin arbolado (género *Columbina*), no se consideran en riesgo de desaparecer, debido a que este estudio se enfocó al interior de bosques.

El análisis de preferencia de hábitat mostró que ninguna de las cinco especies usó el hábitat al azar, y usaron más de lo esperado el bosque mesófilo de montaña, hábitat que poco se ha abordado en los estudios ornitológicos en la región, por lo que es necesario realizar más

estudios en este tipo de vegetación, además de que su conservación es de suma importancia al representar el mayor refugio de la endémica paloma perdiz tuxtleña *Geotrygon carrikeri*.

La amplitud de nicho en el recurso “hábitat”, se encontró amplio para especies reportadas anteriormente para la región como tolerantes a espacios abiertos y bosques (*Patagioenas flavirostris*, *Claravis pretiosa* y *Leptotila verreauxi*), fueron incluso las especies con datos suficientes para el análisis.

Las áreas de distribución potencial fueron diferentes entre especies, y se asociaron a la amplitud de nicho y preferencias de hábitat. La paloma arroyera *Leptotila verreauxi* presenta la distribución potencial más amplia, parece utilizar una mayor cantidad de hábitats que incluye zonas perturbadas, fue la especie con más registros, y la única registrada en todos los hábitats estudiados.

Las áreas de distribución potencial en especies adaptadas a bordes, bosques y espacios abiertos (*Patagioenas flavirostris* y *Leptotila verreauxi*) fueron mayores. Además la distribución potencial de las especies se ve reducida al considerar sólo los hábitats primarios, y aunque hay especies que pueden tolerar la perturbación, dependen de la presencia de árboles, por lo que es de relevancia evitar la deforestación e incluso promover la reforestación con especies nativas.

Las áreas de distribución potencial de *Geotrygon carrikeri* estuvieron representadas sólo por las tres zonas aisladas que coinciden con las zonas núcleo de la Reserva, es importante analizar a futuro si hay flujo de individuos entre las zonas núcleo, para conocer si puede existir aislamiento entre las poblaciones que pueda comprometer la conservación de la especie.

El modelo de distribución potencial de *Geotrygon carrikeri* estuvo relacionado con intervalos de temperatura y precipitación más estrechos y que representan alta precipitación y menor temperatura, mientras que los modelos de distribución potencial de especies consideradas generalistas (*Patagioenas flavirostris* y *Leptotila verreauxi*) estuvieron relacionadas a intervalos de temperatura y precipitación más amplios.

Se requiere establecer monitoreos a largo plazo sobre todo en las tres zonas núcleo, regiones de mayor elevación y mejor conservadas que pueden convertirse en las últimas zonas de refugio para los Colúmbidos que no toleran altos grados de perturbación, ya que en las tierras bajas la destrucción del bosque tropical perennifolio es más que evidente.

La conservación efectiva de las tres zonas núcleo de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas es importante sobre todo para la conservación de *Geotrygon carrikeri*, única especie de colúmbido endémica a México, por lo que es necesario que las autoridades del ANP presten mayor atención a las zonas núcleo de Santa Marta y San Martín Pajapan, sitios donde la deforestación no se ha detenido.

9. LITERATURA CITADA

- AOU (American Ornithologists' Union). 1998. **Check-list of North American Birds**. Seventh Edition. AOU Allen Press, Lawrence, KS., USA.
- AOU (American Ornithologists' Union) 2009. **Fiftieth Supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds**. *The Auk* 126 (3): 705–714.
- Anderson, R.P., D, Lew y A. T. Peterson. 2003. **Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models**. *Ecological Modelling* 162: 211-232.
- Andrle R. F. 1967. **Birds of the sierra de Tuxtlas in Veracruz, Mexico**. *The Wilson Bulletin* 79: 163-187.
- Arriaga-Weiss S. L., S. Calmé y C. Kampichler. 2008. **Bird communities in rainforest fragments: guild responses to habitat variables in Tabasco, Mexico**. *Biodiversity and Conservation* 17: 173-190.
- Byers C. R., R. K. Steinhorst y P. R. Krausman. 1984. **Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data**. *Journal of Wildlife Management* 48 (3): 1050-1053.
- Ceballos G. y L. Márquez-Valedelamar. 2000. **Las aves de México en peligro de extinción**. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Castillo-Campos G. y J. Laborde. 2004. **La vegetación**. En: Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.) **Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra**. Instituto de Ecología, A. C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz. pp. 231-265.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2010. **División política estatal de México 1:250000. Versión 3**. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> (Accesada el 6 de octubre de 2010)
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2011. **Nichos y Áreas de Distribución**. <http://nicho.conabio.gob.mx/> (Accesada el 28 de febrero de 2012).

- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales y Protegidas). 2010. **Cobertura de las Áreas Naturales Protegidas Federales de México y áreas destinadas voluntariamente a la conservación certificadas por la Comisión Nacional de Áreas Protegidas de México.** <http://conanp.gob.mx/sig/> (Accesada el 6 de octubre de 2010)
- Cornejo J. y D. J. Osorio, 2008. **Comportamiento de incubación y crianza de la paloma perdiz de Los Tuxtlas (*Geotrygon carrikeri*) en cautiverio.** Libro de Resúmenes y Programa Final del VIII Congreso para el Estudio y Conservación de las Aves en México. CIPAMEX-CERAC. Durango, Dgo. México. p. 33.
- De Labra M. A., P. Escalante, T. C. Monterrubio-Rico y R. Coates-Estrada. 2010. **Hábitat, abundancia y perspectivas de conservación de psittácidos en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México.** *Ornitología Neotropical* 21: 599-610
- Díaz E. 2003. **La paloma perdiz tuxtlaña (*Geotrygon carrikeri*).** En: Gómez de Silva H. y A. Oliveras de Ita (Eds.) **Conservación de Aves Experiencias de México.** Sección Mexicana del Consejo Internacional para la Preservación de la Aves, A. C. CIPAMEX. México D. F. pp. 169-170.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2000. **Reglamento de la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente en Materia de Áreas Naturales Protegidas.** Presidencia de la República. 30 de noviembre de 2000.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2002. **Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, 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.** DOF del 6 de marzo de 2002.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2010. **Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-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.** DOF del 30 de diciembre de 2010.
- Dirzo R., E. González-Soriano y R. C. Vogt. 1997. **Introducción General.** En: González-Soriano E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds) **Historia Natural de los Tuxtlas.** Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D. F. pp. 3-6.

- Edwards E. P. y R. E. Tashian. 1959. **Avifauna of the Catemaco basin at southern Veracruz, Mexico.** *The Condor* 61: 325-337.
- Escalante Pliego P., A.G. Navarro Sigüenza y A.T. Peterson 1993. **A geographic, ecological, and historical analysis of land bird diversity in Mexico.** En: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds) **Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution.** Oxford University Press. pp. 281-307.
- Escalante-Pliego B.P., A.M. Sada y J. Robles-Gil. 1996. **Listado de Nombres Comunes de las Aves de México.** Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D. F.
- Estrada A., R. Coates-Estrada y D. Meritt, Jr. 1997. **Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico.** *Biodiversity and Conservation* 6: 19-43.
- Estrada A., P. Cammarano, y R. Coates-Estrada. 2000. **Bird species richness in vegetation fences and in strips of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico.** *Biodiversity and Conservation* 9: 1399-1416.
- Estrada A. y R. Coates-Estrada. 2005. **Diversity of neotropical migratory landbird species assemblages in forest fragments and man-made vegetation in Los Tuxtlas, Mexico.** *Biodiversity and Conservation* 14: 1719-1734
- Feinsinger P., E.E. Sperars y R. W. Poole. 1981. **A simple measure of niche breadth.** *Ecology* 62: 27-32.
- NASA Landsat Program (National Aeronautics and Space Administration Landsat Program). 2000. **Landsat ETM+ WRS-2, Path 023, Row 047, EarthSat, Ortho, GeoCover, México, 01/04/2000.** <http://glcfapp.glcfc.umd.edu:8080/esdi/index.jsp/>. (Accesada el 2 de octubre del 2011).
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). 2000. **GBIF Data Portal.** <http://data.gbif.org> (Accesada el 14 de mayo de 2012).
- Greeney H. F., N. Sherman, R. Lynch y I. Harms. 2007. **The nest and eggs of Maroon-chested Ground-dove *Claravis mondetoura* in south-east Ecuador.** *Cotinga* 28: 71-73.
- Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos. 2004. **Introducción.** En: Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds). **Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra.** Instituto de Ecología, A. C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz. pp 18-26.

- Howell S. N. G. y S. Webb. 1995. **A guide to the birds of Mexico, Northern and Central America**. Oxford University Press.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2000. **Carta topográfica 1:50,000 San Juan Volador E15A74-75**. 2ª edición. Dirección General de Geografía. INEGI. México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2003. **Carta topográfica 1:50,000 La Nueva Victoria E15A63**. 2ª edición. Dirección General de Geografía. INEGI. México.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources) 2009. **2009 IUCN Red List of threatened species**. www.iucnredlist.org. (Accesada el 21 de agosto del 2009).
- Jospheh J., J.L. Holechek, R. Valdez y M. Thomas. 2004. **Mourning dove densities on Chihuahuan Desert rangelands**. *Journal of Range Management* 57 (3): 243-247.
- Kirkpatrick C., C.J. Conway, K.M. Hughes y J.C. Devos. 2007. **Probability of detecting band-tailed pigeons during call-broadcast versus auditory surveys**. *Journal of Wildlife Management* 71 (1): 231-237.
- Leopold A. S. 1959. **Fauna silvestre de México**. Editorial Pax. México.
- Loiselle B. A., P. M. Jørgensen, T. Consiglio, I. Jiménez, J. G. Blake1, L. G. Lohmann y O. M. Montiel. 2008. **Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes?** *Journal of Biogeography* 35 (1): 105-116.
- Márquez.-Valdelamar L. y M. del C. Arizmendi 2000. **Paloma perdiz tuxtleña**. En: Ceballos G. y L. Márquez-Valedelamar (eds) **Las aves de México en peligro de extinción**. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. pp. 209-210.
- Martín del Pozzo M. 1997. **Geología**. En: González-Soriano E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds) **Historia Natural de los Tuxtlas**. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D. F. pp. 25-32.
- Martinez C.A., W.E. Grant, S.J. Hejl, M.J. Peterson, A. Martinez, y G.L. Waggerman. 2005. **Simulation of annual productivity and long-term population trends of white-**

- winged doves in the Tamaulipan Biotic Province.** *Ecological Modelling* 181 (2-3): 149-159.
- Martínez-Meyer E. 2005. **Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions.** *Biodiversity Informatics* 2: 42-55.
- Martínez-Morales M. A. 2007. **Avifauna del bosque mesófilo de montaña del noreste de Hidalgo, México.** *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 149-162.
- Matlock Jr. R. B. y P. J. Edwards. 2006. **The influence of habitat variables on Bird Communities in Forest Remnants in Costa Rica.** *Biodiversity and Conservation* 15: 2987-3016
- Meyers P.M., M.R. Conover y J.A. Bissonette. 2005. **Effect of perch sites on mourning dove nest distribution.** *Western North American Naturalist* 65 (1): 64-69.
- Ortega-Huerta M. A. y A. T. Peterson 2008. **Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods.** *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 205-216
- Papes M. y P. Gaubert. 2007. **Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: Assessment of the conservation status of poorly known viverrids.** *Diversity Distributions* 13: 890-902.
- Patten M. A., H. Gómez de Silva y B. D. Smith-Patten. 2010. **Long-term changes in the bird community of Palenque, Chiapas, in response to rainforest loss.** *Biodiversity and Conservation* 19: 21-36.
- Peterson A.T., L. G. Ball y K. P. Cohoon. 2002. **Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modeling methods.** *Ibis* 144: 27-32.
- Peterson A.T., M. Papes y M. Eaton 2007. **Transferability and model evaluation in ecological niche modelling: a comparison of GARP and Maxent.** *Ecography* 30: 550-560.
- Pruitt K.D., D.G. Hewitt, N.J. Silvy y S. Benn. 2008. **Importance of native seeds in White-winged Dove diets dominated by agricultural grains.** *Journal of Wildlife Management* 72 (2): 433-439.

- Puebla-Olivares F., E. Rodríguez-Ayala, B. E. Hernández-Baños, y A. G. Navarro S. 2002. **Status and conservation of the avifauna of the Yaxchilán natural monument, Chiapas, México.** *Ornitología Neotropical* 13: 381-396.
- Rappole J. H., M. A. Ramos, K. Winker, R. J. Oehlenschläger y D. W. Warner. 1997. **Aves migratorias néarticas.** En: González-Soriano E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds) **Historia Natural de los Tuxtlas.** Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D. F. pp. 545-546.
- Rivera-Milán F. F. 1995. **Spatial and temporal variation in the detectability and density of columbids in puerto rico and on Vieques Island.** *Ornitología Neotropical* 6: 1-17.
- Sánchez J. E., L. Chaves y D. Martínez. 2006. **Observaciones de la Tortolita serranera (*Claravis mondetoura*, Aves:Columbidae) en un hábitat sin bambúes, con notas sobre su vocalización.** *BRENESIA* 65: 79-80.
- Soberón J. y A. T. Peterson. 2005. **Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas.** *Biodiversity Informatics* 2: 1-10
- SAS. 2000. **SAS user's guide: statistics.** Release 8.02. SAS Institute, Cary, North Carolina.
- Schaldach Jr. W. J. y B. P. Escalante-Pliego. 1997. **Lista de Aves.** En: González-Soriano E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds) **Historia Natural de los Tuxtlas.** Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D. F. pp. 571-588.
- Schaldach Jr. W. J. 1997. ***Geotrygon carrikeri* (Paloma morena).** En: González-Soriano E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds). **Historia Natural de los Tuxtlas.** Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D. F. pp. 561-562.
- SEMARNAP (Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca). 1998. **Decreto de Reserva de la Biosfera, la región de los Tuxtlas.** Diario Oficial de la Federación 23 de noviembre de 1998.
- SEMARNAP-UNAM (Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca-Universidad Nacional Autónoma de México). 2000. **Resultados del Inventario Forestal Nacional 2000.** Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

- Shankar Raman T. R. 2003. **Assesment of census techniques for interespecific comparisons of tropical rainforest bird densities in the Western Ghats, India.** *Ibis* 145: 9-21
- Soto M. y L. Gama. 1997. **Climas.** En: González-Soriano E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds) **Historia Natural de Los Tuxtlas.** Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D. F. pp. 7-23.
- Stockwell D.R.B. y T. A. Peterson. 2002. **Effects of sample size on accuracy of species distribution models.** *Ecological Modelling* 148: 1-13.
- Tsoar A., O. Allouche, O. Steinitz, D. Rotem y R. Kadmon. 2007. **A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distributions.** *Diversity and Distributions* 13: 397-405.
- Van Perlo B. 2006. **Birds of Mexico and Central America.** Princeton University Press.
- Vázquez G., E. Díaz-Pardo, A. Gutiérrez-Hernández, I. Doadrio-Villarejo y A. De Sostoa. 2004. **Los ríos y los lagos.** En: Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds). **Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra.** Instituto de Ecología, A. C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz. pp 201-225.
- Walker J.S. 2007. **Geographical patterns of threat among pigeons and doves (Columbidae).** *Oryx* 41 (3): 289-299.
- Wetmore A. 1941. **New form of birds from Mexico and Colombia.** *Proceedings of the Biological Society of Washington* 54: 203-210.
- Winker K., R. J. Oehlenschlager, M. A. Ramos, R. M. Zink, J. H. Rappole y D. W. Warner. 1992. **Avian distribution and abundance records for the sierra de Los Tuxtlas Veracruz, Mexico.** *Wilson Bulletin* 104 (4): 699-718
- Winker K. 1997. **Introducción a las aves de los Tuxtlas.** En: González-Soriano E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds) **Historia Natural de los Tuxtlas.** Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D. F. pp. 533-540.

ANEXO 1. Algunas de las especies de colúmbidos registradas en este proyecto.



Paloma morada *Patagioenas flavirostris*



Paloma alablanca *Zenaidura macroura*



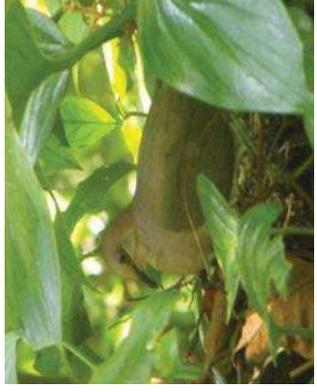
Tórtola colalarga *Columbina inca*



Tórtola rojiza *Columbina talpacoti*



Tórtola azul *Claravis pretiosa*



Paloma arroyera *Leptotila verreauxi*



Paloma cabeza-ploma *Leptotila plumbeiticeps*

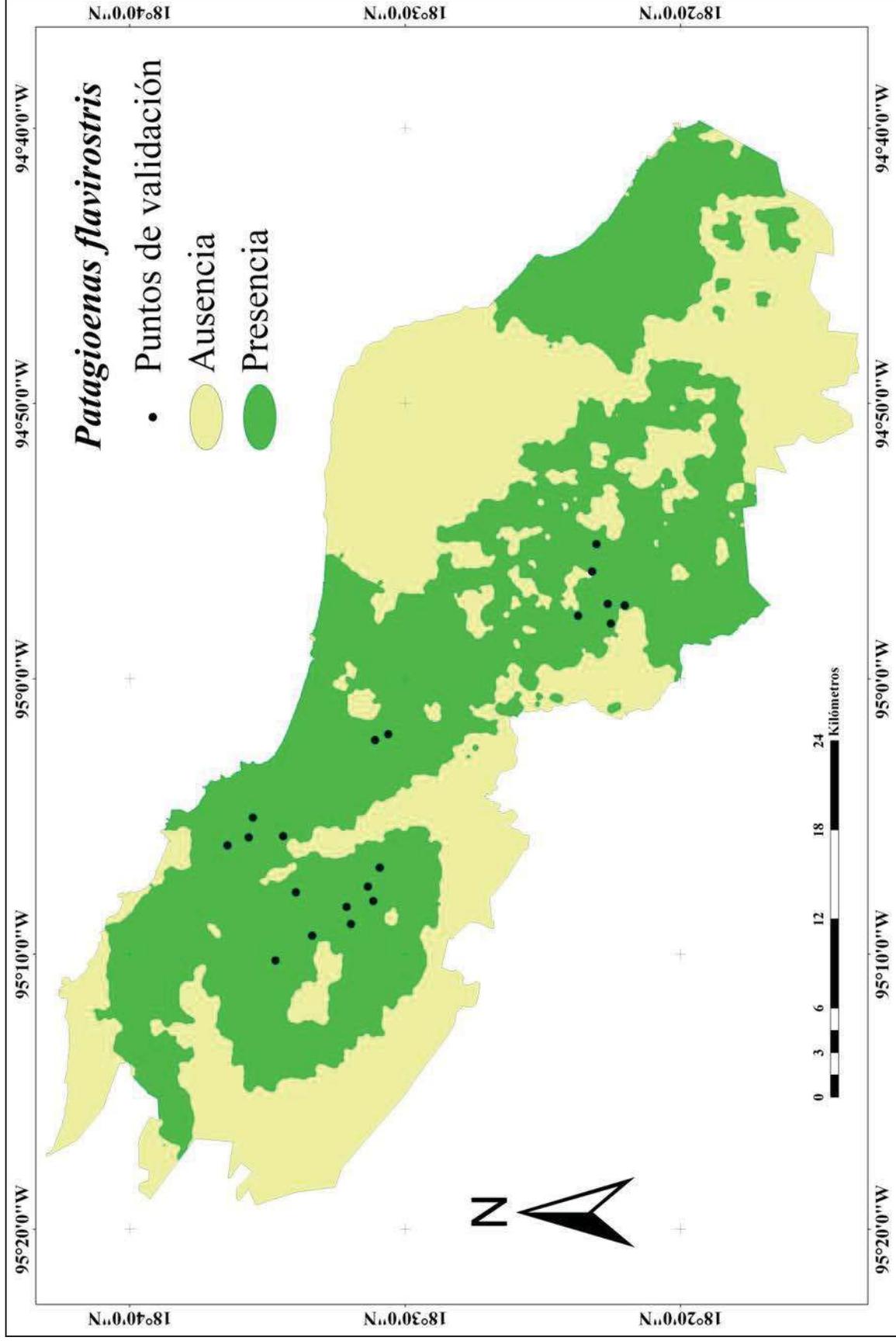


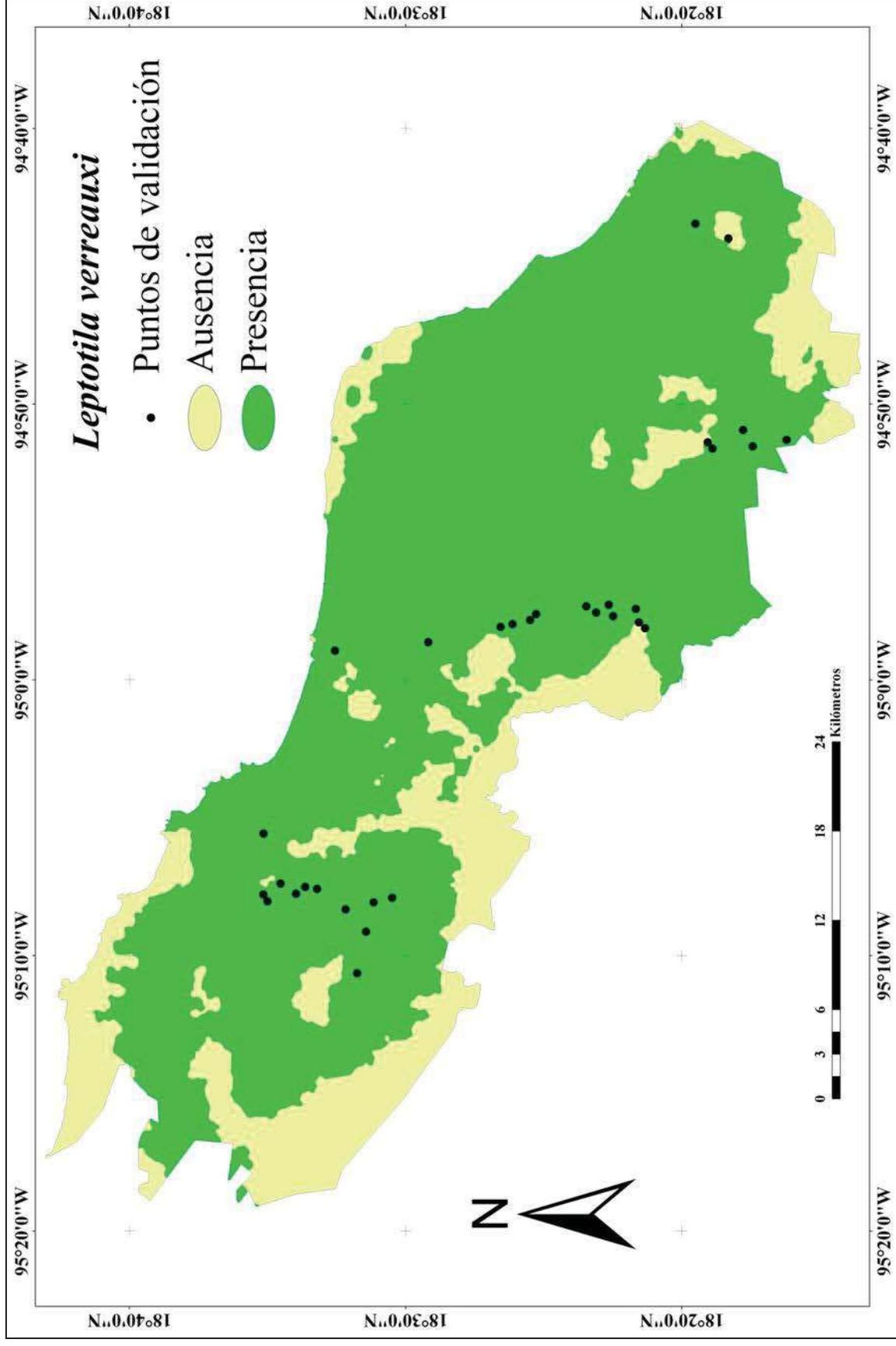
Paloma-perdiz tuxtleña *Geotrygon carrikeri*

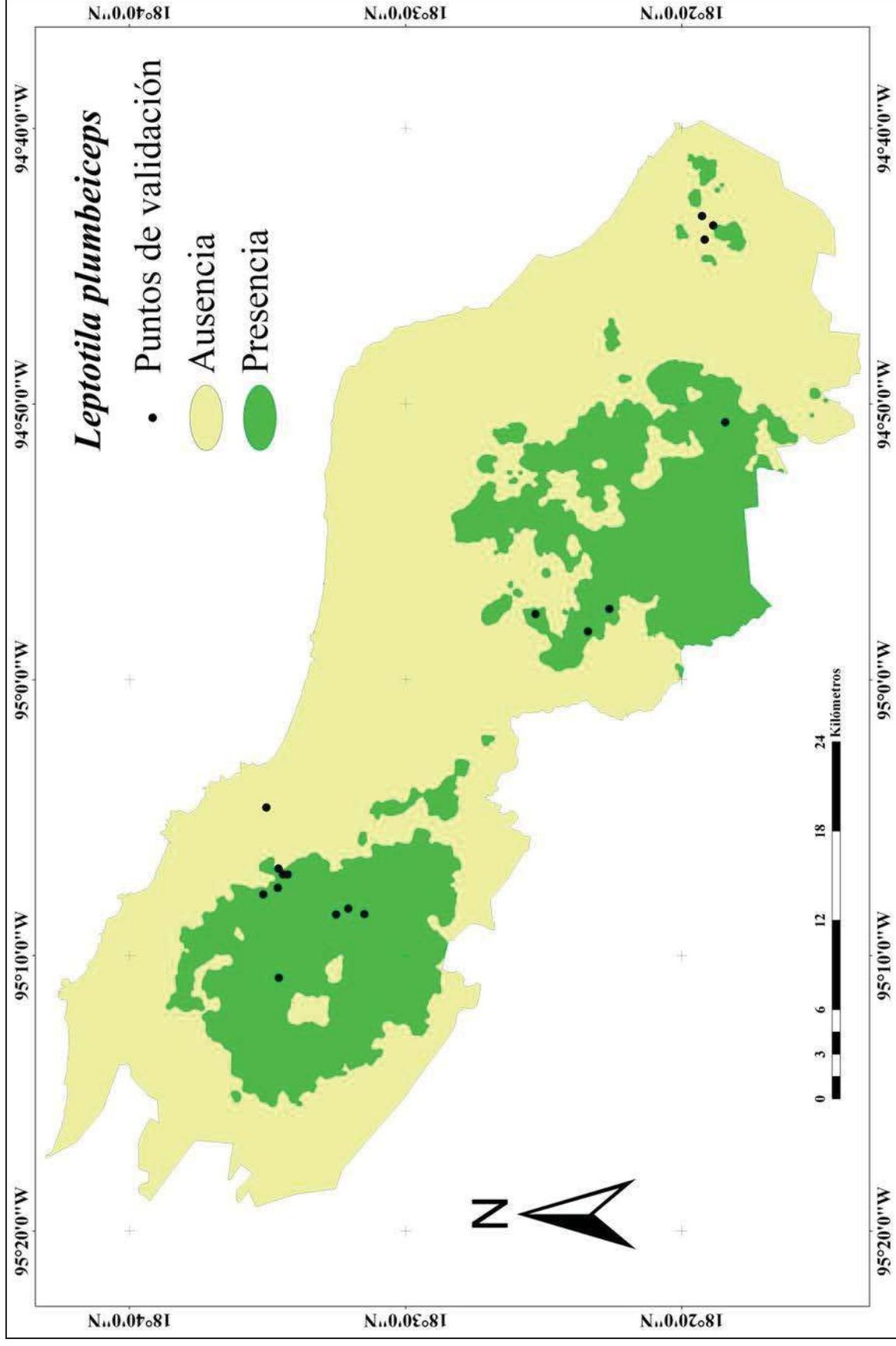


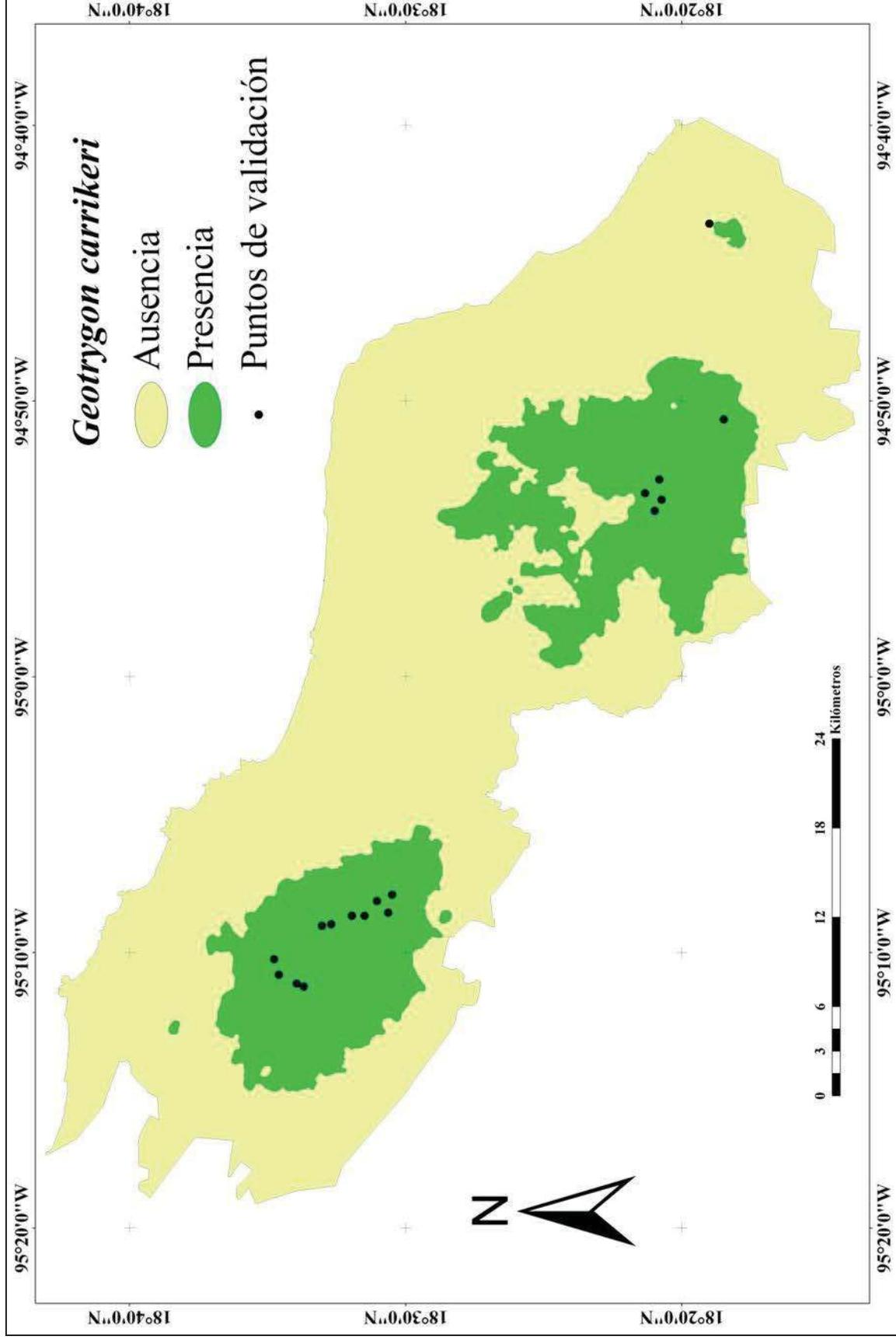
Paloma-perdiz rojiza *Geotrygon montana*

ANEXO 2. Modelos de distribución potencial con registros suficientes para validación y reclasificación.

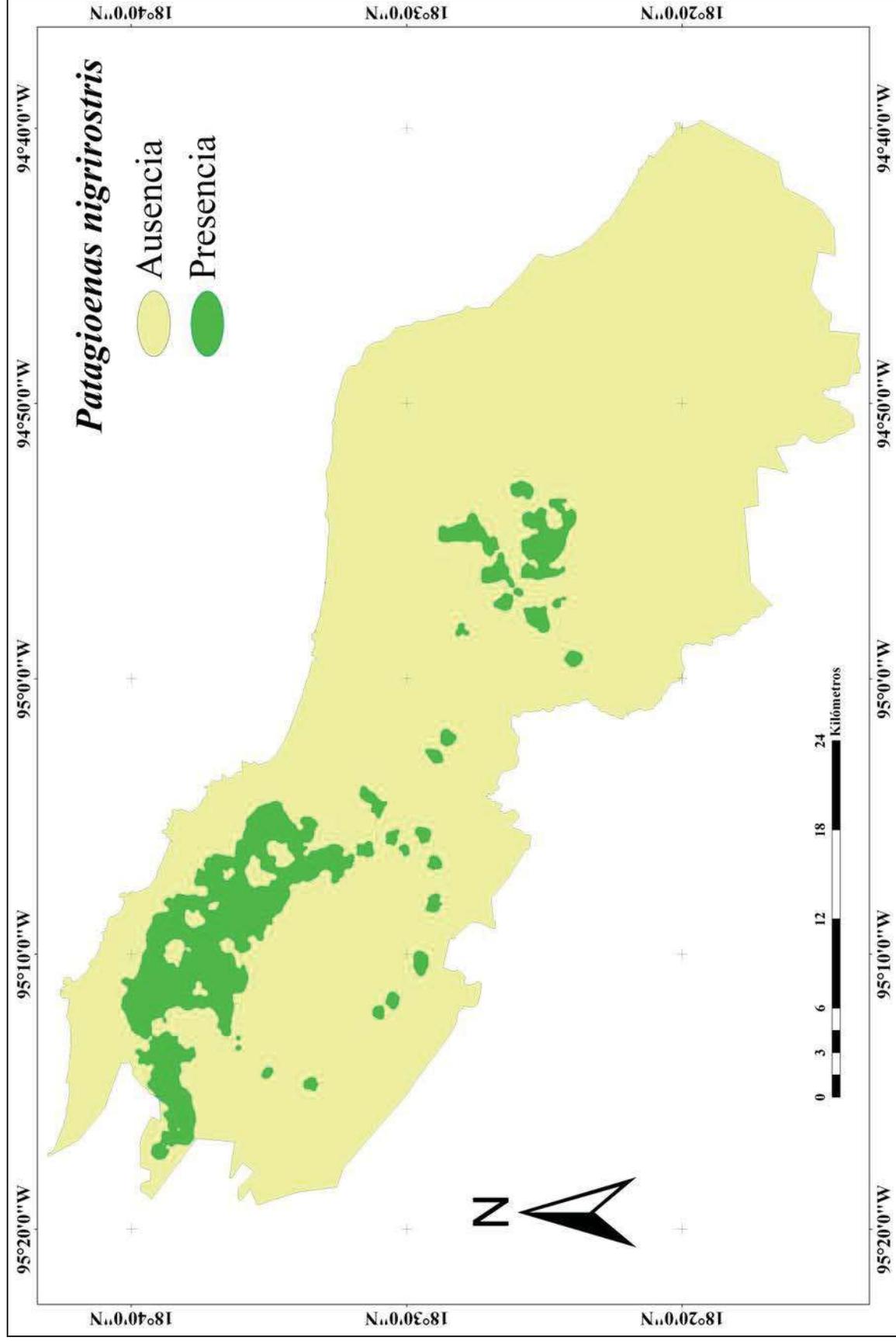


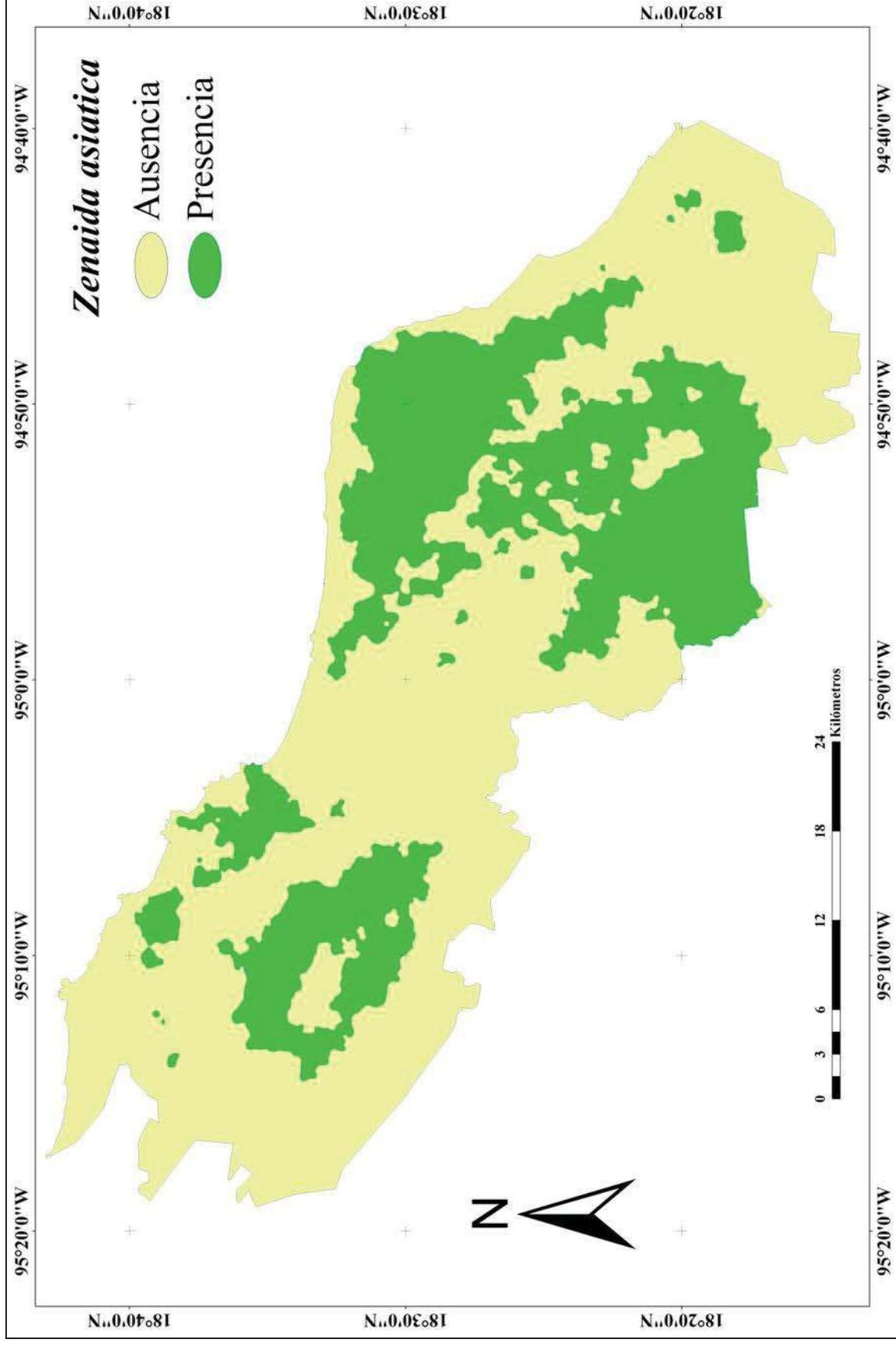


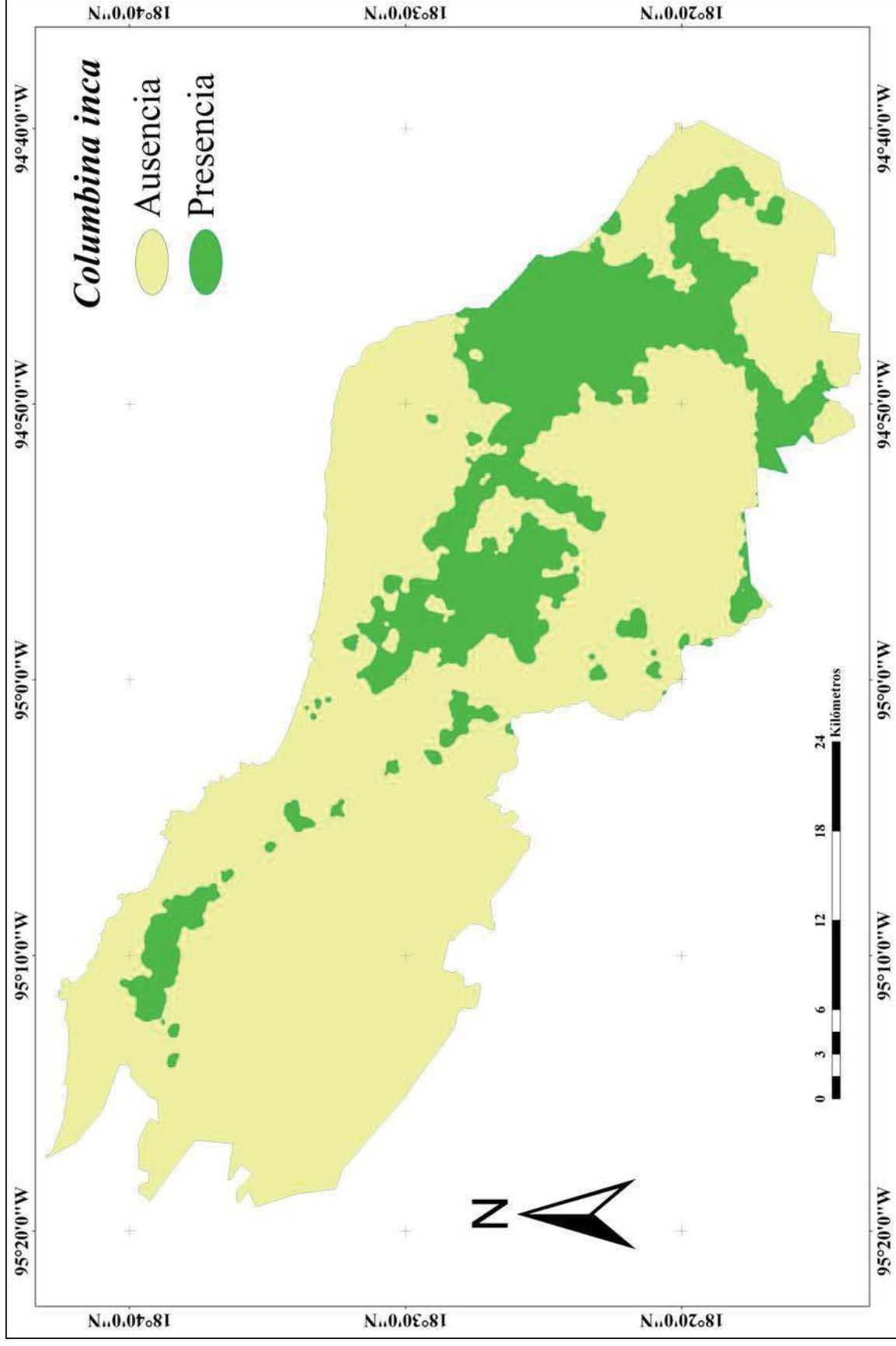


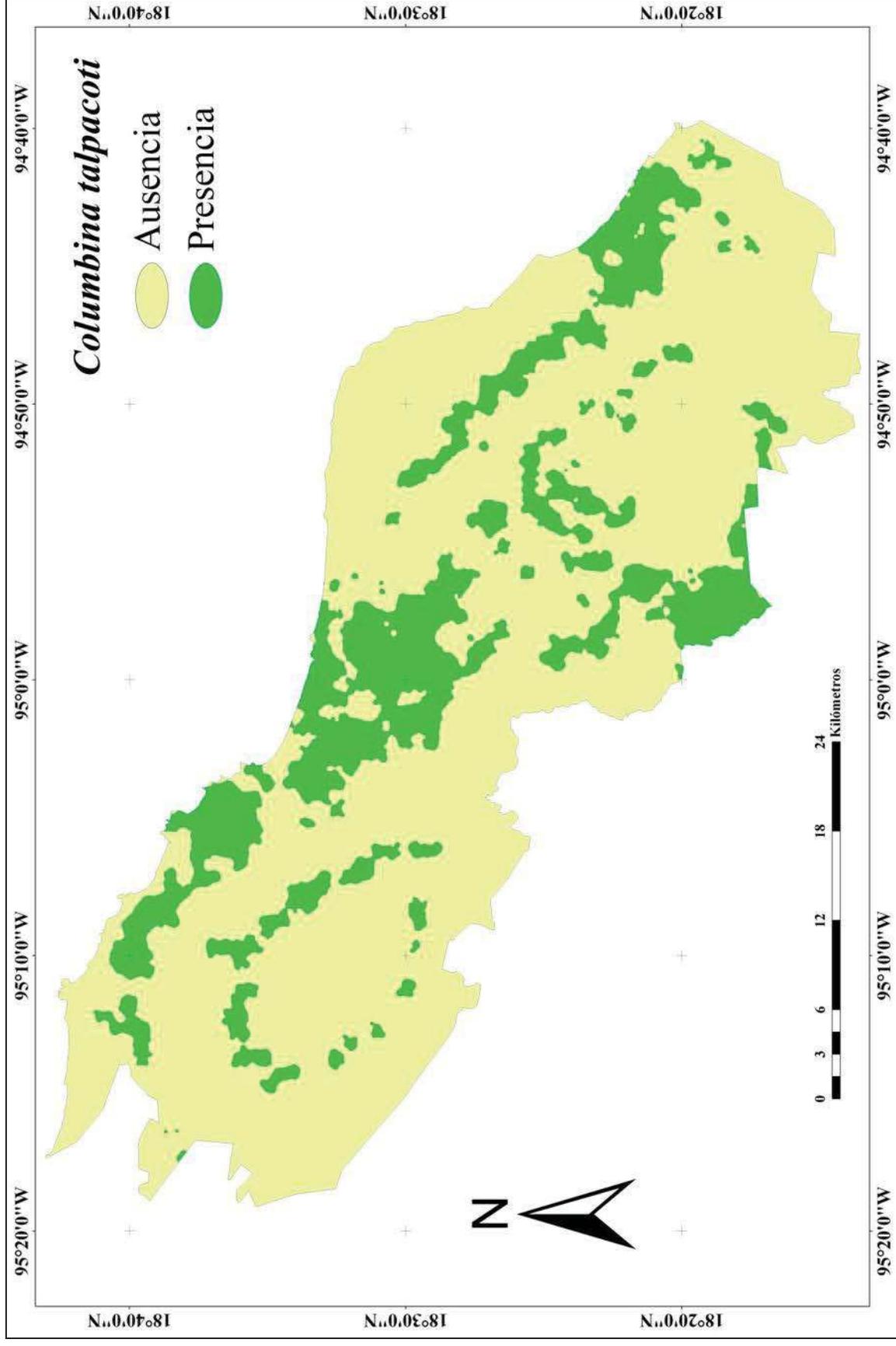


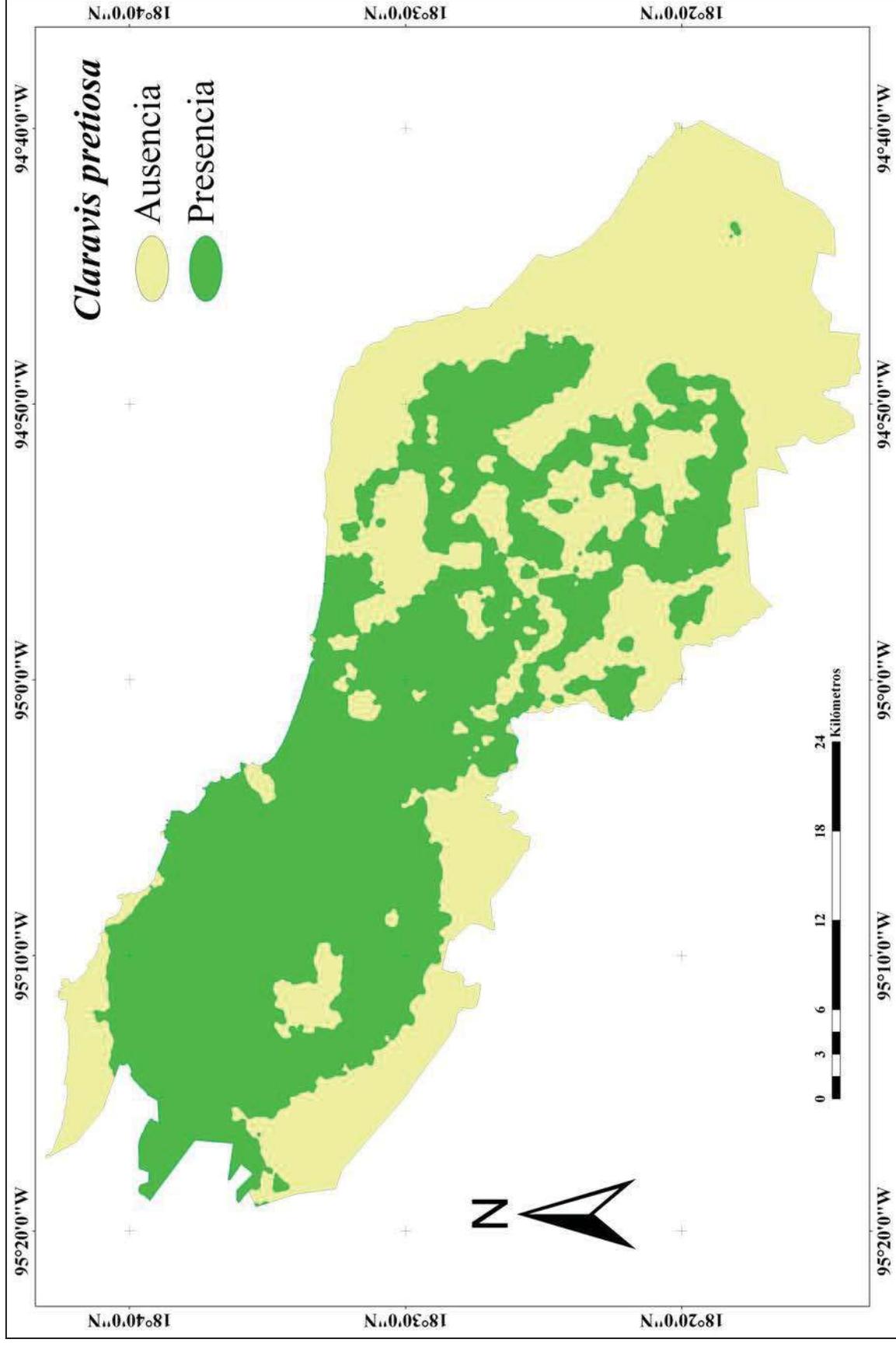
ANEXO 3. Modelos de distribución potencial sin registros suficientes para validación y reclasificación.

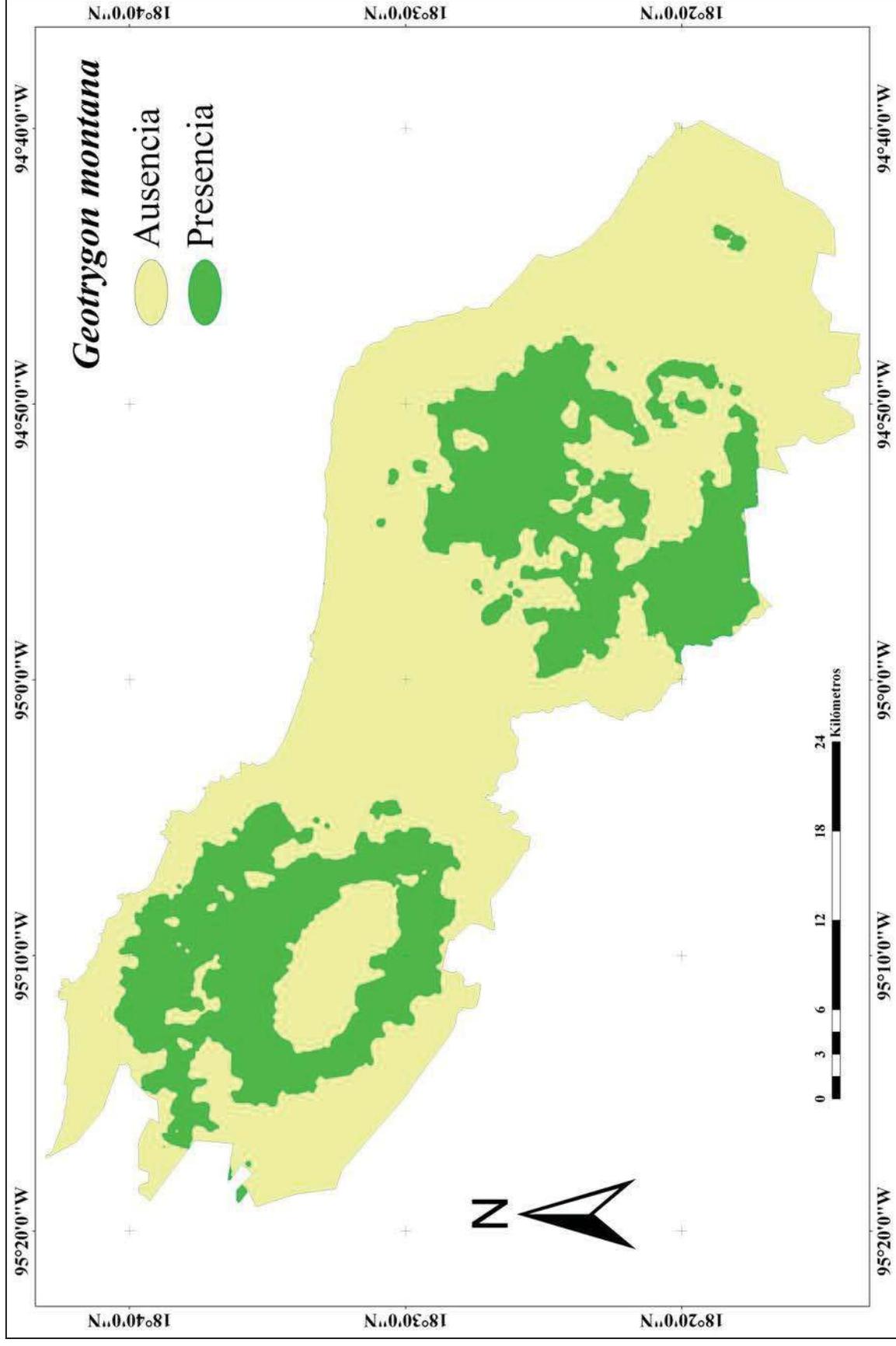




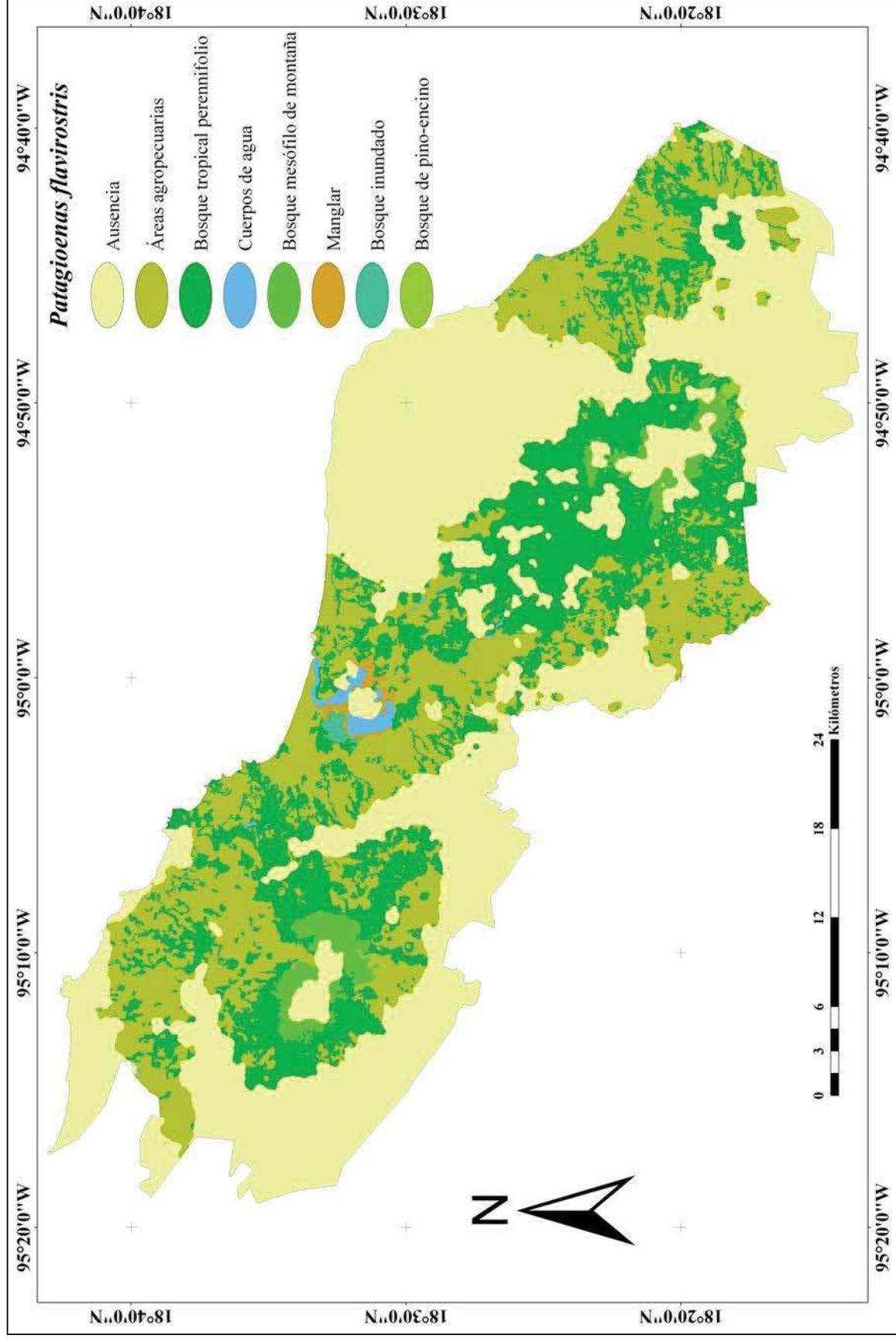


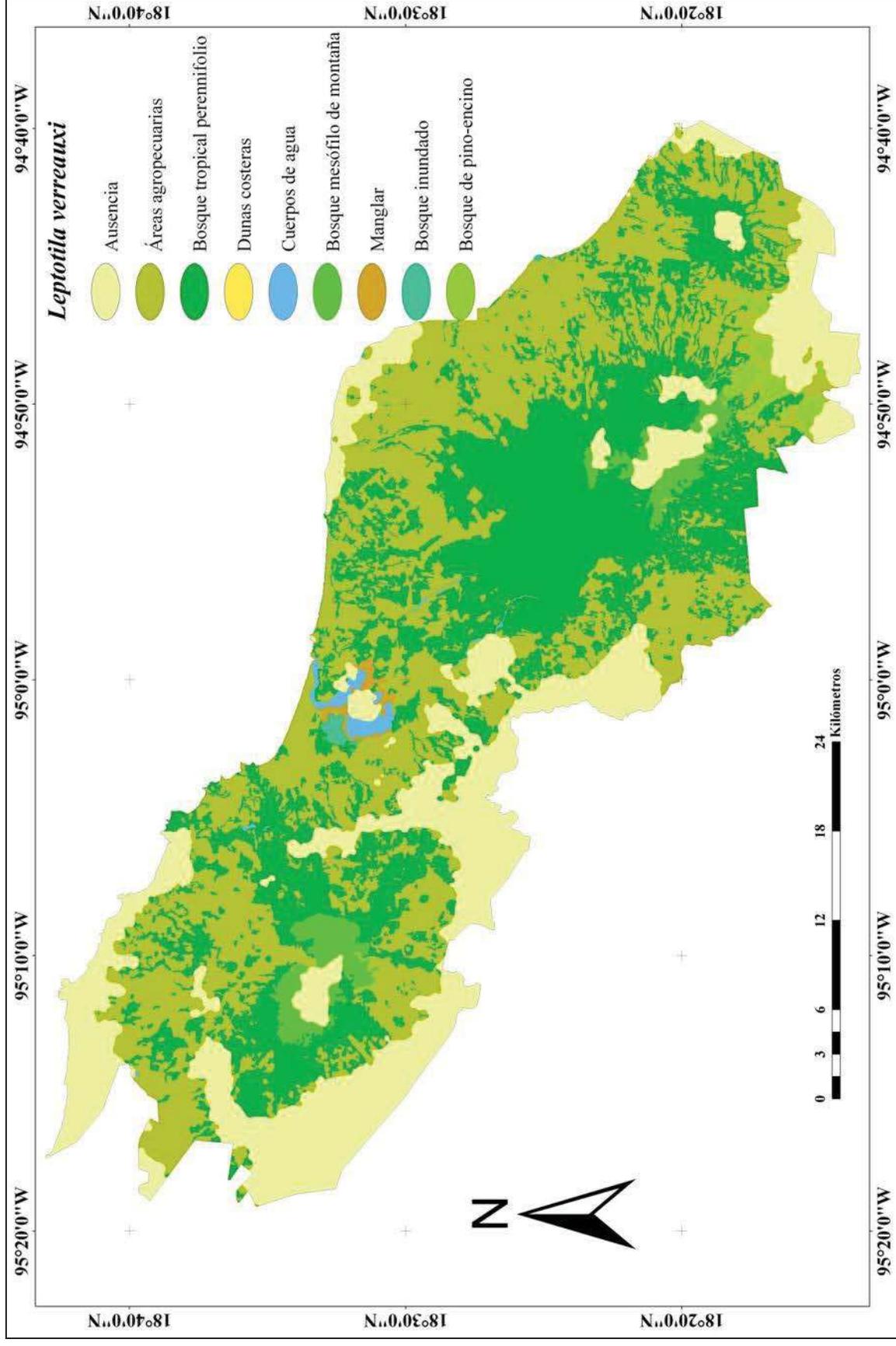


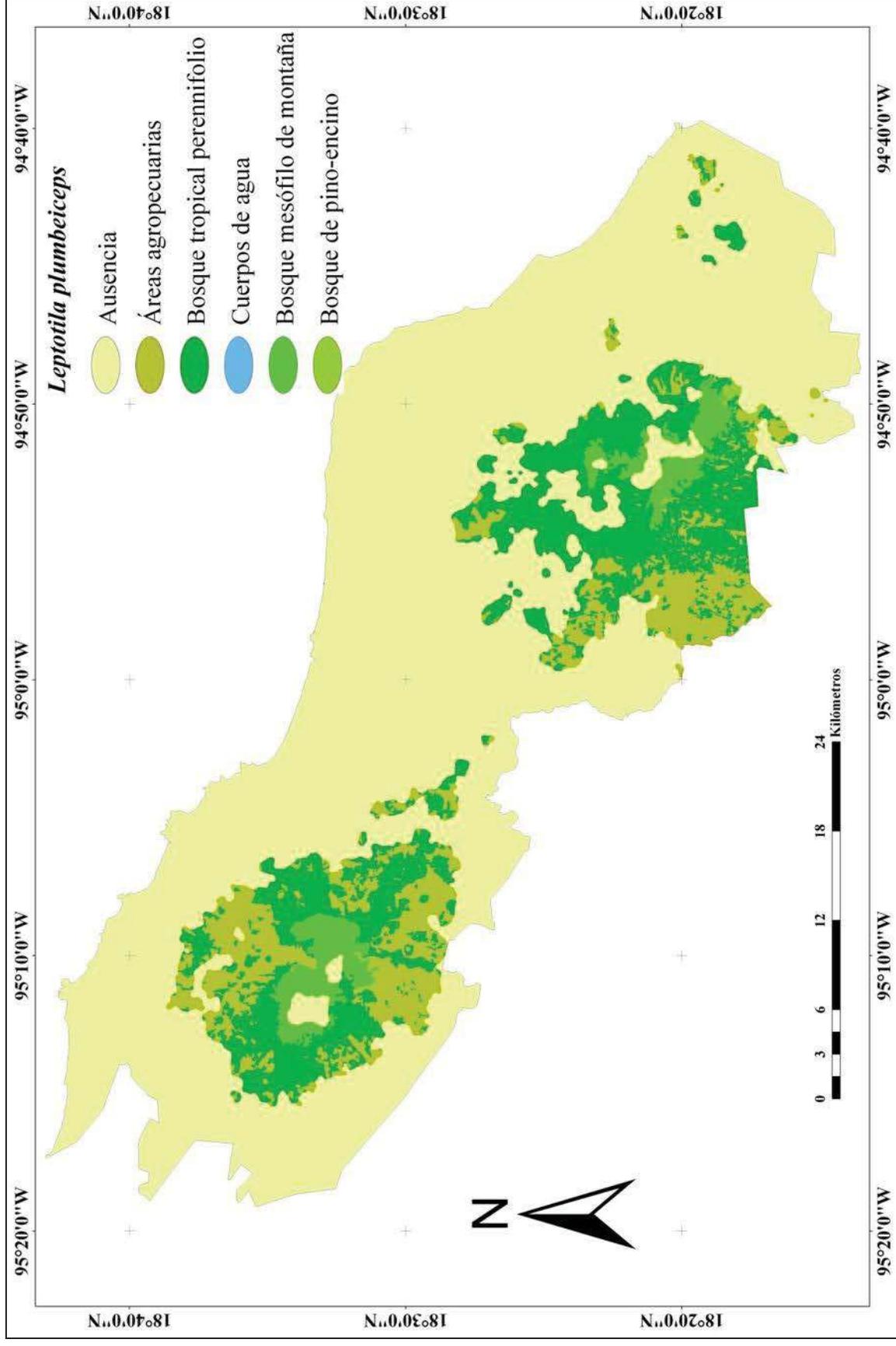


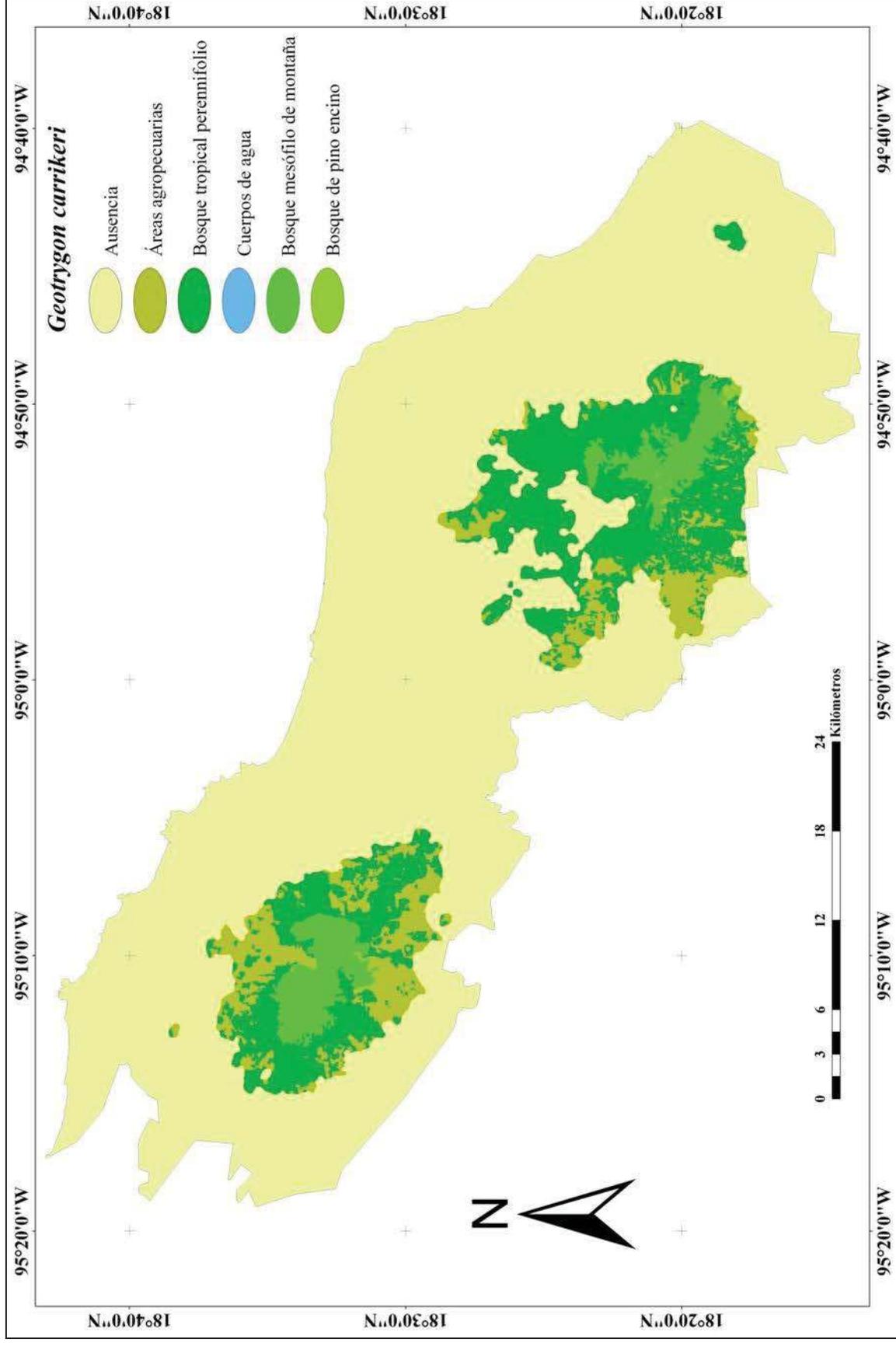


ANEXO 4. Cobertura y uso de suelo en las áreas de distribución potencial de los modelos que fueron validados.









ANEXO 5. Intervalos de las variables ambientales en las áreas de distribución potencial de los modelos que fueron validados.

Variable	Especie	Mínimo	Máximo
Temperatura media anual (BIO 1)	<i>Patagioenas flavirostris</i>	18.4	25.6
	<i>Leptotila verreauxi</i>	18.3	25.6
	<i>Leptotila plumbeiceps</i>	17.8	24.7
	<i>Geotrygon carrikeri</i>	16.9	24.0
Media del rango diurno de temperatura (BIO 2)	<i>Patagioenas flavirostris</i>	8.4	9.2
	<i>Leptotila verreauxi</i>	8.4	9.2
	<i>Leptotila plumbeiceps</i>	8.4	9.1
	<i>Geotrygon carrikeri</i>	8.4	9.0
Isotermalidad (BIO 3)	<i>Patagioenas flavirostris</i>	5.6	6.2
	<i>Leptotila verreauxi</i>	5.6	6.2
	<i>Leptotila plumbeiceps</i>	5.6	6.2
	<i>Geotrygon carrikeri</i>	5.7	6.2
Estacionalidad de la temperatura (BIO 4)	<i>Patagioenas flavirostris</i>	167.3	210.9
	<i>Leptotila verreauxi</i>	167.2	210.3
	<i>Leptotila plumbeiceps</i>	162.9	206.4
	<i>Geotrygon carrikeri</i>	157.3	203.5
Precipitación anual (BIO 12)	<i>Patagioenas flavirostris</i>	2077	3555
	<i>Leptotila verreauxi</i>	2022	3710
	<i>Leptotila plumbeiceps</i>	2178	3247
	<i>Geotrygon carrikeri</i>	2489	3346
Precipitación del mes más seco (BIO 14)	<i>Patagioenas flavirostris</i>	34	75
	<i>Leptotila verreauxi</i>	34	76
	<i>Leptotila plumbeiceps</i>	37	78
	<i>Geotrygon carrikeri</i>	52	80
Estacionalidad de la precipitación (BIO 15)	<i>Patagioenas flavirostris</i>	59	66
	<i>Leptotila verreauxi</i>	60	66
	<i>Leptotila plumbeiceps</i>	59	67
	<i>Geotrygon carrikeri</i>	59	66
Precipitación del trimestre más cálido (BIO 18)	<i>Patagioenas flavirostris</i>	421	991
	<i>Leptotila verreauxi</i>	370	1045
	<i>Leptotila plumbeiceps</i>	404	777
	<i>Geotrygon carrikeri</i>	440	840

Las unidades de temperatura corresponden a grados centígrados (C°) y las de precipitación a milímetros (mm).