



ECOLOGÍA Y SITUACIÓN ACTUAL DE LA FAMILIA COLUMBIDAE EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA LOS TUXTLAS, VERACRUZ

Tiberio C. Monterrubio-Rico¹ · José Fernando Villaseñor-Gómez² · Margarito Álvarez-Jara¹ · Patricia Escalante-Pliego³

¹Laboratorio de Vertebrados Terrestres Prioritarios, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Avenida Francisco J. Mújica S/N, Ciudad Universitaria, Colonia Felicitas del Río, Morelia, Michoacán, 58030, México.

²Laboratorio de Investigación en Ornitología, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Avenida Francisco J. Mújica S/N, Ciudad Universitaria, Colonia Felicitas del Río, Morelia, Michoacán, 58030, México.

³Colección Nacional de Aves, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México, D. F., 04510, México.

Email: Tiberio C. Monterrubio-Rico · tmonter2002@yahoo.com.mx

RESUMEN Analizamos la presencia y abundancia de palomas tropicales residentes en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México durante las épocas reproductivas de 2010 y 2011. Se emplearon distintos métodos de conteo para maximizar el registro del mayor número de especies y superar las dificultades del terreno y la vegetación. Muestreamos principalmente a través de transectos y puntos de conteo en bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino y áreas agropecuarias, y registramos 512 individuos de 12 de las 17 especies reportadas históricamente. Las especies registradas en el presente fueron: *Patagioenas cayennensis*, *P. speciosa*, *P. flavirostris*, *P. nigrirostris*, *Columbina inca*, *C. talpacoti*, *Claravis pretiosa*, *Geotrygon montana*, *Leptotila verreauxi*, *L. plumbeiceps*, *Zentrygon carrikeri* (endémica) y *Zenaida asiatica*. La mayor riqueza se observó en el bosque tropical perennifolio, en donde la especie más abundante fue *L. verreauxi*. La abundancia varió significativamente entre tipos de vegetación para *L. verreauxi*, *L. plumbeiceps* y *Z. carrikeri*, posiblemente debido a los diferentes niveles de tolerancia a la perturbación. El bosque mesófilo de montaña fue el hábitat utilizado en mayor proporción a lo esperado para la mayoría de las especies examinadas como: *P. flavirostris*, *C. pretiosa*, *L. verreauxi*, *L. plumbeiceps* y *Z. carrikeri*. Las preferencias de hábitat más amplias correspondieron a *P. flavirostris*, *C. pretiosa* y *L. verreauxi*. Tres especies fueron exclusivas a un tipo de vegetación (*P. cayennensis* y *P. nigrirostris* en bosque tropical perennifolio; *P. speciosa* en bosque mesófilo de montaña). El volcán San Martín Pajapan, una de las áreas núcleo de la Reserva de la Biosfera fue muestreada por primera vez, y registramos a *L. verreauxi*, *L. plumbeiceps*, al igual que a una importante población de *Z. carrikeri*, especie endémica cuyas poblaciones conocidas están limitadas a otras tres áreas montañosas de la región. Las poblaciones de palomas que habitan en interior de bosque se encuentran ubicadas en fragmentos de bosque primario aislados, por lo que deben establecerse corredores para evitar el aislamiento de las poblaciones remanentes de especies de palomas en riesgo.

ABSTRACT · Ecology and status of pigeons and doves (Columbidae) in Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Veracruz, Mexico

We analyzed the presence and abundance of tropical resident pigeons and doves (Columbidae) in Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Veracruz, Mexico, during the breeding seasons of 2010 and 2011. We used different survey methods to maximize the detection of different species and overcome terrain and vegetation limitations. We surveyed the area mostly through transects and point counts in evergreen tropical forest, cloud forest, pine-oak forest, and agricultural areas, including the Reserve core areas, recording 512 individuals of 12 out of 17 columbid species reported historically for the area. We were able to confirm *Patagioenas cayennensis*, *P. speciosa*, *P. flavirostris*, *P. nigrirostris*, *Columbina inca*, *C. talpacoti*, *Claravis pretiosa*, *Geotrygon montana*, *Leptotila verreauxi*, *L. plumbeiceps*, *Zentrygon carrikeri* (endemic), and *Zenaida asiatica*. The tropical evergreen forest is the vegetation type with the highest species richness, and the most abundant species was *L. verreauxi*. Abundance varied significantly among vegetation types for *L. verreauxi*, *L. plumbeiceps*, and *Zentrygon carrikeri*, possibly due to differences in their tolerance to disturbance. Cloud forest stood out as the most important habitat as it was used more than expected by species such as *P. flavirostris*, *C. pretiosa*, *L. verreauxi*, *L. plumbeiceps*, and *Z. carrikeri*. The species with the broadest habitat preferences were *P. flavirostris*, *C. pretiosa*, and *L. verreauxi*. Three species were exclusive to a single vegetation type (*P. cayennensis* and *P. nigrirostris* to evergreen tropical forest; *P. speciosa* to cloud forest). The volcán San Martín Pajapan, one of the Bio-

Received 18 March 2015 · Revised 29 August 2015 · Accepted 27 April 2016 · Published online 7 June 2016

Communicated by Sebastian Herzog © The Neotropical Ornithological Society

sphere Reserve core areas was surveyed for the first time, and we recorded *L. verreauxi*, *L. plumbeiceps*, as well as an important population of *Z. carrikeri*, the latter endemic species being previously only known from three other Mexican mountain ranges. The populations of doves and pigeons inhabiting the forest interior are mostly located in isolated primary forest fragments, therefore corridors should be established to avoid the isolation of the remaining endangered dove populations.

KEY WORDS Cloud forest · Doves · Evergreen forest · Habitat use · Pigeons

INTRODUCCIÓN

La región de Los Tuxtlas (Veracruz, México) representa el relicto de bosque tropical perennifolio más noroeste en América (Rappole et al. 1997, Guevara et al. 2004), además de ser quizás la región con mayor riqueza avifaunística en México (Escalante et al. 1993). Esta región con diversos tipos de vegetación (desde manglares hasta bosques de pino) es importante como santuario de aves, pero se desconoce en detalle la importancia de las unidades de vegetación presentes para las diferentes familias de aves residentes (Winker 1997). A partir de la década de 1970, Los Tuxtlas experimentó una fuerte deforestación que disminuyó sus bosques originales en más de un 80% (Guevara et al. 2004), con probables efectos en su fauna. Considerando este cambio tan drástico, es importante evaluar la situación actual de las especies de aves residentes, analizar sus patrones de uso de hábitat y sus requerimientos ecológicos.

La familia Columbidae (i.e., palomas, pichones y tortolitas) integra a 304 especies a nivel mundial (Walker 2007), con 22 especies nativas para México y 18 registradas en el estado de Veracruz (Howell & Webb 1995, Montejo-Díaz & McAndrews 2006), presentando una importante diversidad en Los Tuxtlas (Howell & Webb 1995, Schaldach & Escalante-Pliego 1997). A pesar de que los colúmbidos constituyen una familia diversa de amplia distribución, cuya importancia ecológica en la depredación y dispersión de semillas es considerable, y que algunas de sus especies se encuentran amenazadas globalmente (lo que las hace similares a otros grupos de aves como los Psitácidos), existen comparativamente pocos estudios para esta familia en el Neotrópico. La mayoría de sus referencias corresponden a su inclusión en listados de avifaunas, careciéndose de estudios específicos sobre su biología y ecología. El caso de Los Tuxtlas no es la excepción (Walker 2007). En la región se han registrado 17 especies de colúmbidos, de las cuales 13 son consideradas residentes: *Patagioenas cayennensis* (Paloma colorada), *P. flavirostris* (Paloma morada), *P. nigrirostris* (Paloma triste), *Columbina inca* (Tórtola cola-larga), *C. passerina* (Tórtola coquita), *C. minuta* (Tórtola pecho-liso), *C. talpacoti* (Tórtola rojiza), *Clarravis pretiosa* (Tórtola azul), *C. mondetoura* (Tórtola pecho-morado), *Geotrygon montana* (Paloma-perdiz rojiza), *Leptotila verreauxi* (Paloma arroyera), *Leptotila plumbeiceps* (Paloma cabeza-ploma) y *Zentrygon carrikeri* (Paloma-perdiz tuxtleña). Tres especies han sido consideradas migratorias: *Patagioenas speciosa* (Paloma escamosa), *Zenaida asiatica* (Paloma alablanca) y *Z. macroura* (Paloma huilota), y una más es

accidental: *Patagioenas fasciata* (Paloma de collar) (Schaldach & Escalante-Pliego 1997). Cuatro especies están listadas en categorías de riesgo en México por la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT 2010), estando dos especies en peligro de extinción, *Z. carrikeri* y *C. mondetoura*. *Patagioenas speciosa* y *P. nigrirostris* están sujetas a protección especial, además de que *Z. carrikeri* es la única especie de paloma tropical endémica de México y es considerada en Peligro de extinción global (SEMARNAT 2010, IUCN 2013).

Estudios particulares enfocados a especies de colúmbidos son escasos en México, existiendo sólo dos estudios para especies presentes en Los Tuxtlas (Eitniear & Aragón-Tapia 2005, Cornejo & Osorio 2008), e igualmente escasos para Centroamérica y Sudamérica (e.g., Wiley 1991, Sánchez et al. 2006, Greeney et al. 2007). En México existen pocos lugares cuya riqueza inusitada de especies de colúmbidos sea tan alta como en Los Tuxtlas, y donde se requiera con tanta urgencia entender cómo coexisten esas especies ecológicamente similares en un conjunto limitado de hábitats con reducida extensión debido a la deforestación. Durante los últimos 50 años se han generado datos en forma indirecta para esta región (Edwards & Tashian 1959, Andrieu 1967, Winker et al. 1992, Estrada et al. 1997, 2000), que muestran que aunque algunas especies toleran áreas abiertas (*Z. asiatica*, *C. inca*, *C. passerina* y *C. talpacoti*), otras parecen requerir estrictamente hábitats arbolados. Por lo tanto, es probable que la deforestación haya afectado de forma diferencial la distribución, abundancia y patrones de uso de hábitat de los ensambles de palomas. Ante la grave deforestación de la región, consideramos necesario realizar un inventario actual de las especies, evaluar su abundancia en diferentes hábitats, y examinar la afinidad y superposición en el uso de hábitat de las especies de la familia Columbidae en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, para comparar los resultados con patrones de abundancia documentados en el pasado y evaluar posibles cambios.

MÉTODOS

La Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (1551,2 km²) se localiza al sur del estado de Veracruz, en la costa del Golfo de México (18°44'–18°13'N, 95°20'–94°39'W) (SEMARNAP 1998; Figura 1), e incluye bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino, bosque de pino-encino, bosque de encino, sabana, manglar, vegetación de dunas costeras, pastizales inducidos y campos agropecuarios (cultivos arbóreos y no arbóreos) (Castillo-Campos &

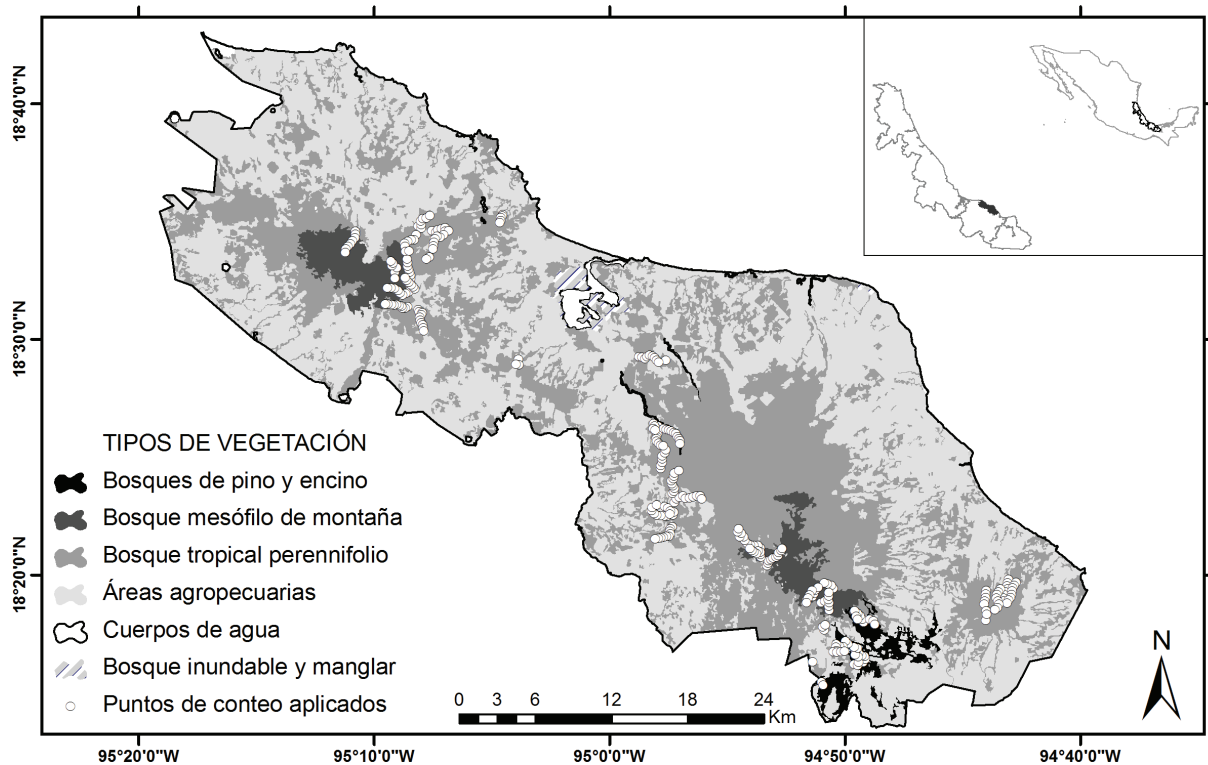


Figura 1. Mapa de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México indicando tipos de vegetación y ubicación de los puntos de muestreo efectuados.

Laborde 2004). Se destacan los volcanes de San Martín Tuxtla al noroeste (1680 m s.n.m.), Santa Marta (1680 m s.n.m.) y San Martín Pajapan (1180 m s.n.m.) al sureste (INEGI 2000, 2003), además de numerosos conos cineríticos (Martín del Pozzo 1997).

Dada la complejidad topográfica y estructural de la vegetación, fue necesario implementar distintos métodos de muestreo para maximizar el registro del mayor número de especies por tipo de vegetación, considerando limitaciones logísticas, temporales y de recursos. El muestreo se realizó en dos etapas, la primera etapa en marzo y abril de 2010, mediante doce transectos diurnos de 3 km de longitud sobre caminos poco transitados (banda de detección de 50 m), con los que se tenía familiaridad por estudios anteriores (tres transectos en cuatro áreas establecidas anteriormente) (De Labra et al. 2010) cerca del Volcán San Martín Tuxtla, la laguna de Sontecomapan y la Sierra de Santa Marta, abarcando zonas de bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña y áreas agropecuarias. En algunos sitios de difícil desplazamiento, también se efectuaron conteos vespertinos y observaciones desde sitios elevados, además de anotar todas las observaciones ocasionales durante recorridos exploratorios.

La segunda etapa de muestreo se basó en puntos de conteo sobre veredas (10 min de duración, a intervalos de 200 m, entre las 06:30 y las 11:30 h, con un radio de 100 m; Ralph et al. 1996), entre mayo de 2010 y marzo–julio de 2011, incrementando la superficie de muestreo e incluyendo tanto áreas poco estudiadas y desconocidas ornitológicamente (como el

área núcleo de San Martín Pajapan y la parte Sur de la Reserva), como áreas muestreadas en estudios anteriores y en la primera etapa (Figura 1). La inclusión de puntos de conteo se sustentó en su éxito en estudios donde evaluaron detectabilidad, variación espacio-temporal y densidad de especies de colúmbidos en Puerto Rico (Rivera-Milán 1995). Los conteos se realizaron en el interior del bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino, además de fragmentos de bosque de diferentes tamaños, áreas agropecuarias con árboles dispersos y cercas vivas. Se establecieron sesiones de 10 puntos separados entre sí por al menos 200 m, con duración de 10 min; sin embargo no siempre fue posible completar los 10 puntos, debido a la disponibilidad de hábitat muestreado. Se registraron todos los individuos detectados, tanto visual como auditivamente, la hora de registro, actividad, tipo de vegetación, coordenadas y elevación. Para evaluar la abundancia relativa se consideraron sólo datos obtenidos mediante puntos de conteo y sólo para especies con más de 10 individuos registrados al menos en dos tipos de vegetación. La abundancia se expresó como el promedio del número de individuos de la especie/100 puntos muestreados por tipo de vegetación. Se comparó la abundancia relativa de las especies entre hábitats (i.e. bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino y áreas agropecuarias), usando la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis con el módulo PROC NPAR1WAY (SAS 2000), ya que los datos no presentaron distribución normal. Para evaluar la preferencia de las especies

Tabla 1. Registros de doce especies de colúmbidos en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México, por método de muestreo (unidades de esfuerzo de muestreo en cada método).

Especie	Transectos (12)	Puntos de conteo (307)	Punto fijo (5)	Reconocimiento y exploración (13)	Observaciones ocasionales (6)	Total
<i>Patagioenas cayennensis</i>	0	1 (1)	0	0	0	1 (1)
<i>Patagioenas speciosa</i>	0	2 (3)	0	0	0	2 (3)
<i>Patagioenas flavirostris</i>	28 (52)	24 (37)	8 (11)	4 (5)	3 (14)	67 (119)
<i>Patagioenas nigrirostris</i>	0	12 (12)	0	2 (2)	0	14 (14)
<i>Zenaida asiatica</i>	2 (3)	6 (7)	0	0	3 (8)	11 (18)
<i>Columbina inca</i>	0	4 (4)	0	0	0	4 (4)
<i>Columbina talpacoti</i>	2 (3)	3 (5)	0	1 (1)	0	6 (9)
<i>Claravis pretiosa</i>	1 (1)	19 (20)	0	2 (3)	0	22 (24)
<i>Leptotila verreauxi</i>	16 (16)	97 (97)	5 (5)	13 (13)	0	131 (131)
<i>Leptotila plumbeiceps</i>	0	69 (69)	1 (1)	8 (8)	0	78 (78)
<i>Zentrygon carrikeri</i>	6 (6)	73 (74)	2 (2)	15 (20)	0	96 (102)
<i>Geotrygon montana</i>	0	7 (7)	0	2 (2)	0	9 (9)
Total	55 (81)	317 (336)	16 (19)	47 (54)	6 (22)	441 (512)

por algún tipo de vegetación, se utilizó la prueba de *G* y se usaron intervalos de Bonferroni en un análisis de uso y disponibilidad (Nue et al. 1974, Byers et al. 1984). Para este análisis, se estimó la disponibilidad de cada tipo de vegetación con el mapa de vegetación más actual para la reserva, que se basa en capas digitales de uso y cobertura del suelo creadas por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas para la Reserva de la Biosfera a partir de imágenes satelitales Spot de los años 2004 y 2005. Para las especies con un mínimo de diez registros en por lo menos 3 hábitats, se calculó la amplitud de nicho ecológico mediante el Índice de Hulbert B' (que integra la proporción de individuos utilizando cada recurso y la proporción disponible de recursos, en este caso disponibilidad de cada hábitat muestreado) y el nicho de Hulbert estandarizado B'_A (Krebs 1994).

RESULTADOS

Se recorrieron 36 km de transectos, se efectuaron 307 puntos de conteo, cinco sesiones de observación sobre sitios elevados vespertinos y 13 recorridos de reconocimiento y exploración en áreas de la reserva no estudiadas previamente, en las que se registraron 512 individuos de 12 especies. Considerando los registros de todos los métodos de muestreo, la especie con el mayor número de registros fue *L. verreauxi* (131 individuos), seguida de *P. flavirostris*. Sin embargo la mayoría de las especies presentaron bajas abundancias (≤ 1 –2% de los registros), como por ejemplo *G. montana*, *C. talpacoti*, *P. speciosa* y *C. inca*, siendo la especie menos abundante *P. cayennensis* con sólo un registro (0,02%).

La mayoría de observaciones en cada tipo de vegetación (71,9%) se obtuvieron mediante puntos

de conteo, único método con el que se ubicaron a todas las especies de colúmbidos registradas en el estudio, razón por la cual los resultados de este método se emplearon en la mayoría de los análisis, al comparar el uso, selección y abundancia entre hábitats, al igual que en el análisis de amplitud de nicho. El segundo método más efectivo fue el de recorridos de reconocimiento, para los cuales no fue posible establecer un diseño de muestreo balanceado por la compleja topografía (Tabla 1).

En el bosque tropical perennifolio se observaron 10 especies (nueve mediante puntos de conteo y *Columbina talpacoti* mediante otros métodos). En el bosque mesófilo de montaña se detectaron 8 especies (siete mediante puntos de conteo y *Geotrygon montana* en recorridos de reconocimiento). Las áreas agropecuarias presentaron una riqueza de 6 especies, tres registradas mediante puntos de conteo, mientras que *Zenaida asiatica*, *Columbina talpacoti* y *Leptotila plumbeiceps* se detectaron con otros métodos. Finalmente el bosque de pino-encino presentó 4 especies, todas detectadas en puntos de conteo. Considerando sólo los resultados de puntos de conteo, la comunidad con la mayor riqueza fue el bosque tropical perennifolio, seguida del bosque mesófilo de montaña, y la menor riqueza se observó en las áreas agropecuarias (Figura 2).

Patagioenas cayennensis y *P. nigrirostris* fueron exclusivas del bosque tropical perennifolio, mientras que *P. speciosa* fue exclusiva del bosque mesófilo de montaña. En el bosque de pino-encino y las áreas agropecuarias ninguna especie fue exclusiva; por su parte, *L. verreauxi* fue la única especie presente en todos los tipos de vegetación.

En los puntos de conteo, la mayor abundancia correspondió a *Z. carrikeri* en el bosque mesófilo de

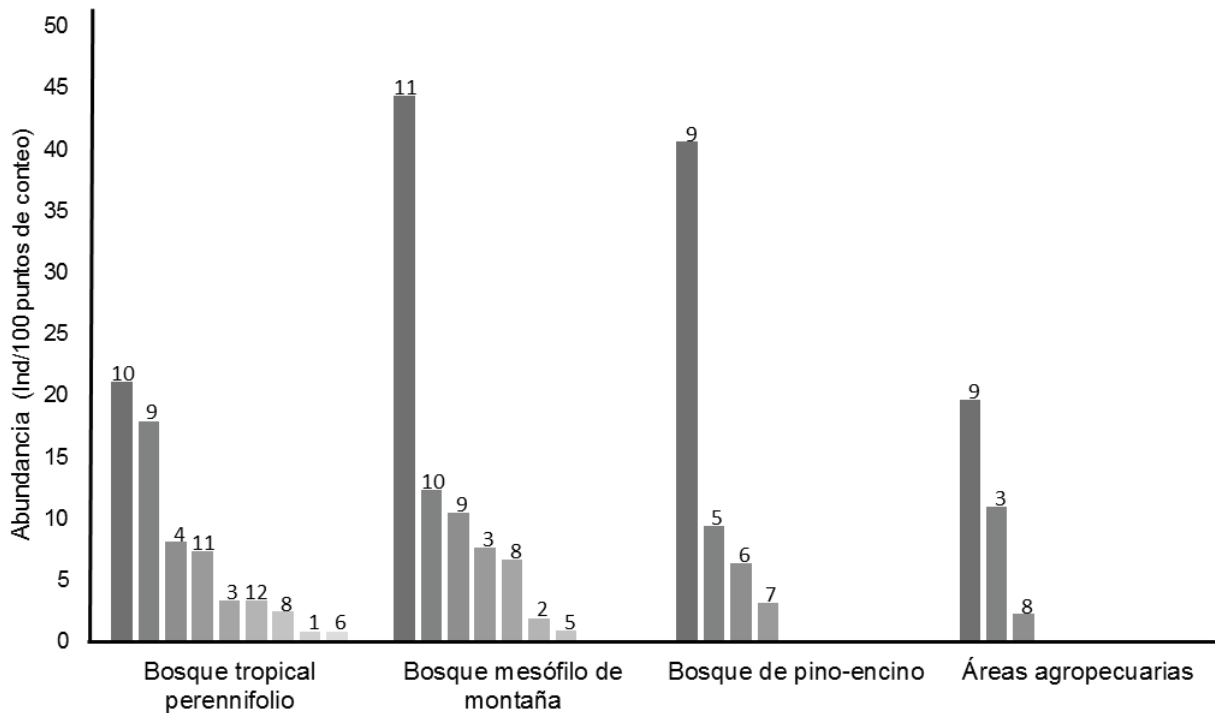


Figura 2. Diagrama de rango/abundancia de las especies de palomas por tipo de vegetación (individuos/100 puntos de conteo) en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. Identificador de especies: 1 *Patagioenas cayennensis*, 2 *P. speciosa*, 3 *P. flavirostris*, 4 *P. nigrisrostris*, 5 *Zenaida asiática*, 6 *Columbina inca*, 7 *C. talpacoti*, 8 *Claravis pretiosa*, 9 *Leptotila verreauxi*, 10 *L. plumbeiceps*, 11 *Zenaidura macroura*, 12 *Geotrygon montana*.

montaña (44,3 individuos/100 puntos), mientras que las menores abundancias las presentaron *P. cayennensis* y *C. inca* en el bosque tropical perennifolio (0,81 individuos/100 puntos) (Figura 2). Al comparar la abundancia relativa observada por tipos de vegetación en los puntos de conteo, se observaron diferencias significativas para *L. verreauxi* ($H = 17,8$, $gl = 3$, $P = 0,0005$) que fue más abundante en el bosque de pino-encino (40,6 individuos/100 puntos), *L. plumbeiceps* ($H = 14,7$, $gl = 3$, $P = 0,002$) que fue más abundante en el bosque tropical perennifolio (22,1 individuos/100 puntos) y *Z. carrikeri* ($H = 52,6$, $gl = 3$, $P = 0,0001$) que fue más abundante en el bosque mesófilo de montaña (44,3 individuos/100 puntos). No se encontraron diferencias significativas entre tipos de vegetación para *P. flavirostris* ($H = 5$, $gl = 3$, $P = 0,17$), aunque fue más abundante en áreas agropecuarias (10,9 individuos/100 puntos), ni para *C. pretiosa* ($H = 2,1$, $gl = 3$, $P = 0,56$) que fue más abundante en el bosque mesófilo de montaña (Figura 2).

El análisis de uso y disponibilidad de hábitat reveló que ninguna de las cinco especies analizadas utilizó los hábitats donde se las registró en la misma proporción que su disponibilidad: *P. flavirostris* ($G = 69,5$, $P = 0,0001$); *C. pretiosa* ($G = 108,5$, $P = 0,0001$); *L. verreauxi* ($G = 56,26$, $P = 0,0001$); *L. plumbeiceps* ($G = 22,07$, $P = 0,0001$); *Z. carrikeri* ($G = 127,83$, $P = 0,0001$). Todas ellas usaron proporcionalmente con mayor frecuencia el bosque mesófilo de montaña, a pesar de su menor disponibilidad. *Leptotila plumbeiceps* y *Z. carrikeri* usaron el bosque tropical perenni-

folio menos de lo esperado; *C. pretiosa* usó las áreas agropecuarias menos de lo esperado; *L. verreauxi* usó las áreas agropecuarias más de lo esperado y el bosque de pino-encino menos de lo esperado (Tabla 2). Tres especies presentaron valores de amplitud de nicho ecológico altos (*P. flavirostris*, *C. pretiosa* y *L. verreauxi*), siendo *L. verreauxi*, la especie con mayor amplitud ($B'_A = 0,79$) (Tabla 3).

DISCUSIÓN

En este estudio registramos 12 de las 17 especies de colúmbidos reportados históricamente para la región de Los Tuxtlas (Schaldach & Escalante-Pliego 1997). La cifra es notable si consideramos que las 17 especies reportadas históricamente fueron registradas a lo largo de 23 años de observaciones en un área de mayor extensión que la Reserva. A pesar de la fuerte deforestación, los remanentes de bosques todavía albergan un número elevado de especies, a diferencia de otras regiones del país donde la deforestación parece haber disminuido drásticamente la comunidad de palomas (Patten et al. 2010). La comunidad de palomas de Los Tuxtlas muestra una distribución proporcionalmente inequitativa, cuatro especies presentaron valores de abundancia superiores al 15% de los registros totales (considerando todos los registros/método), siendo la especie más abundante en el estudio *Leptotila verreauxi* con 25% de los individuos observados. Afortunadamente, entre las especies con altos porcentajes de registros, se encuentra la

Tabla 2. Uso diferencial de hábitat por las cinco especies de palomas más abundantes en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Uso superior a lo esperado.

Especie	Hábitat	Disponibilidad de hábitat (km ²)	Proporción de uso esperado	Proporción de uso observado	Índice de selección	Límites de confianza
<i>Patagioenas flavirostris</i>	Bosque tropical perennifolio	611	0,41	0,18	0,44	0–0,46
	Bosque mesófilo de montaña	57	0,04	0,55	13,99	0,19–0,90*
	Áreas agropecuarias	807	0,55	0,27	0,50	0–0,59
<i>Claravis pretiosa</i>	Bosque tropical perennifolio	611	0,41	0,29	0,69	0–0,69
	Bosque mesófilo de montaña	57	0,04	0,57	14,66	0,12–11,02*
	Áreas agropecuarias	807	0,55	0,14	0,26	0–0,46*
<i>Leptotila verreauxi</i>	Bosque tropical perennifolio	611	0,41	0,39	0,95	0,21–0,56
	Bosque mesófilo de montaña	57	0,04	0,18	4,78	0,05–0,32*
	Bosque de pino-encino	22	0,54	0,27	0,49	0,11–0,42*
	Áreas agropecuarias	807	0,02	0,16	10,80	0,03–0,30*
<i>Leptotila plumbeiceps</i>	Bosque tropical perennifolio	611	0,91	0,64	0,70	0,45–0,82*
	Bosque mesófilo de montaña	57	0,09	0,36	4,23	0,18–0,55*
<i>Zentrygon carrikeri</i>	Bosque tropical perennifolio	611	0,91	0,18	0,20	0,05–0,31*
	Bosque mesófilo de montaña	57	0,09	0,82	9,51	0,69–0,95*

endémica *Zentrygon carrikeri* con cerca de 20% de registros (Tabla 1). En contraste, cinco especies presentaron valores porcentuales inferiores al 2% de los registros (Tabla 1).

La ausencia de registros para cinco especies reportadas en el listado de Schaldach & Escalante-Pliego (1997) para la región (*P. fasciata*, *Z. macroura*, *C. passerina*, *C. minuta*, *C. monetoura*) puede tener distintas explicaciones. *Patagioneas fasciata* sólo ha sido reportada esporádicamente en la región (Schaldach & Escalante-Pliego 1997). Con base en la literatura, *Patagioneas fasciata* habita bosques de pino-encino entre los 1000 y 3000 msnm, vegetación de extensión muy limitada en Los Tuxtlas aunque este hábitat fue muestreado, no se registró a la especie. Si esta especie persiste en el área, es posible que sus densidades sean tan bajas que no haya sido registrada con el esfuerzo efectuado (Howell & Webb 1995, Castillo-Campos & Laborde 2004).

La ausencia de algunas especies en los muestreos puede atribuirse a la estacionalidad, ya que fueron efectuados durante meses de primavera y verano, y fundamentalmente para evaluar a las especies de interiores de bosques y bordes, cuyos remanentes se encuentran alejados de la costa (Rappole et al. 1997, Schaldach & Escalante-Pliego 1997). Los ambientes abiertos no fueron muestreados en forma intensiva en este trabajo. *Zenaida macroura* es migratoria, reportándose para la región sólo durante los meses de octubre-abril, además de que ha sido registrada principalmente en zonas colindantes al litoral de la costa. Una situación similar parece explicar la ausencia de *C. passerina* y *C. minuta* en los muestreos, ya que ambas son habitantes de pastizales abiertos, cultivos y áreas urbanas (Howell & Webb 1995) y espe-

cies raras para la región (Andrle 1967). Otros estudios en hábitats perturbados de Los Tuxtlas sólo reportan a *C. passerina* (Apéndice 1) (Estrada et al. 1997, Estrada et al. 2000), que es considerada una especie muy rara localmente a lo largo de su distribución (Howell & Webb 1995, Ceballos & Márquez-Valdellamar 2000). Históricamente *C. monetoura* había sido reportada como rara para los bosques de pino-encino en Los Tuxtlas (Apéndice 1) (Schaldach & Escalante-Pliego 1997); sin embargo, existen reportes auditivos para *C. monetoura* del año 2007 para la localidad de Pipiapan, al norte del lago de Catemaco (GBIF 2012), localidad que se encuentra fuera del área muestreada, por lo que su presencia para la Reserva de Los Tuxtlas es todavía incierta (Schaldach & Escalante-Pliego 1997).

Se destacan como hábitats prioritarios para las palomas, el bosque tropical perennifolio y el bosque mesófilo de montaña, que presentaron las 12 especies registradas en el área. Además, de acuerdo a nuestros resultados y a los obtenidos en estudios anteriores (Apéndice 1), estos tipos de vegetación serían esenciales para especies sensibles a la perturbación (como *P. nigrirostris*, *C. pretiosa* y *Z. carrikeri*). Las especies de palomas presentaron un patrón de uso de hábitat diferente a la disponibilidad del área de los tipos de vegetación, siendo el bosque mesófilo de montaña el tipo más importante por el número de especies que lo usaron en mayor proporción de lo esperado (Tabla 2).

En general, en cuanto a su presencia por hábitat (tipos de vegetación), en este estudio se observó en ambientes naturales particularmente boscosos a *P. cayennensis*, *P. speciosa*, *P. nigrirostris*, *C. inca*, *Z. carrikeri* y *G. montana*. Sin embargo en estudios ante-

Tabla 3. Índice de Hulbert y estandarizado de Hulbert (B'_A) para las tres especies de colúmbidos con mayor abundancia en los hábitats muestreados en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Especie	Número de hábitat usados	B'	B'_A
<i>Patagioenas flavirostris</i>	3	0,82	0,78
<i>Claravis pretiosa</i>	3	0,78	0,74
<i>Leptotila verreauxi</i>	4	0,81	0,79

rios *P. speciosa*, *P. nigrirostris*, *C. inca* y *G. montana* han sido registradas también en áreas abiertas y sabanas arboladas (Apéndice 1). *Zentrygon carrikeri* y *P. cayennensis* históricamente han sido registradas sólo en bosques y no registradas en hábitats abiertos o perturbados, patrón que coincide con este trabajo, lo que revela su elevada dependencia de hábitat maduros conservados y su vulnerabilidad a la deforestación (Andrle 1967, Schaldach & Escalante-Pliego 1997, Márquez-Valdelamar & Arizmendi 2000, Díaz 2003). *Patagioenas flavirostris* presentó su mayor abundancia en el bosque mesófilo, seguido de las zonas agropecuarias, estando presente también en bosque tropical perennifolio lo que coincide con la literatura (Edwards & Tashian 1959, Andrle 1967, Estrada et al. 1997, Estrada et al. 2000). En los dos estudios más antiguos en la región, cuando aún predominaban los bosques tropicales, *Leptotila verreauxi* fue considerada como típica del interior del bosque tropical perennifolio (Edwards & Tashian 1959) y para el bosque mesófilo de montaña (Andrle 1967). Sin embargo, desde hace 18 años se le ha registrado también en otros ambientes arbolados (Estrada et al. 1997, Schaldach & Escalante-Pliego 1997, Estrada et al. 2000), lo que sugiere una adaptación o tolerancia a las nuevas condiciones de fragmentación de la región, usando también los ambientes más abiertos o perturbados en respuesta a la disminución de los bosques tropicales. Basado en nuestros datos y análisis, *Leptotila plumbeiceps* usó el bosque tropical perennifolio menos de lo esperado, mientras reportes previos reportan a la especie en el interior de bosque, bordes y áreas con arbustos y matorrales y huertas (Apéndice 1). Estas diferencias sugieren adaptabilidad y amplia tolerancia al uso de ambientes diferentes al bosque tropical primario. En este estudio se observó con poca frecuencia a *C. pretiosa* en áreas agropecuarias o alteradas, a pesar de que en estudios anteriores se le reportó usando cercas vivas, huertas, campos abiertos y bordes de bosques (Edwards & Tashian 1959, Andrle 1967, Estrada et al. 1997); este patrón probablemente se deba a la intensidad de las modificaciones en el uso del suelo, de tal forma que los fragmentos de bosque mesófilo cada vez más pequeños son los que mantienen poblaciones viables de esta especie tan sensible.

En cuanto a la amplitud de nicho, las tres especies analizadas (*P. flavirostris*, *C. pretiosa* y *L. verreauxi*)

son consideradas generalistas, ya que ocurren en los tres tipos de vegetación con mayor disponibilidad, incluso en los modificados como las áreas agropecuarias. Su presencia en una amplia gama de hábitats, desde los bosques primarios y secundarios, bordes, huertas y áreas semiabiertas coincide con lo que se conocía anteriormente para las tres especies (Howell & Webb 1995, Schaldach & Escalante-Pliego 1997).

En este estudio se efectuaron por primera vez muestreos en el volcán San Martín Pajapan, la zona núcleo más remota y aislada de la reserva. En esta zona se registró *L. verreauxi*, *L. plumbeiceps* y una población de *Z. carrikeri* (endémica y en peligro de extinción), cuya distribución reconocida sólo incluía tres áreas, el volcán San Martín Tuxtla, el Cerro de Tuxtla y la Sierra de Santa Marta (Márquez-Valdelamar & Arizmendi 2000, Díaz 2003). Las áreas en las que se encuentra *Z. carrikeri* son las de mayor elevación, por lo que la protección efectiva de estas zonas es particularmente importante para la conservación de la única especie de paloma endémica de México.

En general, son pocos los estudios especializados acerca de la biología o ecología de las especies de colúmbidos Neotropicales, y esto contrasta con la atención que se da a las especies de interés cinegético como *Z. asiatica* y *Z. macroura*. Para estas últimas existen múltiples estudios sobre diversos aspectos para el Norte de México y Sur de Estados Unidos, desde modelos de productividad (Martinez et al. 2005), estudios de dieta (Pruitt et al. 2008), hasta estimaciones de densidad poblacional (Joseph et al. 2004, Meyers et al. 2005). La carencia de estudios sobre palomas residentes de bosques Neotropicales puede deberse en parte a que son aves menos carismáticas, y de plumaje no tan vistoso si se les compara con aves como tucanes (Ramphastidae), guacamayos y loros (Psittacidae) o trogones (Trogonidae). Sin embargo, los colúmbidos son aves ecológicamente relevantes por su participación en depredación y dispersión de semillas, que pueden jugar un papel crucial en la regeneración de especies arbóreas (McConkey et al. 2004, Meehan et al. 2005). El papel de los dispersores de semillas es fundamental en la recuperación de bosques fragmentados, y la pérdida de estas especies puede reducir la capacidad de mantenimiento y regeneración de bosques (Price et al. 1999). Desconocemos a detalle el papel funcional local que desempeña el ensamble de las comunidades de palomas en escenarios de fragmentación de bosques como en Los Tuxtlas. Por la especificidad de hábitat de algunas especies y la coexistencia de muchas especies en la región, estas pueden habitar nichos muy específicos. Dada esta especificidad de hábitat, estas especies pueden ser consideradas especies indicadoras de la comunidad del interior de bosque, tanto de bosque mesófilo como de bosque tropical perennifolio.

Basándonos en los resultados de este estudio recomendamos continuar con muestreos enfocados a determinar densidades por hábitat en Los Tuxtlas, especialmente para especies en aparente disminu-

ción (*P. nigrirostris*, *C. pretiosa* y *Z. carrikeri*). Los puntos de conteo resultaron ser el método más efectivo para cumplir este objetivo ante la heterogeneidad ambiental de la Reserva. Sugerimos que es posible utilizar información sobre la abundancia de las palomas como un indicador del estado de conservación de las tres zonas núcleo, aprovechando las variaciones de tolerancia a la perturbación que exhiben las distintas especies. Finalmente, las áreas núcleo de la reserva, que son las mejor conservadas y que constituyen los últimos refugios para los colúmbidos sensibles a deforestación y fragmentación, se encuentran aisladas entre sí (Figura 1). Para evitar la fragmentación estas deberían conectarse a través de corredores mediante la restauración de áreas que mantengan vegetación primaria, vinculando fragmentos disponibles en todo el gradiente de elevación, desde tierras bajas e intermedias hasta las áreas serranas y los volcanes.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a M. A. De Labra y N. Matías-Ferrer por su asistencia en la logística del trabajo de campo. Apreciamos enormemente la ayuda en campo de K. P. Parra-Noguez, A. Morales-Salazar-Zamudio, M. Suárez-Suárez y A. I. Villanueva-Hernández. Agradecemos a todas las personas de las comunidades visitadas por su hospitalidad y apoyo. El financiamiento fue proporcionado por fondos mixtos CONACyT-Gobierno del estado de Veracruz a través del PROYECTO FOMIX-VERACRUZ 109298: "Monitoreo, fragmentación del hábitat y genética poblacional para la conservación de vertebrados en estatus de riesgo en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas". M. Álvarez-Jara agradece a CONACyT por la beca de posgrado (registro de becario 239259). El Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas, la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México dieron las facilidades para la realización de este estudio.

REFERENCIAS

Andrle, RF (1967) Birds of the Sierra de Tuxtlas in Veracruz, México. *Wilson Bulletin* 79: 163–187.

Byers, CR, RK Steinhorst & PR Krausman (1984) Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 48: 1050–1053.

Ceballos, G & L Márquez-Valdelamar (2000) *Las aves de México en peligro de extinción*. Univ. Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica, Distrito Federal, México.

Castillo-Campos, G & J Laborde (2004) La vegetación. Pp 231–265 en Guevara, S, J Laborde & G Sánchez-Ríos (eds). *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México.

Cornejo, J & DJ 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. Sociedad para el Estudio y Conservación de las Aves en México, A.C., Centro de Ecología Regional, A.C., Durango, Durango, México.

De Labra, MA, P Escalante, TC Monterrubio-Rico & R Coates-Estrada (2010) Hábitat, abundancia y perspectivas de conservación de psitácidos en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Ornitología Neotropical* 21: 599–610.

Díaz, E (2003) La paloma-perdiz tuxtleña (*Geotrygon carrikeri*). Pp 169–170 en Gómez de Silva, H & A Oliveras de Ita (eds). *Conservación de Aves: Experiencias de México*. Sociedad para el Estudio y Conservación de las Aves en México, A.C., Distrito Federal, México.

Edwards, EP & RE Tashian (1959) Avifauna of the Catemaco basin at southern Veracruz, Mexico. *Condor* 61: 325–337.

Eitniear, JC & A Aragón-Tapia (2005) Nesting characteristics of Red-billed Pigeons (*Patagioenas flavirostris*) in Northeast Mexico. *Ornitología Neotropical* 16: 279–281.

Escalante, P, AG Navarro-Sigüenza & AT Peterson (1993) A geographic, ecological, and historical analysis of land bird diversity in Mexico. Pp 281–307 en Ramamoorthy, TP, R Bye, A Lot & J Fa. (eds). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.

Estrada, A, R Coates-Estrada & D Meritt, Jr (1997) Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 6: 19–43.

Estrada, A, P Cammarano & 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.

Greeney, HF, N Sherman, R Lynch & 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, & G Sánchez-Ríos (2004) Introducción. Pp 18–26 en Guevara S, J Laborde & G Sánchez-Ríos (eds). *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A. C. /Unión Europea, Xalapa, Veracruz, México.

Howell, SNG & S Webb (1995) *A guide to the birds of Mexico, Northern and Central America*. Oxford Univ. Press, New York, New York, USA.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática) (2000) *Carta topográfica 1:50,000 San Juan Volador E15A74-75*. 2ª ed. Dirección General de Geografía, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes, Aguascalientes, México.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática) (2003) *Carta topográfica 1:50,000 La Nueva Victoria E15A63*. 2ª ed. Dirección General de Geografía, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes, Aguascalientes, México.

IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2013) *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1*. Disponible en <http://www.iucnredlist.org/> [Consultado el 20 de enero de 2012].

Joseph, J, JL Holechek, R Valdez & M Thomas (2004) Mourning dove densities on Chihuahuan Desert rangelands. *Journal of Rangeland Management* 57: 243–247.

Krebs, CJ (1994) *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman Inc., Menlo Park, California, USA.

Márquez-Valdelamar, L & M del C Arizmendi (2000) Paloma-perdiz tuxtleña. Pp 209–210 en Ceballos, G & L Márquez-Valdelamar (eds). *Las aves de México en peligro de extinción*. Univ. Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica, Distrito Federal, México.

Martín del Pozzo, M (1997) Geología. Pp 25–32 en González-Soriano E, R Dirzo & RC Vogt (eds). *Historia Natural de Los*

- Tuxtlas*. Univ. Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, Distrito Federal, México.
- Martinez, CA, WE Grant, SJ Hejl, MJ Peterson, A Martinez & GL Waggener (2005) Simulation of annual productivity and long-term population trends of White-winged Doves in the Tamaulipan Biotic Province. *Ecological Modelling* 181: 149–159.
- McConkey, KR, HJ Meehan & DR Drake (2004) Seed dispersal by Pacific Pigeons (*Ducula pacifica*) in Tonga, Western Polynesia. *Emu* 104: 369–376.
- Meehan, HJ, KR McConkey & DR Drake (2005) Early fate of *Myristica hypargyrea* seeds dispersed by *Ducula pacifica* in Tonga, Western Polynesia. *Austral Ecology* 30: 374–382.
- Meyers, PM, MR Conover & JA Bissonette (2005) Effect of perch sites on Mourning Dove nest distribution. *Western North American Naturalist* 65: 64–69.
- Montejo-Díaz, J & A McAndrews (2006) *Listado de las aves de Veracruz, México/Check-list of the Birds of Veracruz, Mexico*. Boletín de Divulgación No. 1/Outreach Bulletin No. 1. Endémicos Insulares, A. C., Veracruz, Veracruz, México.
- Nue, AW, CR Byers & JM Peek (1974) A technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 38: 541–545.
- Patten, MA, H Gómez de Silva, & BD Smith-Patten (2010) Long-term changes in the bird community of Palenque, Chiapas, in response to rainforest loss. *Biodiversity and Conservation* 19: 21–36.
- Price, OF, JCZ Woinarski & D Robinson (1999) Very large area requirements for frugivorous birds in monsoon rainforests of the Northern Territory, Australia. *Biological Conservation* 91: 169–180.
- Pruitt, KD, DG Hewitt, NJ Silvy & S Benn (2008) Importance of native seeds in White-winged Dove diets dominated by agricultural grains. *Journal of Wildlife Management* 72: 433–439.
- Ralph, CJ, GR Geupel, P Pyle, TE Martin, DF DeSante & B Milá (1996) *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. General Technical Report PSW-GTR-159. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, United States Department of Agriculture, Albany, California, USA.
- Rappole, JH, MA Ramos, K Winker, RJ Oehlenschläger & DW Warner (1997) Aves migratorias neárticas. Pp 545–546 en González-Soriano E, R Dirzo & RC Vogt (eds). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Univ. Nacional Autónoma de México/Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, Distrito Federal, México.
- Rivera-Milán, FF (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, JE, L Chaves & 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.
- SAS (2000) *SAS user's guide: Statistics*. Release 8.02. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Schaldach Jr, WJ & BP Escalante-Pliego (1997) Lista de Aves. Pp 571–588 en González-Soriano E, R Dirzo & RC Vogt (eds). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Univ. Nacional Autónoma de México/Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, Distrito Federal, México.
- 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 del 23 de noviembre de 1998, México, Distrito Federal, México.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) (2010) *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo*. Diario Oficial de la Federación del 30 de diciembre de 2010, México, Distrito Federal, México.
- Walker, JS (2007) Geographical patterns of threat among pigeons and doves (Columbidae). *Oryx* 41: 289–299.
- Wiley, JW (1991) Ecology and behavior of the Zenaida Dove. *Ornitología Neotropical* 2: 49–75.
- Winker, K, RJ Oehlenschläger, MA Ramos, RM Zink, JH Rappole & DW Warner (1992) Avian distribution and abundance records for the sierra de Los Tuxtlas Veracruz, Mexico. *Wilson Bulletin* 104: 699–718.
- Winker, K (1997) Introducción a las aves de Los Tuxtlas. Pp 533–540 en González-Soriano E, R Dirzo & RC Vogt (eds). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Univ. Nacional Autónoma de México/Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, Distrito Federal, México.

Apéndice 1. Estudios ornitológicos desarrollados en Los Tuxtlas, Veracruz, México, en los que se documenta colúmbidos en distintos ambientes. A = Bosques (incluye bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino); B = Áreas abiertas arboladas (incluye cercas vivas y huertas); C = Áreas abiertas sin árboles (incluye cultivos, franja costera, campos abiertos, humedales y pastizales); D = Áreas semiabiertas arboladas (incluye borde de bosque tropical perennifolio, borde de bosque mesófilo de montaña, fragmentos de bosque tropical perennifolio y bosque ribereño).

Especie	Edwards & Tashian (1959)	Andrle (1967)	Winker et al. (1992)	Schaldach & Escalante-Pliego (1997)	Estrada et al. (1997)	Estrada et al. (2000)	Este estudio
<i>Patagioenas cayennensis</i>				A, C			A
<i>Patagioenas speciosa</i>	A	A		A, C, D			A
<i>Patagioenas fasciata</i>				A			
<i>Patagioenas flavirostris</i>	D	B, C, D		C, D	A, B	B, D	A, D
<i>Patagioenas nigrirostris</i>	A	A		A	A, B	B, D	A
<i>Zenaida asiatica</i>		B, C, D	C	B, C	C		A, D
<i>Zenaida macroura</i>				B, C			
<i>Columbina inca</i>	D	B, C, D		C, D	A, B, C	B, D	A
<i>Columbina passerina</i>		B, C, D	C	C	B, C		
<i>Columbina minuta</i>	D	B, C, D	C	C, D			
<i>Columbina talpacoti</i>	D	B, C, D		B, C, D	A, B, C	B, D	A, D
<i>Claravis pretiosa</i>	D	B, C, D		D	B		A, D
<i>Claravis mondetoura</i>				A			
<i>Leptotila verreauxi</i>	A	A		A, D	A, B	D	A, D
<i>Leptotila plumbeiceps</i>	A	A		A	A, B		A, D
<i>Zentrygon carrikeri</i>		A		A			A
<i>Geotrygon montana</i>	A	A		C, D	A, B		A