



**CONTRIBUCIÓN DE LA RIQUEZA Y LA UNIFORMIDAD A LA
DIVERSIDAD DE AVES EN PLANTACIONES DE CAFÉ DE SOMBRA DEL
SURESTE DE MÉXICO**

**[SPECIES RICHNESS AND UNIFORMITY CONTRIBUTIONS TO BIRD
DIVERSITY IN SHADE COFFEE PLANTATIONS IN THE SOUTHEAST OF
MEXICO]**

**Marco Antonio Altamirano González-Ortega¹, Paula L. Enríquez¹,
José Luis Rangel-Salazar¹, Carlos García-Estrada² and César Tejeda-Cruz^{3*}**

¹*El Colegio de la Frontera Sur, Periférico Sur S/N María Auxiliadora, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. C.P. 29290.*

²*Universidad el Mar. Instituto de Ecología. Km 1.5 de la carretera a Sola de Vega. Puerto Escondido, San Pedro Mixtepec, Oaxaca. México. C.P. 71980.*

³*Endémicos Insulares A. C. Email.: cesar.tejeda@endemicos.org*

**Corresponding author*

SUMMARY

This study examines the contribution of the richness and uniformity in the diversity of birds, and their relationship with covariates of vegetation in a coffee landscape in southern Mexico. Species richness and abundance was recorded in 2010 and 2011 in evergreen forests and three different types of coffee production systems. Changes in the values of species richness and uniformity were detected by a SHE analysis (S = species richness, H = diversity and E = evenness). True diversity (the actual number of species actually represent the diversity of species in the samples) was also estimated. The tree cover, shrub cover and tree height were covariates of vegetation that explained the variation in species richness and abundance. SHE analysis indicated that cumulative values of bird diversity increased in all plots with species richness, while the values of uniformity of species decreased. This condition changed with management activities of coffee and / or the arrival of migratory birds. The true diversity, when all species had a weight proportional to its abundance ($q = 1$), was higher in all plots when they were given greater weight to the dominant species ($q = 2$). Management practices of tree cover and shrubs and bird migration could explain changes in species richness and uniformity during the agricultural cycle.

Key Words: Birds; diversity; management; coffee.

RESUMEN

En este estudio se examina la contribución de la riqueza y la uniformidad en la diversidad de aves y su la relación con covariables de la vegetación en un paisaje cafetalero en el sur de México. La riqueza y abundancia de especies se registró en 2010 y 2011 en selva alta siempre verde y tres tipos diferentes de sistemas de producción de café. Los cambios en los valores de riqueza de especies y la uniformidad se detectaron mediante un análisis SHE (S = riqueza de especies, H = diversidad y E = uniformidad). La diversidad verdadera (el número efectivo de especies que en realidad representan la diversidad de especies en las muestras) también fue estimado. La cobertura arbórea, la cobertura de arbustos y altura de los árboles fueron las covariables de la vegetación que explicaron la variación en la riqueza y abundancia de las especies. El análisis SHE indicó que los valores acumulativos de la diversidad de aves en todas las parcelas aumentaron junto con la riqueza de especies, mientras los valores de la uniformidad de especies disminuían. Esta condición cambio con las actividades de manejo de café y / o la llegada de las aves migratorias. La diversidad verdadera, cuando todas las especies tenían un peso proporcional a su abundancia ($q = 1$), fue superior en todas las parcelas que cuando se les dio un mayor peso a las especies dominantes ($q = 2$). Las prácticas de manejo en la cobertura arbórea, cobertura de arbustos y la migración de las aves, podrían explicar los cambios en la riqueza de especies y la uniformidad durante el ciclo agrícola.

Palabras clave: Aves; diversidad; manejo; café.

INTRODUCCIÓN

La diversidad de especies de una comunidad biológica puede ser dividida en riqueza y uniformidad, esta última es la forma en que los individuos se distribuyen en las especies (Magurran 2004). Actualmente se propone que para el estudio de la diversidad de las especies, se deben reconocer cuantas especies efectivas del conjunto de datos realmente la representan (Moreno *et al.* 2011). Esta propuesta de análisis es sensible a las abundancias relativas de las especies y se le denomina diversidad verdadera (Tuomisto 2010).

Al estimar la diversidad biológica generalmente no se distingue cuál es el aporte de la riqueza y la uniformidad y se asume que su comportamiento y contribución es constante en el espacio y en el tiempo (Hayek y Buzas 1997). Por otra parte, los ecosistemas presentan disturbios naturales o provocados, que afectan de diferente forma el comportamiento y contribución de las especies, así como la variación en sus abundancias. En términos generales la diversidad biológica es afectada por la variabilidad ambiental de los ecosistemas (natural o inducida), que origina cambios en los valores de la diversidad de las especies (McIntyre 1995, Feeley y Terborgh 2006).

Los índices más comunes para estimar la diversidad de especies conjugan el comportamiento y contribución de cada uno de los parámetros que la determinan (López de Casenave y Marone 1996). La separación de la diversidad en los parámetros riqueza y uniformidad, puede ser la forma de reconocer los diferentes momentos y las causas por las que la comunidad de especies varía (Tramer 1969). No obstante, el interés por reconocer la diversidad de las especies de aves en diferentes ecosistemas y agroecosistemas se ha centrado en registrar su riqueza de especies, donde ésta medida se considera como la diversidad misma (*e.g.* Wunderle y Latta 1996, Greenberg *et al.* 1997). En otros casos para la estimación de la diversidad de las especies de aves se utiliza, además de la riqueza, el valor de la uniformidad (*e.g.* Estrada *et al.* 1997, Petit *et al.* 1999). En los estudios de la diversidad de aves llevados a cabo en cafetales, frecuentemente se determina la riqueza de especies y en menor proporción se realizan análisis de uniformidad (Komar 2006). No obstante, los parámetros riqueza y uniformidad de las aves pueden cambiar conforme cambia la estructura y composición de la vegetación, debido a los diferentes tipos del manejo cafetalero bajo sombra (Leyequién *et al.* 2010). Los cafetales manejados bajo policultivo tradicional están constituidos por árboles nativos del bosque y árboles introducidos. En los policultivos comerciales predominan los doseles multispecíficos de árboles introducidos, mezclados con árboles de la vegetación

original. En los monocultivos de sombra, la sombra es provista por una ó más de una especie del mismo género de plantas leguminosas. En esta variedad de tipos de manejo, el sotobosque ha sido sustituido parcialmente por los cafetos (Moguel y Toledo 1999).

En los cafetales de sombra la variabilidad ambiental es causada principalmente por cambios en la estructura y composición de la vegetación (Perfecto *et al.* 1996). La cobertura arbórea es una de las covariables estructurales de este agroecosistema a la que se le atribuye la mayor contribución en determinar la diversidad de las aves (Greenberg *et al.* 1997, Dietsch 2003). En menor proporción, se han señalado otras covariables como el diámetro a la altura del pecho, la altura arbórea, el número de estratos, la riqueza específica arbórea y el porcentaje de epífitas (Tejeda-Cruz y Sutherland 2004). La modificación al sotobosque ha sido considerada escasamente en estos análisis. El dosel arbustivo, al igual que el dosel arbóreo, es un elemento estructural que constantemente se modifica durante el manejo cafetalero (Soto-Pinto *et al.* 2000).

En los cafetales de sombra existe el beneficio productivo de una máxima cosecha originada por el manejo de la cobertura forestal. El desembre es una actividad de manejo, dentro de los cafetales, que se realiza de manera periódica y cíclica que mantiene la cobertura forestal dentro de márgenes que además de contribuir en el incremento de la cosecha de café, favorecen a la diversidad de las aves al proporcionar un hábitat más adecuado para la mayoría de las especies (Soto-Pinto *et al.* 2000). Al respecto se señala necesaria la realización de estudios que analicen el impacto potencial que el manejo de los cafetales puede tener sobre las aves (Komar 2006), ya que se desconoce cuál es el comportamiento y contribución de la riqueza y la uniformidad a la diversidad de especies y la forma en que se altera por las actividades relacionadas con la eliminación de la sombra arbórea y del sotobosque.

Es importante analizar el efecto, durante el ciclo anual, de las diferentes prácticas de manejo sobre la diversidad de especies en agroecosistemas ampliamente manipulados como los cafetales de sombra. Los cambios en los valores de riqueza y uniformidad, pueden indicar los momentos en que la comunidad de especies varía (Tramer 1969). De esta forma es necesario inferir si la diversidad de las especies se relaciona con las modificaciones a las condiciones del hábitat y/o con la estructura de la matriz del paisaje (Leyequién *et al.* 2010).

Los cambios en la composición de la comunidad de especies de aves y la posibilidad de moverse entre parches de vegetación y áreas cafetaleras se le atribuye en gran medida a la estructura de la matriz en

el paisaje (Vandermeer y Perfecto 2007, Sodhi *et al.* 2008). Cambios locales en la riqueza y la uniformidad de las especies de las aves originadas por el manejo de la vegetación local, pueden ser los mecanismos subyacentes que estén propiciando que este suceso ocurra. Existe la hipótesis de que las covariables que determinan la composición de la comunidad de las aves en una matriz cafetalera operan principalmente a escala de sitio más que de paisaje (Leyequién *et al.* 2010).

Si consideramos que la modificación de los paisajes genera cambios en la distribución de las especies (Myers 1988, McIntyre 1995, Feeley y Terborgh 2006) y que existe una relación directa entre la abundancia y la distribución de las mismas con el número de sitios que pueden ocupar (Gaston *et al.* 2000), es necesario disgregar el valor de la diversidad estimada de sitio (diversidad alpha). De esta forma se entendería cómo la riqueza y la uniformidad de las especies se modifica en función de cambios originados en el ecosistema y cómo estos a su vez modifican el valor de la diversidad, conforme ocurren cambios en el espacio y en el tiempo (Perdomo-Roldán *et al.* 2004). Debido a que en los análisis de la diversidad de especies los cambios temporales y espaciales de la riqueza y la uniformidad no han sido cuidadosamente valorados y entendidos, tampoco han sido considerados para proponer medidas de conservación y manejo dentro de los paisajes agrícolas. En este sentido, la separación de los valores de diversidad de las especies en sus parámetros esenciales puede ser importante para entender su comportamiento y contribución en los ecosistemas manejados (Perdomo-Roldán *et al.* 2004). Lo anterior debido a que los análisis de diversidad a nivel de paisaje, de sitios y entre sitios, se basan principalmente en el número de especies y sus abundancias relativas (Halffter 1998), y estos parámetros están relacionados con la variación espacio-temporal (Magurran 1989).

Partiendo de la hipótesis de que la contribución de la riqueza y la uniformidad a la diversidad de especies de aves, en cafetales de sombra, están relacionadas con el manejo de las coberturas arbórea y arbustiva de la vegetación, la investigación se desarrolló en plantaciones de café del estado de Chiapas, en el sureste de México, bajo tres tipos de manejo de

sombra (policultivo tradicional, policultivo comercial y monocultivo de sombra). Las predicciones fueron que 1) los distintos tipos de sombra en que se cultiva el café afectan de manera diferente los valores de riqueza y uniformidad de las especies de aves, y 2) que la eliminación de sombra arbórea (desombro) y de sotobosque (deshierbe) son actividades de manejo, dentro de los cafetales, que tienen una relación significativa con los cambios en los valores de riqueza y uniformidad de las especies de aves.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La investigación se llevó a cabo en un área que forma parte de la Sierra Madre del Sur, la cual se ubica de forma paralela a la Costa del Pacífico Mexicano, desde el extremo sur del Istmo de Tehuantepec a través de Chiapas, hasta Guatemala. Los sitios de muestreo se encuentran dentro de un área de producción cafetalera denominada Argovia-Santa Rita (dentro de las coordenadas geográficas 15°5', 15°8', Lat. N y 92°19', 92°16' Long. W), de 557 hectáreas, entre los 615 y los 710 metros de altura sobre el nivel del mar. Esta zona se encuentra en la parte baja más distal al este de la región económica denominada El Soconusco, dentro del municipio de Tapachula, Chiapas, México (Figura 1). En la clasificación de Köppen (1948) el clima es tropical ecuatorial (Af), con media anual mayor a 18°C y ausencia de estación seca con promedio anual de precipitación mayor a 60 mm en el mes más seco. En una clasificación climática local (Cardoso 1979), corresponde a semicálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw), con una temperatura media anual entre los 18° y 22°C, y una precipitación total anual que varía entre 2,000 y 3,500 mm. La vegetación original es selva alta siempre verde (Miranda 1957). Dentro de esta área se ubicaron cuatro parcelas de muestreo con una superficie de 25.5±4.5 hectáreas cada una. Una de las parcelas presenta selva alta siempre verde, con poca perturbación y en las tres restantes se cultiva café orgánico certificado. Los certificados cafetaleros integran criterios relacionados con la preservación del suelo y con la estructura y composición de la sombra arbórea (Perfecto y Armbrrecht 2003).

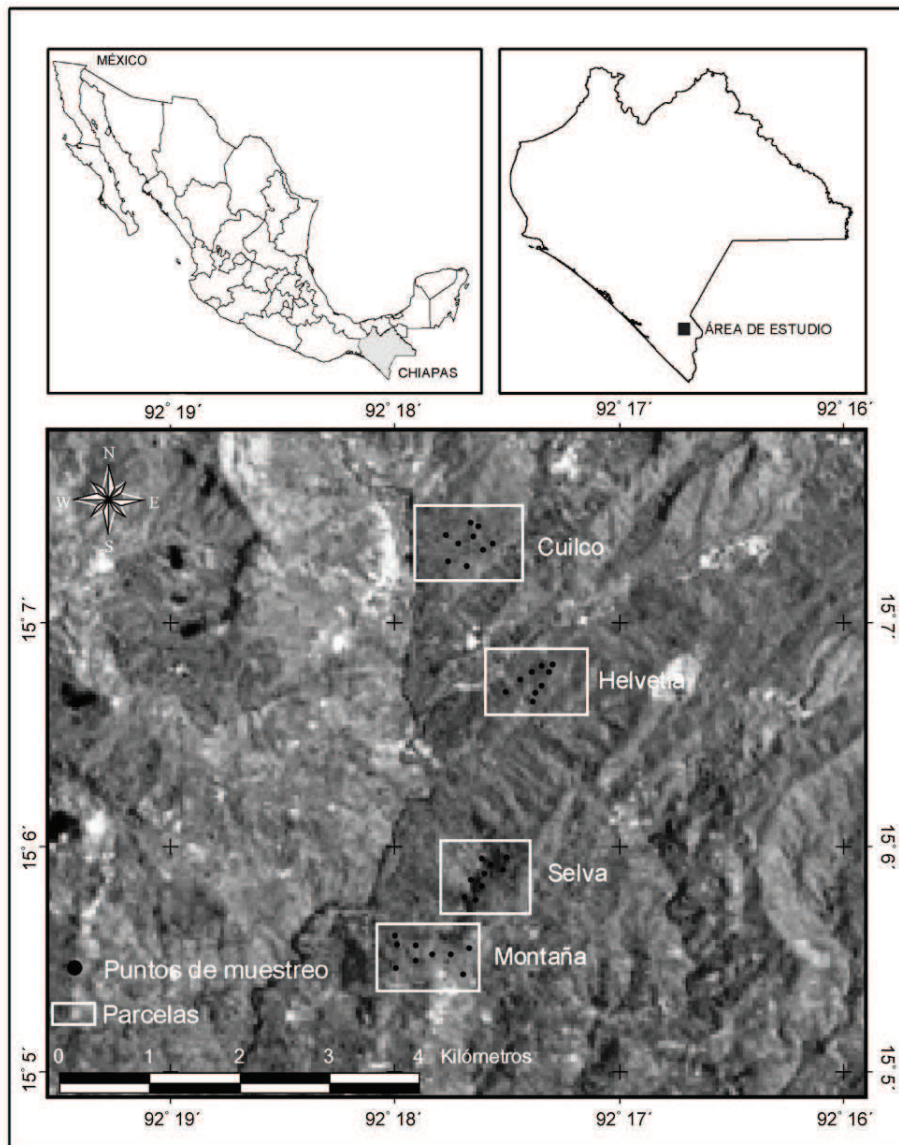


Figura 1. Parcelas y puntos de conteo muestreados en la Sierra Madre del Sur, municipio de Tapachula, Chiapas, México.

Con base en una clasificación regional (Moguel y Toledo 1999) una de las parcelas con café es un policultivo tradicional -PT (Cuilco), que se caracteriza por estar constituida de árboles nativos de selva y árboles de guaba (*Inga vera* Kunth) y chalum (*Inga rodrigueziana* Pittier); otra es un policultivo comercial -PC (Helvetia) donde predominan los doseles multiespecíficos de árboles introducidos de almendro (*Terminalia catappa* L.), laurel (*Cordia alliodora* Oken) y guaba (*I. vera*), mezclados con árboles de la vegetación original, que generalmente son comercializados; y otra es un monocultivo de sombra -MS (Montaña) donde especies arbóreas de chalum (*I. rodrigueziana*), proveen la sombra. En

todas las parcelas el sotobosque ha sido sustituido en diferente medida por las plantas de café. También se muestreó un área de selva alta siempre verde -SASV (Selva) de 30 hectáreas, en buen estado de conservación y con la presencia de árboles característicos de este tipo de vegetación de hasta 40 metros de altura como cedro (*Cedrela odorata* L.), chichi (*Aspidosperma megalocarpon* Müll.Arg.), roble (*Tabebuia rosaea* Bertol.), guapinol (*Hymenaea courbaril* L.), tepemiste (*Poeppigia procera* Presl.) y guayabo volador (*Terminalia amazonia* J.F.Gmel.).

Muestreo de las aves y medición de las covariables de la vegetación

Entre marzo de 2010 y abril de 2011 se realizaron conteos mensuales de especies de aves (riqueza) y número de individuos (abundancia) en nueve puntos de conteo en cada tipo de manejo cafetalero, con radio fijo de 25 metros cada uno y separados entre sí por 200 metros, distancia recomendada para lograr la independencia de los datos muestreados (Ralph *et al.* 1995). El número de puntos de conteo se seleccionó en función de poder realizarlos durante tres horas de observación y que coincidieran con la mayor actividad de las aves. Estos registros se realizaron por observación directa, con binoculares y por vocalizaciones de 6:00 a 9:00 horas y de las 15:00 a 18:00 horas. El tiempo de observación por punto de conteo fue de 10 minutos (Hutto *et al.* 1986). Este método disminuye reconteos de individuos y los sesgos que originan los cambios en la visibilidad por la densidad arbórea. Las especies registradas se identificaron y se les asignó una categoría de estacionalidad migratoria ó residente (Howell y Webb 1995, National Geographic Society 2002).

En cada punto de conteo donde se registraron las aves, se midieron trimestralmente ocho covariables de la vegetación con los métodos de cuadrante centrado en un punto, en una superficie de 5 x 5 m, y el del individuo más cercano (Mueller-Dumbois y Ellenberg 1974). La combinación de métodos permitió realizar conteos de la vegetación arbórea y arbustiva (Mostacedo y Fredericksen 2000). Las covariables medidas fueron: el diámetro arbóreo a la altura del pecho (DAP), la altura arbórea (AAR), el porcentaje de cobertura arbórea (CAR), el porcentaje de cobertura arbustiva (CAB), el número de estratos (EST), el número de árboles muertos en pie (AMP), la riqueza específica arbórea (REA) y el porcentaje de epífitas (EPI). El DAP, se obtuvo utilizando una cinta métrica tipo carrete Foy Tools™, la AAR mediante una brújula con clinómetro, Brunton Eclipse™ 8099, la CAR y la CAB con un densiómetro convexo GRS™ (promedio de la lectura de los cuatro subcuadrantes del cuadrado de 25 m²). Las covariables EST, AMP y REA se obtuvieron por conteos directos y la EPI, se estimó visualmente con base a la proporción porcentual de plantas epífitas presentes sobre los individuos de los árboles en pie cuantificados.

Durante todo el muestreo, las parcelas de café fueron manejadas cuatro veces por los propietarios, quienes realizaron un desembre, durante junio de 2010 y tres deshierbes (abril y octubre de 2010 y abril de 2011). Estos episodios de manejo ocurrieron antes de la toma de las muestras de las covariables, lo que permitió observar cambios en la vegetación arbórea y arbustiva. El desembre y los deshierbes en las

parcelas de café consistieron en la eliminación parcial de un porcentaje estimado del 40% de la cobertura arbórea y del 70% del sotobosque, de los individuos de árboles y arbustos que acompañan a las plantas de café. La altura de las plantas de café en cada parcela, es mantenida por los dueños de los predios entre 1.5 y 2.0 m de altura.

Análisis de los datos

Estimación de la diversidad, riqueza y uniformidad de las aves y su relación con las covariables de la vegetación

Se evaluó la eficacia de la acumulación de especies en los diferentes sitios con relación al esfuerzo de muestreo invertido, ajustando los datos al modelo de Clench (Clench 1979). Este modelo ajustó la riqueza de especies obtenida a una curva de acumulación de especies predictiva, mediante una regresión no lineal usando los programas ESTIMATES 6.0b1 (Colwell 2000) y STATISTICA Ver. 6.0 (StatSoft 2003). El algoritmo utilizado para construir las curvas de acumulación de especies suavizadas fue el de Quasi-Newton (también conocido como método métrico variable). Este método utiliza una estimación no lineal (loss function) que disminuye el error en el ajuste del modelo a los datos observados (StatSoft 2003).

Se estimó el valor de la diversidad local ó de sitio (diversidad alpha) de las aves y los valores del logaritmo natural de la riqueza ln S y la uniformidad ln E en cada parcela, para cada uno de los 14 meses de muestreo. La uniformidad se obtuvo mediante el índice de Pielou, que expresa el valor de la diversidad relativa cuando su valor máximo puede ser alcanzado en tanto todas las especies en la muestra sean perfectamente equitativas (Pielou 1975). Para determinar la diversidad avifaunística por parcela se aplicó el índice de Shannon-Weaver (Krebs 1989). Este índice es utilizado ampliamente en muestreos de comunidades, donde se asume que los individuos son muestreados de una manera aleatoria y que la mayoría de las especies están representadas en la muestra (Shannon y Weaver 1949).

Mediante un análisis SHE (SHE: S = riqueza, H = diversidad y E = uniformidad) se evaluó el comportamiento y contribución de la riqueza ln S y la uniformidad ln E de las especies de aves, al valor estimado de diversidad en cada parcela. Este análisis permitió separar los valores de diversidad en los parámetros que la conforman, tanto en el tiempo como en el espacio. El análisis SHE considera los valores del índice de diversidad de Shannon de forma que la diversidad máxima que podría ocurrir, sería posible encontrarla en una situación en la que todas las especies tuvieran igualdad de abundancias (Hayek

y Buzas 1997). A la diversidad, riqueza y uniformidad, obtenidas en el análisis SHE, se les aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Sidney y Castellan 1988) para determinar cuál de estos parámetros presenta la mayor diferencia de las medianas entre los diferentes tipos de manejo de cafetal. Utilizando el programa PARTITION Ver 3.0 (Veech y Crist 2009), se calculó además la diversidad verdadera de las aves en las muestras (Tuomisto 2010), dando a las especies un peso proporcional a su abundancia (diversidad del orden 1, $q = 1$) y dando mayor peso a las especies dominantes (diversidad del orden 2, $q = 2$; Hill 1973, Jost 2006).

Se aplicó un Escalamiento Multidimensional No-Métrico a las covariables de la vegetación, para determinar el grado de similitud entre sitios (índice de similitud de Bray-Curtis). También se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) que permitió reconocer cuales fueron las covariables similares entre sitios. Finalmente, se obtuvo la relación de las covariables de la vegetación con la riqueza y la abundancia de las especies de aves mediante un modelo de regresión lineal múltiple con ingreso de datos de forma aleatoria y con sustitución de medias, previa determinación del grado de correlación de las covariables. Se reconocieron aquellas covariables que fueron significativas ($P < 0.05$) y altamente significativas ($P < 0.01$). Los análisis ecológicos se realizaron con los programas PAST Ver. 2.8b (Hammer *et al.* 2001) y los estadísticos con los programas STATISTICA Ver. 6.0 (Statsoft 2003) y JMP-SAS Ver. 8 (SAS 2008).

RESULTADOS

Estimación de la diversidad, riqueza y uniformidad

La riqueza total de especies de aves registradas en el área de estudio fue de 99. El sitio que presentó el mayor número de especies, en relación con el total de especies registradas, fue el policultivo tradicional con 74 especies, seguido del policultivo comercial con 72 especies, la selva alta siempre verde con 69 especies y el monocultivo de sombra con 66 especies. Las curvas de acumulación de especies para toda el área de estudio (99 especies observadas, 106 especies esperadas) y para cada parcela muestreada (selva alta siempre verde: 69 especies observadas, 73 esperadas; policultivo tradicional: 74 observadas, 76 esperadas; policultivo comercial: 72 especies observadas, 75

esperadas; y monocultivo de sombra: 66 especies observadas, 69 esperadas) llegaron a una asíntota. La confiabilidad de muestreo varió entre 87 y 93% (Figura 2).

La riqueza de especies y de taxones registrados fueron semejantes entre parcelas, no así el número de individuos que fue mayor en el policultivo tradicional (Tabla 1; Apéndice 1). El arribo de las especies de aves migratorias al área de estudio comenzó en septiembre de 2010. Las aves migratorias se registraron más en el policultivo tradicional (17), y menos en los cafetales manejados con mayor intensidad (13 en policultivo comercial y 13 en el monocultivo de sombra). Sin embargo, en la selva alta siempre verde se registró el menor número de especies de aves migratorias (12).

En el análisis SHE a través de los 14 meses, los valores de diversidad H' aumentaron en todas las parcelas desde el inicio del muestreo (marzo de 2010) hasta después del ciclo anual (abril de 2011): selva alta siempre verde de 2.63 a 3.41, policultivo tradicional de 2.21 a 3.80, policultivo comercial de 3.21 a 3.75 y monocultivo de sombra de 3.21 a 3.65. Los valores de la riqueza de especies $\ln S$, también fueron ascendentes: selva alta siempre verde de 2.77 a 4.09, policultivo tradicional de 2.48 a 4.29, policultivo comercial de 3.47 a 4.26 y monocultivo de sombra de 3.43 a 4.13. En contraste, los valores de uniformidad $\ln E$ fueron descendentes: selva alta siempre verde de -0.14 a -0.68, policultivo tradicional de -0.28 a -0.49, policultivo comercial de -0.25 a -0.51 y monocultivo de sombra de -0.22 a -0.48.

En términos generales, en las parcelas con café hubo una relación negativa entre la riqueza $\ln S$ y la uniformidad $\ln E$. Sin embargo, durante las actividades de manejo (desombro y deshierbe) este patrón se modificó. Durante el primer deshierbe (abril de 2010) y el único desombro (julio de 2010) el valor de la riqueza $\ln S$ permaneció constante, mientras el valor de la uniformidad $\ln E$ disminuyó (excepto en el monocultivo de sombra donde aumentó entre julio y agosto de 2010). Entre el segundo deshierbe (octubre de 2010) y antes del tercer deshierbe (marzo de 2011), la riqueza $\ln S$ también permaneció constante, pero el valor de la uniformidad $\ln E$ aumentó. En la parcela selva alta siempre verde, donde no se realizaron desombros ni deshierbes, la relación entre la riqueza $\ln S$ y la uniformidad $\ln E$ siempre fue negativa (Figura 3; Tabla 2).

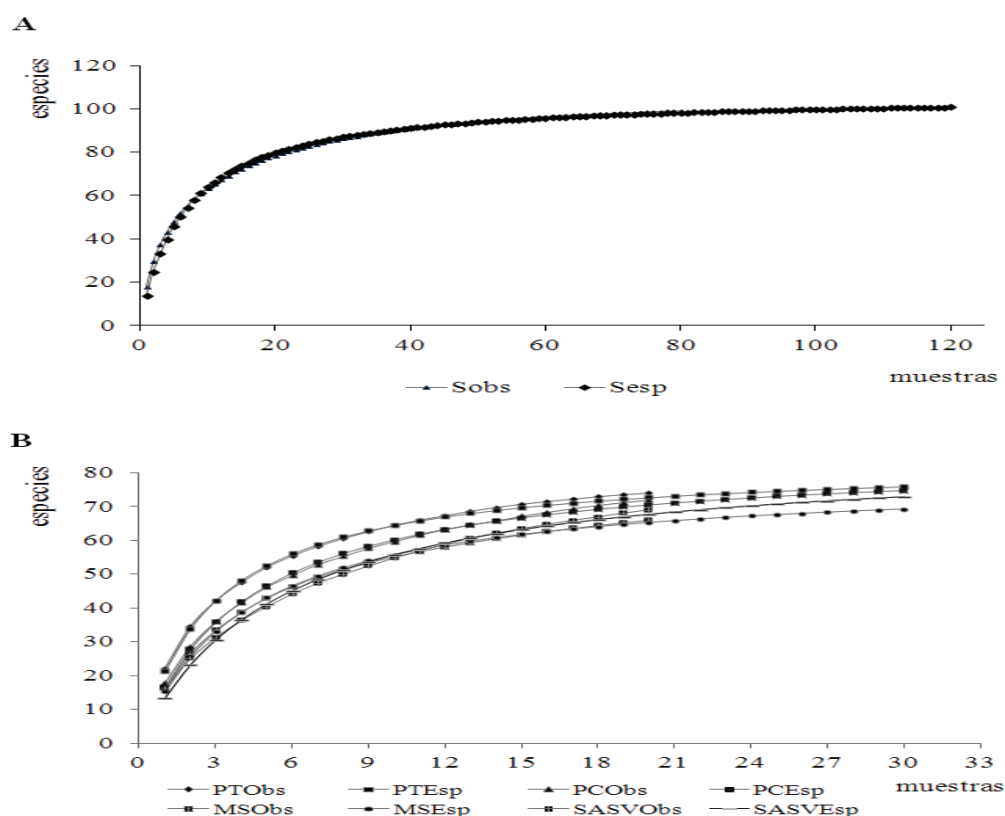


Figura 2. Curvas de acumulación de especies para el área de estudio (A), proyectada a 120 muestras y para las parcelas muestreadas (B), proyectadas a 30 muestras. Sobs = especies observadas; Sesp = especies esperadas; PTObs = especies observadas en policultivo tradicional; PTEsp = especies esperadas en policultivo tradicional; PCObs = especies observadas en policultivo comercial; PCEsp = especies esperadas en policultivo comercial; MSObs = especies observadas en monocultivo de sombra; MSEsp = especies esperadas en monocultivo de sombra; SASVObs = especies observadas en selva alta siempre verde y SASVEsp = especies esperadas en selva alta siempre verde.

Tabla 1. Abundancia y riqueza de taxones de aves en las parcelas muestreadas. Parcelas: SASV = selva alta siempre verde; PT = policultivo tradicional; PC = policultivo comercial y MS = monocultivo de sombra. Entre paréntesis se muestra el número de especies de aves migratorias del total de especies registradas.

Categorías	Parcelas			
	SASV	PT	PC	MS
Individuos	734	1021	771	696
Especies	69(12)	74(17)	72(13)	66(13)
Géneros	54	56	58	54
Familias	25	25	24	24
Ordenes	11	11	11	11

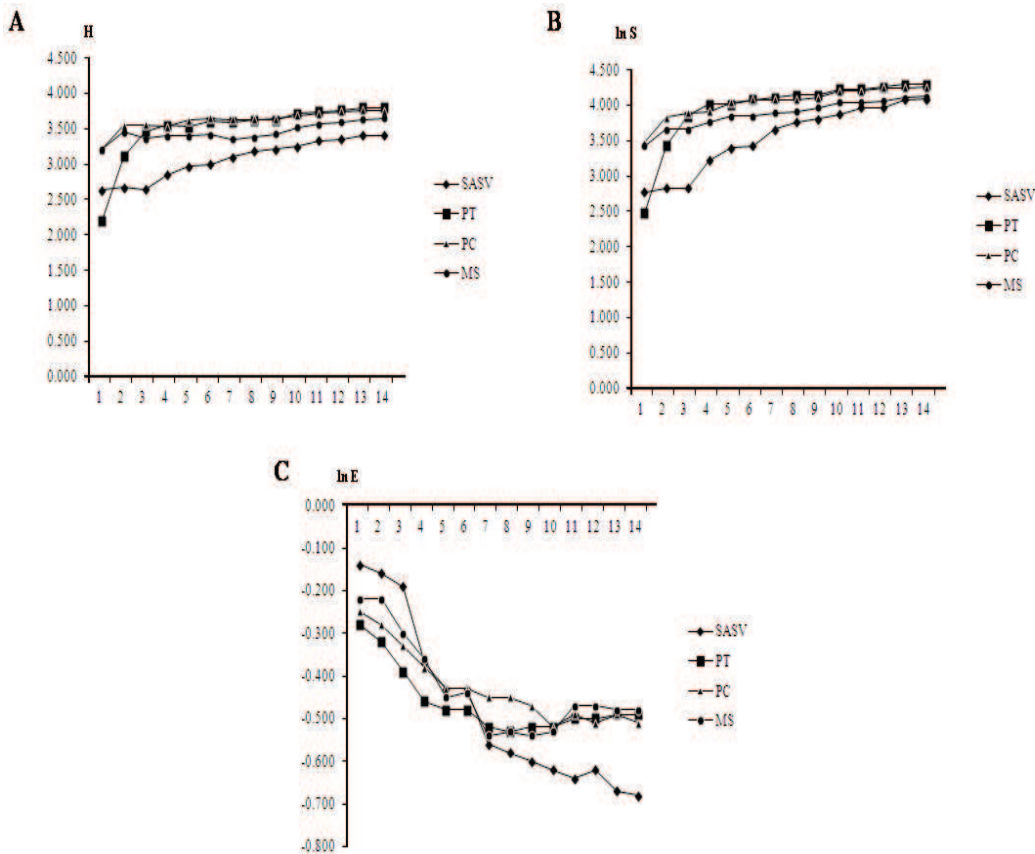


Figura 3. Análisis SHE de la diversidad espacial y temporal de especies de aves en las parcelas de café y selva muestreadas. A = diversidad (H), B = riqueza (ln S) y C = uniformidad (ln E). Parcelas: SASV = selva alta siempre verde; PT = policultivo tradicional; PC = policultivo comercial y MS = monocultivo de sombra. Mes de muestreo 1 = Marzo del 2010; Mes de muestreo 14 = Abril del 2011.

La diversidad H y la riqueza ln S fueron los parámetros que mostraron diferencias significativas entre la selva alta siempre verde y los tres diferentes tipos de manejo de cafetal ($P < 0.05$). La equitatividad ln E, no mostró diferencias significativas (Tabla 3). La diversidad verdadera cuando todas las especies tuvieron un peso proporcional a su abundancia ($q = 1$), fue más alta en todas las parcelas que cuando se les dio mayor peso a las especies dominantes ($q = 2$; Figura 4).

En el Escalamiento Multidimensional No-Métrico (Figura 5) se observa que conforme aumenta la intensidad de manejo, los cafetales son diferentes entre sí y estos a su vez lo son con la selva alta siempre verde. En el análisis de porcentaje de similitud SIMPER (Tabla 4), la cobertura arbórea (CAR) presentó los valores más altos en todos los

comparativos entre sitios (SASV vs. MS = 18.56, SASV vs. PC = 17.91 y SASV vs. PT = 13.46).

Relación de los valores de riqueza y abundancias con las covariables de la vegetación

Entre las covariables de la vegetación de los sitios muestreados no existió autocorrelación ($P > 0.05$). Sin embargo, entre la riqueza de especies de aves y la covariable altura arbórea AAR ($B = -0.61, P = 0.037$) se encontró una relación negativa y significativa, así como una relación negativa y altamente significativa con la covariable porcentaje de cobertura arbórea CAR ($B = -0.53, P = 0.004$), en la parcela de selva alta siempre verde (Tabla 5).

Tabla 2. Valores del análisis SHE en parcelas del área muestreada: Parcelas: SASV = selva alta siempre verde; PT = policultivo tradicional; PC = policultivo comercial y MS = monocultivo de sombra. En negritas = meses de ocurrencia de especies migratorias, * = desombre, ** =deshierbe.

		Parámetros estimados											
Temporalidad		H				ln S				ln E			
		SASV	PT	PC	MS	SASV	PT	PC	MS	SASV	PT	PC	MS
2010	Marzo	2.63	2.21	3.21	3.21	2.77	2.48	3.47	3.43	-0.14	-0.28	-0.25	-0.22
	Abril**	2.67	3.11	3.55	3.45	2.83	3.43	3.83	3.66	-0.16	-0.32	-0.28	-0.22
	Mayo	2.64	3.46	3.56	3.36	2.83	3.85	3.89	3.66	-0.19	-0.39	-0.33	-0.30
	Junio	2.85	3.55	3.53	3.40	3.22	4.01	3.91	3.76	-0.37	-0.46	-0.38	-0.36
	Julio*	2.97	3.53	3.62	3.40	3.40	4.01	4.04	3.85	-0.43	-0.48	-0.43	-0.45
	Agosto	3.00	3.60	3.65	3.42	3.43	4.08	4.08	3.85	-0.43	-0.48	-0.43	-0.44
	Septiembre	3.10	3.59	3.63	3.35	3.66	4.11	4.08	3.89	-0.56	-0.52	-0.45	-0.54
	Octubre**	3.18	3.62	3.63	3.38	3.76	4.14	4.08	3.91	-0.58	-0.53	-0.45	-0.53
	Noviembre	3.21	3.62	3.64	3.43	3.81	4.14	4.11	3.97	-0.60	-0.52	-0.47	-0.54
	Diciembre	3.25	3.72	3.69	3.52	3.87	4.23	4.20	4.04	-0.62	-0.52	-0.52	-0.53
2011	Enero	3.33	3.74	3.72	3.57	3.97	4.23	4.20	4.04	-0.64	-0.50	-0.49	-0.47
	Febrero	3.35	3.76	3.74	3.59	3.97	4.26	4.25	4.06	-0.62	-0.50	-0.51	-0.47
	Marzo	3.41	3.80	3.76	3.63	4.08	4.29	4.25	4.11	-0.67	-0.49	-0.49	-0.48
	Abril**	3.41	3.80	3.75	3.65	4.09	4.29	4.26	4.13	-0.68	-0.49	-0.51	-0.48
<i>Mediana</i>		3.14	3.61	3.64	3.43	3.71	4.13	4.08	3.90	-0.57	-0.49	-0.45	-0.47
$\pm\delta$		± 0.28	± 0.41	± 0.14	± 0.12	± 0.48	± 0.48	± 0.22	± 0.20	± 0.19	± 0.08	± 0.09	± 0.11

Tabla 3. Valores de probabilidad de las comparaciones de los parámetros H' = diversidad de Shannon, ln S = logaritmo de la riqueza y ln E = logaritmo de la uniformidad, obtenidas mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Parcelas: SASV = selva alta siempre verde; PT = policultivo tradicional; PC = policultivo comercial y MS = monocultivo de sombra

		Parámetros estimados											
Parcelas		H				ln S				ln E			
		SASV	PT	PC	MS	SASV	PT	PC	MS	SASV	PT	PC	MS
SASV		0	0.001*	0.001*	0.001*	0	0.003*	0.001*	0.062	0	0.323	0.222	0.240
PT		0.003*	0	0.580	0.027*	0.018*	0	0.712	0.029*	1	0	0.146	0.475
PC		0.001*	1	0	0.003*	0.008*	1	0	0.024*	1	0.879	0	0.629
MS		0.001*	0.164	0.015*	0	0.373	0.172	0.144	0	1	1	1	0

*Valores significativos $P < 0.05$

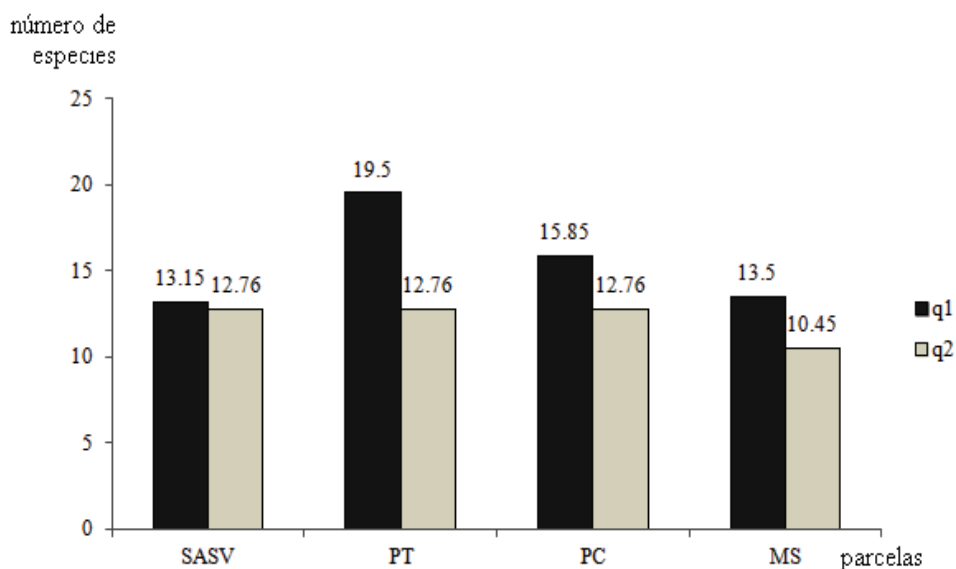


Figura 4. Especies efectivas que representan la diversidad de especies de aves (diversidad verdadera). Parcelas: SASV = selva alta siempre verde; PT = policultivo tradicional; PC = policultivo comercial y MS = monocultivo de sombra. q1 = diversidad del orden 1 y q2 = diversidad del orden 2.

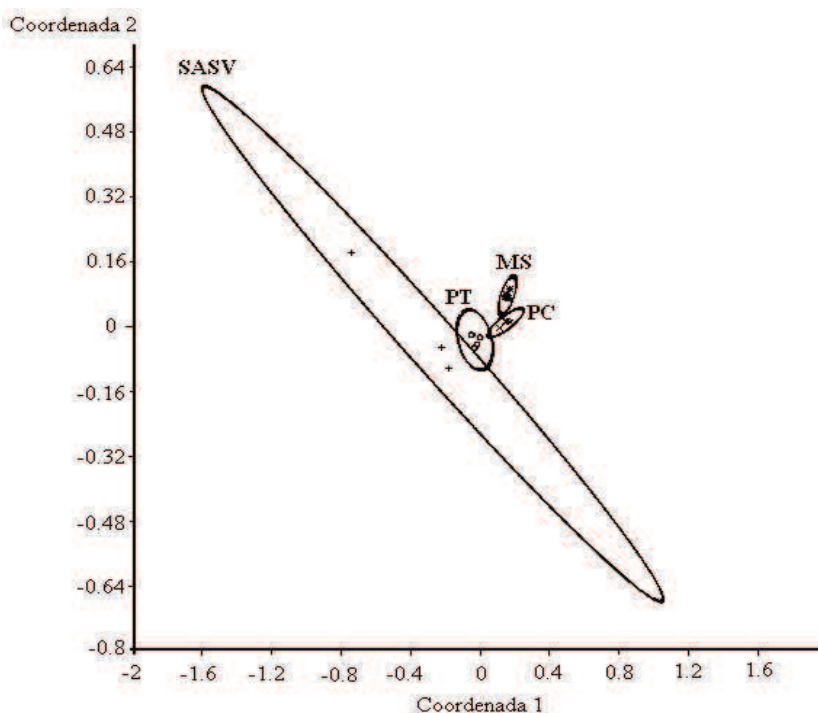


Figura 5. Escalamiento Multidimensional No-Métrico, con base a valores de covariables de la vegetación (índice de similitud de Bray-Curtis). Las elipses representan los datos analizados por parcela: Parcelas: SASV = selva alta siempre verde; PT = policultivo tradicional; PC = policultivo comercial y MS = monocultivo de sombra. Las marcas +, o, x y *, representan la concentración de datos semejantes en un mismo hábitat.

Tabla 4. Porcentajes de similitud (SIMPER) de las covariables de la vegetación, entre parcelas muestreadas. Parcelas: SASV = selva alta siempre verde; PT = policultivo tradicional; PC = policultivo comercial y MS = monocultivo de sombra. Covariables: DAP = Diámetro a la altura del pecho; CAR = Porcentaje de cobertura arbórea y EPI = Porcentaje de epífitas.

Parcelas	Parcelas			
	SASV	PT	PC	MS
SASV	0	CAR (13.46)	CAR (17.91)	CAR(18.56)
PT		0	EPI (6.32)	DAP (6.39)
PC			0	EPI (3.48)
MS				0

Tabla 5. Valores de regresión lineal múltiple para la riqueza de especies de aves vs. covariables de la vegetación muestreada. Parcelas: SASV = selva alta siempre verde; PT = policultivo tradicional; PC = policultivo comercial y MS = monocultivo de sombra. Covariables: DAP = Diámetro a la altura del pecho; AAR = Altura arbórea; CAR = Porcentaje de cobertura arbórea; CAB = Porcentaje de cobertura arbustiva; EST = Número de estratos; AMP = Número de árboles muertos en pie; REA = Riqueza específica arbórea y EPI = Porcentaje de epífitas. B = Coeficiente que explica la forma cómo cambia la riqueza de aves por cada unidad que cambian las covariables de la vegetación.

Covariables	Parcelas							
	SASV		PT		PC		MS	
	$R^2 = 0.25, P < 0.01$		$R^2 = 0.05, P < 0.76$		$R^2 = 0.07, P < 0.32$		$R^2 = 0.22, P < 0.69$	
	B	P	B	P	B	P	B	P
DAP	0.63	0.850	0.14	0.623	-0.19	0.656	-0.08	0.769
AAR	-0.61	0.037a	0.03	0.946	-0.27	0.513	0.24	0.154
CAR	-0.53	0.004b	0.16	0.498	0.34	0.490	-0.18	0.322
CAB	0.19	0.334	0.19	0.392	0.01	0.950	0.27	0.137
EST	-0.15	0.485	-0.02	0.963	-0.09	0.710	0.10	0.629
AMP	-0.09	0.627	0.14	0.628	0.07	0.708	-0.15	0.352
REA	0.13	0.556	-0.03	0.928	-0.13	0.679	-0.10	0.640
EPI	0.04	0.840	0.15	0.815	0.07	0.879	0.23	0.441

a = valores significativos $P < 0.05$; b = valor altamente significativos $P < 0.01$.

En el caso de la abundancia de las especies de aves, la relación fue negativa y significativa con la covariable altura arbórea AAR ($B = -0.61, P = 0.044$), en la parcela de selva alta siempre verde. La covariable porcentaje de la cobertura arbustiva CAB tuvo una relación positiva y significativa ($B = 0.37, P = 0.043$) con la abundancia de las especies de aves, en la parcela con monocultivo de sombra (Tabla 6).

DISCUSIÓN

Las curvas del análisis SHE (Figura 3) muestran que en términos generales la diversidad de especies de

aves se mantuvo relativamente constante en el tiempo en las diferentes parcelas muestreadas. Este comportamiento es común en la naturaleza (Hayek y Buzas 1997), como lo han reportado en estudios realizados con vegetación herbácea y con la diversidad de malezas (e.g. Small y McCarthy 2002, Perdomo-Roldán *et al.* 2004). Existieron cambios evidentes en algunos valores de la riqueza y la uniformidad en cada parcela muestreada, que indican que los diferentes tipos de manejo de sombra podrían ser un factor, junto con otros de tipo ambiental, que estén influyendo de manera diferencial estos valores.

Tabla 6. Valores de regresión lineal múltiple para la abundancia de especies de aves vs. covariables de la vegetación muestreada. Parcelas: SASV = selva alta siempre verde; PT = policultivo tradicional; PC = policultivo comercial y MS = monocultivo de sombra. Covariables: DAP = Diámetro a la altura del pecho, AAR = Altura arbórea, CAR = Porcentaje de cobertura arbórea, CAB = Porcentaje de cobertura arbustiva, EST = Número de estratos, AMP = Número de árboles muertos en pie, REA = Riqueza específica arbórea y EPI = Porcentaje de epífitas. *B* = Coeficiente que explica la forma cómo cambia la abundancia de aves por cada unidad que cambian las covariables de la vegetación.

Covariables	Parcelas							
	SASV		PT		PC		MS	
	R ² = 0.15, P < 0.01		R ² = 0.12, P < 0.89		R ² = 0.09, P < 0.15		R ² = 0.20, P < 0.86	
	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>
DAP	0.46	0.226	0.157	0.560	-0.23	0.584	-0.21	0.443
AAR	-0.61	0.044a	0.088	0.836	-0.18	0.661	0.11	0.529
CAR	-0.32	0.092	0.072	0.747	0.25	0.617	-0.14	0.425
CAB	-0.03	0.870	0.291	0.167	0.03	0.890	0.37	0.043a
EST	0.05	0.832	0.062	0.883	0.08	0.759	0.17	0.407
AMP	-0.18	0.353	0.059	0.827	0.09	0.630	-0.13	0.428
REA	-0.19	0.426	-0.059	0.874	-0.08	0.806	0.18	0.381
EPI	0.00	0.993	0.186	0.769	-0.02	0.965	0.48	0.118

a = valores significativos $P < 0.05$.

La relación entre los valores obtenidos del análisis SHE y la estacionalidad de las especies de aves, indican que entre abril y julio de 2010, hubo aumentos en los valores de la riqueza y disminución en los valores de la uniformidad. Lo anterior puede estar relacionado con el desombro, ya que este manejo provoca cambios cíclicos en el sotobosque (Soto-Pinto *et al.* 2000), que afecta a individuos de las especies de aves que ocupan este estrato. El arribo de las aves migratorias, contribuyó de manera discreta en los valores de la riqueza y la uniformidad de las aves, desde su llegada en septiembre del 2010, hasta el término de la temporada migratoria. El registro de estas especies en la región oriental del estado de Chiapas, es común durante éste periodo (Greenberg *et al.* 1997). Así, el manejo de la cobertura arbórea y la estacionalidad de las aves parecen ser, en diferentes momentos, las principales causas que originan cambios en los valores de la riqueza y la uniformidad en las parcelas con café del área de estudio.

Los momentos en que a pesar de existir incrementos en los valores de la riqueza se mantuvo el valor de la uniformidad en las parcelas con café, puede explicarse por el escaso intercambio de especies e individuos que puede estar ocurriendo entre las mismas parcelas y con la selva alta siempre verde. Dado que la configuración espacial de la matriz cafetalera presenta diferentes estructuras y estados sucesionales de la vegetación, se ha generado una asincronía en las poblaciones de las aves que permite la movilidad de las especies entre las parcelas. Lo

anterior se explica porque la matriz actúa como un filtro selectivo durante los movimientos de las especies a través del paisaje donde los tipos de vegetación y su condición pueden propiciar los movimientos de individuos (Gascon *et al.* 1999). Dentro de esta matriz agrícola cafetalera, es posible que exista aporte de especies de aves, por parte de la selva alta siempre verde. No obstante, la contribución de la selva alta siempre verde dentro del paisaje puede ser reducida, ya que en relación con las parcelas cultivadas con café, se encuentra empobrecida en los valores de riqueza, abundancia y composición de las especies de aves. Por el contrario, existe dominio de cafetales bajo policultivo comercial a nivel de paisaje.

El patrón de distribución espacial reducida de selva alta siempre verde en la actual matriz cafetalera es alarmante, ya que ocurre en gran parte de la Sierra Madre de Chiapas (Tejeda-Cruz y Sutherland 2004). Al respecto, se ha reportado que en ambientes con escasez de recursos, las variaciones de la diversidad de las especies de aves están determinadas por cambios en la uniformidad (Tramer 1969). Se ha encontrado también lo contrario, que contradice la hipótesis de que en ambientes con escases de recursos, la diversidad de las especies de aves está determinada por la uniformidad (López de Casenave y Marone 1996). En este estudio, se encontró que los mayores cambios observados en la uniformidad ocurrieron en los ambientes con mayor disponibilidad de recursos (selva alta siempre verde y policultivo

tradicional). Por la escala de análisis, local o de sitio, los cambios en la riqueza y la uniformidad de las especies que ocurren pueden ser originados por la depredación y la competencia (Estrada *et al.* 1997). Se ha sugerido que en ambientes productivos existe una mayor depredación y una fuerte competencia por los recursos, con razonables bajas en la diversidad de especies. En ambientes con productividad intermedia, no existe limitación de recursos y la diversidad tiende a incrementarse (Tilman 1982).

El reconocimiento de diferencias entre el número de especies efectivas que realmente representan la diversidad de especies de aves en cada parcela muestreada, indica que en los análisis de diversidad se requiere considerar ampliamente las abundancias, y que dependiendo de su comportamiento en la comunidad (proporcional, $q = 1$ o dominancia, $q = 2$) los resultados y su interpretación pueden variar (Moreno *et al.* 2011). En las plantaciones de café muestreadas, las diferentes consideraciones de la abundancia ($q = 1$ y $q = 2$) generaron diferencias de tres a seis especies de aves entre las diversidades analizadas. En el caso de la selva alta siempre verde la diferencia de especies fue casi nula.

Relación de los valores de riqueza y abundancia con las covariables de la vegetación

Se ha encontrado en varios estudios realizados con aves en cafetales de sombra, relaciones altamente significativas de la cobertura arbórea con la riqueza de las especies de aves (Perfecto y Armbrecht 2003). En este estudio, la más alta relación que presentaron las covariables de la vegetación con la riqueza de las especies de aves está asociada con la cobertura arbórea, particularmente en la selva alta siempre verde. Al respecto se ha documentado que los árboles de sombra de las especies del género *Inga*, pueden proporcionar importantes recursos como néctar e insectos a las aves en las plantaciones de café (Koptur 1994, Wunderle y Latta 1998, Johnson 2000). Sin llegar a ser altamente significativa, la cobertura arbustiva tuvo un grado de relación considerable con la abundancia de las especies de aves en el monocultivo de sombra, lo que nos indica que la abundancia de las especies de aves también se incrementó, aunque ligeramente, con el aumento de la cobertura arbustiva. Esto coincide con Tejeda-Cruz y Sutherland (2004) donde encontraron menos especies con preferencias por los estratos medio y bajo en el cafetal rústico y el monocultivo de sombra. Lo anterior señala la importancia que las covariables cobertura arbórea y arbustiva, y la altura arbórea pueden tener en la determinación de la riqueza y la uniformidad de las aves en los cafetales. En el caso particular del monocultivo de sombra, el sotobosque ha sido señalado como un elemento estructural de la

vegetación con igual importancia que la cobertura arbórea (Greenberg *et al.* 1997).

Debido a que entre las diferentes parcelas de café muestreadas se registraron números semejantes de taxones de aves, existe la probabilidad de que la mayoría de las especies de la comunidad estén ocupando la totalidad de la extensión del paisaje analizado, ya que pueden existir recursos potenciales que la matriz cafetalera este ofreciendo. Previamente, se ha indicado que la variación en la composición de las especies de aves puede ser explicada por la movilidad de los individuos entre parches con cultivo de café y los de vegetación original (Vandermeer y Perfecto 2007, Sodhi *et al.* 2008). La matriz cafetalera puede ser entonces, el medio por el cual los movimientos puedan ocurrir y por consiguiente evitar el proceso de convertir las extinciones locales en extinciones regionales e incluso globales (Vandermeer y Carvajal 2001). Al haber encontrado que las covariables desombre y deshierbe (a pesar de no haber resultado esta última, altamente significativa), son las actividades de manejo dentro de los cafetales que más influyeron en los valores de la diversidad estimada de las aves, se pueden señalar como factores principales por los que la diversidad de las especies de aves cambia. La covariable cobertura arbórea se asoció con los cambios de riqueza de las aves y la covariable cobertura arbustiva, influyó particularmente en la abundancia. Por consiguiente, pueden existir cambios en la composición taxonómica, que pueden llegar a propiciar o limitar el movimiento de las especies de aves.

A pesar de que el área de estudio es altamente manejada para la producción de café, se observaron algunas parcelas aledañas que están siendo desatendidas en su manejo, lo que puede propiciar la recuperación de la vegetación arbustiva, y por lo tanto aumentar la estratificación vertical. Esta situación, puede facilitar que los cafetales de sombra, sean ocupados por aves de las zonas boscosas (Andrade y Rubio-Torgler 1994). En adición a las áreas de producción abandonadas, la implementación de cafetales donde el manejo de las coberturas arbóreas y arbustivas sea mínimo (*i.e.* policultivo tradicional), podría provocar la permanencia de diferentes estados sucesionales de la vegetación. Esta condición permitiría a las especies de aves obtener alimento y refugio, a diferencia de las escasas posibilidades que ofrecen áreas con un intenso manejo, que conservan solamente algunos árboles de la vegetación original (Johnson y Sherry 2001).

CONCLUSIONES

Confirmamos la hipótesis de que la contribución de la riqueza y la uniformidad a la diversidad de especies de aves, en cafetales de sombra, están relacionadas

con el manejo de las coberturas arbórea y arbustiva de la vegetación. Identificamos la riqueza de especies de aves como el principal elemento que contribuye en determinar la diversidad de las especies de aves y en menor grado a la uniformidad. Existe detrimento de la riqueza de especies de aves conforme cambia la estructura y composición de la vegetación en los cafetales de sombra, y esta condición afecta también a la abundancia de las especies. Aparentemente, la riqueza y uniformidad de las especies de aves se benefician de manera positiva en cafetales tradicionales (policultivo tradicional). Estos parámetros disminuyen cuando se simplifica la estructura y composición de la vegetación (policultivo comercial y monocultivo de sombra), lo que provoca que la contribución de la riqueza y uniformidad al valor de la diversidad de las especies de aves sea diferente en cada parcela analizada. Con lo expuesto, se cumple nuestra primera predicción que conjetura diferentes afectaciones a los valores de riqueza y uniformidad de las especies de aves por los distintos tipos de sombra en que se cultiva el café de la región.

Nuestra segunda predicción también se confirma ya que la eliminación de sombra arbórea y de sotobosque en los cafetales, fueron las actividades de manejo que tuvieron relaciones significativas con los cambios en los valores de riqueza y uniformidad de las especies de aves. La importancia del desombre en los cafetales estudiados fue evidente, ya que los mayores cambios en los valores de la diversidad de aves en las parcelas, ocurrió después de realizada esta actividad y de manera específica en la parcela con policultivo tradicional. A pesar de no haber resultado altamente significativa la covariable deshierbe, también puede ser un factor relevante en los cambios de la diversidad de las especies de aves que usan ese estrato de la vegetación, particularmente en la abundancia.

En el área muestreada existe pérdida de la heterogeneidad del hábitat, con escasos sitios de selva alta siempre verde que aporten especies de aves al paisaje, lo que aumenta la probabilidad de que algunas especies con requerimientos específicos de hábitat puedan desaparecer. Al nivel en que se obtuvo la información de campo (local o de sitio) aportamos datos para discernir cuál es la contribución de la riqueza y la uniformidad de las especies de aves en cafetales de sombra y su probable influencia a una escala mayor. Cambios ocurridos en la composición de la comunidad de las aves en escalas mas grandes pueden ser producto de factores que operan a escalas pequeñas y tener repercusiones a nivel regional. Por consiguiente, consideramos que la información generada puede ser importante para la toma de decisiones que incidan en provocar mayor heterogeneidad del hábitat en los cafetales del área de estudio.

Este estudio se realizó a nivel local, sin embargo reconocemos que los análisis a diferentes escalas (espaciales y temporales), es la forma de llegar a comprender los momentos y las causas por las que la diversidad de las especies de aves cambia. Se sugiere entonces que en los estudios ecológicos dentro de sistemas manejados de amplia distribución, como son las áreas agrícolas cafetaleras, el parámetro de la diversidad estimada de las especies de aves debe ser descompuesto en los elementos de riqueza y uniformidad que la conforman, en diferentes escalas de espacio y tiempo. Determinar el número de especies efectivas que representan la diversidad de especies en las muestras (diversidad verdadera), también puede ser un estimador confiable en identificar la contribución de la riqueza a la diversidad de especies de aves en plantaciones de café, ya que los índices de diversidad de especies utilizados no permiten diferenciar el comportamiento y contribución de este parámetro. Además, se requieren estudios específicos y a largo plazo, sobre los efectos del desombre y el deshierbe en los diferentes hábitats que conforman el paisaje cafetalero para poder entender los cambios en la composición de las especies de aves.

AGRADECIMIENTOS

A Conservation International por el financiamiento otorgado a la Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural del Gobierno del Estado de Chiapas mediante el proyecto "Monitoreo de la Conservación para los proyectos de café en Chiapas". Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca No. 96582 para la realización del Doctorado en Ecología y Desarrollo Sustentable del primer autor, en El Colegio de la Frontera Sur, unidad San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. A Bruno Giesemann y al personal de las Fincas Argovia y Santa Rita, por las atenciones prestadas. A José Raúl Vázquez Pérez por la elaboración de la Figura 1.

REFERENCIAS

- Andrade, G.I., Rubio-Torgler, H. 1994. Sustainable use of the tropical rain forest: evidence from the avifauna in a shifting-cultivation habitat mosaic in the Colombian Amazon. *Conservation Biology* 8:545-554.
- American Ornithologists' Union (AOU). 1998. Check-list of North American Birds. 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C. USA.
- Cardoso D., M.D. 1979. El clima de Chiapas y Tabasco. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Clench, H. 1979. How to make a regional list of butterflies: some thoughts. *Journal of Lepidopterology Society* 33: 215-231.
- Colwell, R. K. 2000. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>, Connecticut. USA.
- Dietsch, T.V. 2003. Conservation and ecology of birds in coffee agroecosystems of Chiapas, Mexico. PhD Dissertation. University of Michigan, School of Natural Resources & Environment, Ann Arbor, Michigan. USA.
- Estrada, A., Coates Estrada, R., Meritt Jr., D.A. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity Conservation* 6:19-43.
- Feeley, K.J., Terborgh, J.W. 2006. Habitat fragmentation and effects of herbivore (Howler monkey) abundances on bird species richness. *Ecology* 87:144-150.
- Gascon, C., Lovejoy, T. E., Bierregaard Jr., R.O., Malcolm, J.R., Stouffer, P.C., Vasconcelos, H.L., Laurance, W.F., Zimmerman, B., Tocher, M., Borges, S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91:223-229.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., Greenwood, J.J.D., Gregory, R.D., Quinn, R.R.M., Lawton, J.H. 2000. Abundance-occupancy relationship. *Journal of Applied Ecology* 37:39-59.
- Greenberg, R., Bichier, P., Sterling, J. 1997. Bird populations in rustic and planted shade coffee plantations of Eastern Chiapas, México. *Biotropica* 29:501-514.
- Halfpeter, G. 1998. Una estrategia para medir la biodiversidad a nivel de paisaje. *La Diversidad Biológica de Iberoamérica. Acta Zoológica Mexicana*, n. s. 3-17.
- Hammer, O., Harper, D.A.T. y Ryan P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electrónica* 4:9.
- Hayek, C.L., Buzas, M.A. 1997. *Surveying Natural Populations*. Columbia University Press. New York, N. Y. USA.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-732.
- Howell, S.N.G., Webb, S. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, N. Y. USA.
- Hutto, R., Pletschet, S., Hendricks, P. 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *The Auk* 103:593-602.
- Johnson, M.D. 2000. Effects of shade-tree species and crop structure on the winter arthropod and bird communities in a Jamaican shade coffee plantation. *Biotropica* 32:133-145.
- Johnson, M.D., Sherry, T. W. 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology* 70: 546-560.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363-375.
- Komar, O. 2006. Ecology and conservation of birds in coffee plantations: a critical review. *Bird Conservation International* 16:1-23.
- Koptur, S. 1994. Floral and extrafloral nectars of Costa Rican Inga trees: a comparison of their constituents and composition. *Biotropica* 26:276-284.
- Köppen, W. 1948. *Climatología*. Fondo de Cultura Económica. D.F., México.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Benjamin Cummings, California. USA.
- Leyequién, E., de Boer, W.F., Toledo, V.M. 2010. Bird community composition in a shaded coffee agro-ecological matrix in Puebla, México: The effects of landscape heterogeneity at multiple spatial scales. *Biotropica* 42: 236-245.
- López de Casenave J., Marone, L. 1996. Efectos de la riqueza y de la equitatividad sobre los valores de diversidad en comunidades de aves. *Ecología* 10:447-455.
- Magurran, A.E. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Ediciones Vedral. Barcelona, España.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell Publishing. Oxford, UK.
- McIntyre, N.E. 1995. Effects on forest patch size on avian diversity. *Landscape Ecology* 10:85-99.

- Miranda, F. 1957. La Vegetación de Chiapas. Gobierno del Estado de Chiapas. Chiapas, México.
- Moguel, P., Toledo, V. M. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13:11-21.
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., Pavón, N. P. 2011. Reanálisis de la diversidad alpha: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1249-1261.
- Mostacedo, B., Fredericksen, T. S. 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Santa Cruz, Bolivia.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, D. H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley, New York. USA.
- Myers, N. 1988. Tropical forest and their species. Going, going...? In: Wilson E. O. and Peter F. M. (eds.). *Biodiversity*. National Academic Press, Washington, DC. USA. pp. 29-30.
- National Geographic Society. 2002. Field guide to the birds of North America. National Geographic Society, Washington, D. C. USA.
- Perdomo-Roldán, F., Vibrans, H., Romero-Manzanares, A., Domínguez, J.A., Medina, J.L. 2004. Análisis de SHE, una herramienta para estudiar la diversidad de maleza. *Revista Fitotecnia Mexicana* 27:57-61.
- Perfecto, I., Rice, R.A., Greenberg, R., Vand der Voort, M.E. 1996. Shade coffee a disappearing refuge of biodiversity. *BioScience* 46:698-608.
- Perfecto, I., Armbrrecht, I. 2003. The coffee agroecosystem in the neotropics: combining ecological and economic goals. In: Vandermeer J. (ed.). *Tropical Agroecosystems*. CRC Press, New York. USA. pp. 159-194.
- Petit, L.J., Petit, D.R., Christian, D.G., Powell, H.D. 1999. Bird communities of natural and modified habitats in Panama. *Ecography* 22:292-304.
- Pielou, E.C. 1975. *Ecological diversity*. John Wiley, New York, USA.
- Ralph, C. J., Droege, S., Sauer, J. R. 1995. Managing and monitoring birds using point counts: Standards and applications In: Ralph, C. John, John R Sauer, Sam Droege (eds.), *Monitoring landbirds with point counts*. Gen. Tech. Rep. PSW.GTR-149 Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture. USA.
- SAS, Institute. 2008. JMP Statistical Discovery Software. Versión 5.1. USA.
- Shannon, C.E., Weaver, W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press. Urbana. Illinois, USA.
- Sidney, S. y N. J. Castellan, Jr. 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. New York: McGraw-Hill. USA.
- Small, C.J., McCarthy, B.C. 2002. Spatial and temporal variability of herbaceous vegetation in an eastern deciduous forest. *Plant Ecology* 164:37-48.
- Sodhi, M.R., Posa, C., Lee, T.M., Warkentin, I.G. 2008. Effects of disturbances or loss of tropical rainforest on birds. *The Auk* 125:511-519.
- Soto-Pinto, L., Perfecto, I., Castillo-Hernández, J.C., Caballero-Nieto, J. 2000. Shade effect on coffee production at the northern Tzeltal zone of the state of Chiapas, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 80:61-69.
- StatSoft, Inc., 2003. STATISTICA (data analysis software system), version 6. <http://www.statsoft.com>.
- Tejeda-Cruz, C., Sutherland, J. 2004. Bird responses to shade coffee production. *Animal Conservation* 7:169-179.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press. New Jersey, USA.
- Tramer, E.J. 1969. Bird species diversity: components of Shannon's formula. *Ecology* 50:927-929.
- Tuomisto, H. 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2-22.

- Vandermeer, J.H., Carvajal, R. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *The American Naturalist* 158:211-220.
- Vandermeer, J., Perfecto, I. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology* 21:274-277.
- Veech, J.A., and T.O. Crist. 2009. PARTITION 3.0 user's manual (unpublished document). <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>.
- Wunderle, J. M. Jr., Latta, S.C. 1996. Avian abundance in sun and shade coffee plantations and remnant pine forest in the Cordillera Central, Dominican Republic. *Ornitología Neotropical* 7:19-34.
- Wunderle J. y S. Latta. 1998. Avian resource use in Dominican shade coffee plantations. *Wilson Bulletin*. 110: 271-281.

Submitted February 13, 2012– Accepted November 05, 2012

Revised received November 14, 2012

Apéndice 1. Especies de aves y número de individuos (abundancia) registrados en el área de estudio. Parcelas: SASV = selva alta siempre verde; PT = policultivo tradicional; PC = policultivo comercial y MS = monocultivo de sombra. El orden taxonómico de las especies se basó en The American Ornithologists' Union AOU (1998).

Especie	Parcelas			
	SASV	PT	PC	MS
<i>Ortalis leucogastra</i>	8	30	6	5
<i>Penelopina nigra</i>	20	4		
<i>Coragyps atratus</i>	1	2	25	12
<i>Cathartes aura</i>			12	8
<i>Asturina nitida</i>	1		2	2
<i>Buteogallus anthracinus</i>	2			
<i>Buteo magnirostris</i>	2	18	9	5
<i>Buteo jamaicensis</i>	1	2		
<i>Caracara cheriway</i>			2	1
<i>Herpetotheres cachinnans</i>	5	3	1	
<i>Patagioenas flavirostris</i>	7	21	16	2
<i>Leptotila verreauxi</i>	63	20	17	5
<i>Amazona albifrons</i>	30	28	13	60
<i>Amazona auropalliata</i>	56	65	13	30
<i>Piaya cayana</i>	36	10	18	12
<i>Coccyzus americanus</i>		1		
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	5		1	7
<i>Glaucidium brasilianum</i>	4	2	3	1
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	7	15	3	
<i>Amazilia candida</i>		6		
<i>Amazilia beryllina</i>	2	9	10	5
<i>Amazilia cyanura</i>	11	37	30	10
<i>Amazilia rutila</i>	6	21	15	12

Especie	Parcelas			
	SASV	PT	PC	MS
<i>Heliomaster constantii</i>		1	2	
<i>Archilochus colubris</i>	1	5	1	
<i>Trogon violaceus</i>	1	4	2	2
<i>Momotus momota</i>	31	16	13	11
<i>Pteroglossus torquatus</i>	9	10	12	11
<i>Melanerpes aurifrons</i>	30	44	55	38
<i>Piculus rubiginosus</i>		3	4	4
<i>Dryocopus lineatus</i>	2			3
<i>Synallaxis erythrothorax</i>	11	32	29	1
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	22	18	3	9
<i>Xiphorhynchus erythropygius</i>	2	4	1	
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	2			
<i>Thamnophilus doliatus</i>	2			
<i>Myiopagis viridicata</i>			1	
<i>Mionectes oleagineus</i>		1		
<i>Oncostoma cinereigulare</i>	6			
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>		1		
<i>Contopus sordidulus</i>		1	1	1
<i>Empidonax flaviventris</i>				9
<i>Empidonax minimus</i>	3	3		
<i>Empidonax flavescens</i>	1	1	1	
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	3	4	9	6
<i>Pitangus sulphuratus</i>	2	9	1	1
<i>Megarynchus pitangua</i>	15	46	19	19
<i>Myiozetetes similis</i>		6	1	4
<i>Myiodynastes luteiventris</i>		6	1	8
<i>Tyrannus melancholicus</i>			2	2
<i>Tyrannus tyrannus</i>		1		
<i>Pachyramphus aglaiae</i>	2	18	14	16
<i>Tityra semifasciata</i>	19	16	8	20
<i>Chiroxiphia linearis</i>	39			
<i>Vireo gilvus</i>	3	14	5	8
<i>Vireo flavoviridis</i>	2	12	11	7
<i>Hylophilus decurtatus</i>	1		3	
<i>Calocitta formosa</i>	13	35	23	55
<i>Cyanocorax yncas</i>	3			
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>				6
<i>Thryothorus maculipectus</i>	5	2	4	2
<i>Thryothorus rufalbus</i>	64	40	22	15
<i>Thryothorus pleurostictus</i>	2	4	2	2
<i>Thryothorus modestus</i>	1	4		
<i>Troglodytes aedon</i>	7	1	7	7

Especie	Parcelas			
	SASV	PT	PC	MS
<i>Polioptila caerulea</i>		3		
<i>Catharus ustulatus</i>	3	4		1
<i>Turdus grayi</i>	27	55	57	45
<i>Vermivora peregrina</i>			1	
<i>Dendroica magnolia</i>	2	8	8	7
<i>Dendroica virens</i>	1	3	13	4
<i>Dendroica townsendi</i>	2	17		
<i>Mniotilta varia</i>		23	10	7
<i>Setophaga ruticilla</i>			4	1
<i>Wilsonia pusilla</i>	1	13	20	15
<i>Myioborus pictus</i>	1			
<i>Euthlypis lachrymosa</i>		2	2	
<i>Basileuterus culicivorus</i>	10		1	
<i>Basileuterus rufifrons</i>	52	19	21	16
<i>Habia rubica</i>	6			6
<i>Piranga rubra</i>		8	2	
<i>Piranga ludoviciana</i>	1			1
<i>Piranga leucoptera</i>	3	23	37	10
<i>Thraupis episcopus</i>		5	2	
<i>Thraupis abbas</i>	2	20	25	10
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	5	65	53	21
<i>Sporophila torqueola</i>			2	
<i>Melospiza bicarunculata</i>		6	2	1
<i>Melospiza leucotis</i>		6	8	2
<i>Saltator atriceps</i>	34	48	21	26
<i>Passerina ciris</i>		10	2	1
<i>Dives dives</i>	3	10	2	26
<i>Quiscalus mexicanus</i>				4
<i>Icterus maculialatus</i>		4	4	9
<i>Icterus pectoralis</i>			1	4
<i>Icterus gularis</i>	4	6	11	24
<i>Icterus galbula</i>	2	4		2
<i>Amblycercus holosericeus</i>	3	1		
<i>Euphonia hirundinacea</i>	1	2	9	9
Total	734	1021	771	696