



El Colegio de la Frontera Sur

Heterogeneidad del paisaje y la diversidad arbórea y de aves en
ambientes humanizados de la Planicie Costera del Pacífico,
Chiapas, México.

TESIS

presentada como requisito para optar al grado de

**Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural con orientación en Gestión
de Ecosistemas y Territorios**

por

Noé Jiménez Lang

2017

A mi abuelito Teófilo† y abuelita Natividad†

...al ranchito.

A mi pueblo, Acacoyagua.

Agradezco a todas las personas que en diferente forma, medida, fuerza y pasión contribuyeron a realizar esta tesis.

Al Dr. Mario González Espinosa, por su enorme aporte intelectual y económico, por guiarme sin menoscabo en todo el proceso de aprendizaje, en la elaboración de la tesis y del artículo. Por tratarme con respeto y a su altura.

Al Dr. Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez por compartirme sus conocimientos en sistemas de información geográfica, estadística y ecología de paisaje. Por su influjo de ánimos y amistad sincera.

Al Dr. José Luis Rangel Salazar por compartirme sus conocimientos en ecología de las aves y sus comentarios enriquecedores para mi desarrollo profesional.

Al sínodo integrado por el Dr. Miguel Ángel Martínez Ramos, Dr. Eduardo Naranjo Piñera y C. Dr. Mateo Donald Manuel Ruíz Bruce Taylor. Por la revisión y comentarios de la tesis.

A mis colegas, familiares y compañeros de posgrado: Alberto Anzures Dada[†], Miguel Martínez Icó., José R. Vázquez Pérez, Brenda H. Chiú López, Angelita López Cruz, Esteban Pineda Diez de Bonilla, Porfirio Cruz Rojas, Edgar Jiménez Lang, Don Andresito y Juan Iver Lang Antonio y compañeros de aula generación 2011-2012. A todos ellos, por el aporte de conocimientos, apoyo en campo y económico e influjo de ánimos.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca (CVU. 383214). Al Colegio de La Frontera Sur (ECOSUR) por las facilidades otorgadas en el proceso y desarrollo de la tesis. Al grupo de ejidatarios, de comuneros y dueños particulares de predios en el municipio de Acacoyagua por permitirme realizar el trabajo de campo en sus terrenos.

Contenido

Resumen.....	6
1. Introducción.....	7
2. Método.....	13
2.1. Área de estudio.....	13
2.2. Análisis geográfico.....	15
2.3. Muestreo de vegetación arbórea y de poblaciones de aves.....	21
2.4. Diversidad de especies de árboles y aves.....	24
2.5. Análisis estadístico.....	24
3. Resultados.....	26
3.1. Riqueza de árboles y aves en el área de estudio.....	26
3.2. Tipos de cobertura y unidades ambientales dentro de los sitios.....	26
3.3. Heterogeneidad estructural del paisaje en los sitios y riqueza de especies de árboles y aves.....	29
3.4. Variación de unidades ambientales en parcelas y riqueza de especies de árboles y aves.....	31
3.5. Heterogeneidad estructural del paisaje y diversidad de árboles y aves.....	33
3.6. Diversidad de aves, heterogeneidad estructural del paisaje y la estructura arbórea.....	35
4. Discusión.....	38
5. Conclusiones.....	45
6. Literatura citada.....	47
Anexos.....	59

Resumen

Estudiamos la relación de la diversidad de especies de aves con la heterogeneidad del paisaje y la riqueza de la vegetación arbórea. El estudio se realizó en un área ubicada en la Planicie Costera del Pacífico, en Chiapas, México. Delimitamos seis sitios con 12 parcelas cada uno, clasificamos y evaluamos la extensión de los tipos de vegetación y de uso del suelo (tipos de hábitat), y muestreamos la vegetación arbórea y las aves durante ocho meses (junio 2012-febrero 2013). Un análisis de agrupamiento mostró que en el paisaje predominaron las plantaciones de mango y los potreros; en menor medida los fragmentos de selvas secundarias degradadas y las cercas vivas. Con el análisis de correlación bivariada de variables de la diversidad de especies y del paisaje, así como con modelos basados en el criterio AICc, se detectó que la riqueza total de especies de aves y las de sus gremios tróficos son favorecidas por la riqueza y abundancia de especies de árboles en el paisaje. Sin embargo, a nivel local la abundancia de aves también se asoció al número de fragmentos de unidades ambientales, a la extensión del área arbolada y la riqueza de especies arbóreas. Los resultados sugieren que a través de un proceso continuo de pérdida de la heterogeneidad y la reducción de la cobertura arbolada en el paisaje se podría afectar la diversidad de especies de aves en la región. Se sugiere promover la variedad de tipos de hábitat y utilizar un alto número de especies de árboles en el manejo y en las prácticas de restauración de ecosistemas, con la finalidad de conseguir una mayor conectividad entre paisajes humanizados.

Palabras clave: Gremios tróficos, fragmentación de la vegetación, áreas naturales protegidas, paisajes tropicales, riqueza de especies.

1. Introducción

La heterogeneidad del paisaje y la conectividad entre los tipos de hábitat son elementos esenciales para la implementación efectiva de la conservación de la biodiversidad fuera de las áreas naturales protegidas (Janzen 1983). Para lo cual, el entendimiento de las relaciones de la heterogeneidad del paisaje, la conectividad y la diversidad de especies resultan prioritarios para conservar la biodiversidad a nivel local y regional. Sin embargo, detectar estas relaciones puede ser compleja debido a la convergencia de los factores ambientales regionales y locales, muchos de estos influenciados por las actividades humanas, que inciden en el paisaje y por los requerimientos ecológicos particulares de los taxa en cuestión (Willis y Whittaker 2002; Nogués-Bravo et al. 2008; Stein et al. 2014). Entonces, las actividades humanas modifican y modelan la heterogeneidad un paisaje manejado y por lo tanto su diversidad de especies (Perfecto y Vandermeer 2008; Haines-Young 2009). Tal es el caso de las actividades agrícolas y pecuarias como el incremento de monocultivos y la extensión de ganadería, las cuales tienen un efecto negativo sobre la diversidad de especies (Turner y Chapin III 2006; Laurance et al. 2013). Ante ese proceso de modificación estudiamos la relación de la diversidad de especies de aves con la heterogeneidad del paisaje y la riqueza de la vegetación arbórea en un paisaje tropical modificado.

El paisaje es un espacio geográfico dentro de una región, formado por un mosaico heterogéneo compuesto de diversos ambientes, es decir, ecosistemas locales o tipos de uso del suelo que se repiten e interactúan (Forman 1995); esta heterogeneidad e irrepetibilidad son características inherentes, pero pueden variar en grado dentro del paisaje (Forman y Godron 1981; Hargrove y Pickering 1992; Lovett et al. 2006). Para fines prácticos en este estudio la heterogeneidad la utilizamos en tres maneras: (1) la heterogeneidad estructural (del paisaje) se refiere a la variabilidad de una propiedad del paisaje, medido sin referencia a ningún efecto funcional y representada por índices y variables (Li y Reynolds 1995; Wu 2004); (2) la variación de unidades ambientales, donde cada unidad representa algún tipo de vegetación y de uso de suelo del paisaje (Turner 1989; Duelli 1997; Stein y Kreft 2015). A estas unidades ambientales, en

algunos casos las hemos denominado tipo de cobertura, y (3) la heterogeneidad de un solo tipo de vegetación proporcionada por su estructura vertical (Tews et al. 2004; Stein and Kreft 2015).

En el paisaje, las actividades humanas aunadas a la convergencia de diversos factores ambientales regionales y locales determinan la heterogeneidad (Ricklefs 1987; Willis y Whittaker 2002), la cual se relaciona con la diversidad de especies (Benton et al. 2003; Tews et al. 2004; Stein et al. 2014; Stein y Kreft 2015). En un paisaje manejado esta relación puede ser positiva o negativa para la diversidad de especies, en función de los regímenes de manejo e intensidad de las prácticas o intervenciones (Benton et al. 2003; Perfecto y Vandermeer 2008; Franklin y Lindenmayer 2009; Haines-Young 2009; Lindenmayer 2010). El resultado de esta afectación sobre la diversidad de especies depende si la modificación incluye el paisaje en su totalidad o es a nivel local, es decir, sobre alguna unidad ambiental en particular, por ejemplo, un acahual de vegetación secundaria de selva mediana o un cultivo agrícola.

En un paisaje, la expansión en superficie de los monocultivos y de la ganadería extensiva reducen la heterogeneidad del paisaje (Western 2001; Tschardt et al. 2005; Turner y Chapin III 2006; Laurance et al. 2013). Esta reducción afecta de modo negativo en la riqueza de especies y en la abundancia de individuos de solo algunas (Western 2001; Benton et al. 2003; Tschardt et al. 2005; Turner y Chapin III 2006; Laurance et al. 2013). Sin embargo, si la heterogeneidad se incrementa puede incrementar la riqueza de especies y la abundancia de algunas especies (Tews et al. 2004; Stein et al. 2014; Stein y Kreft 2015); aunque la abundancia puede estar limitada por el área disponible de algún tipo ambiente particular (Allouche et al. 2012). A nivel local, la modificación del paisaje ocurre por la fragmentación de la vegetación, que en algunos casos puede inducir la heterogeneidad del paisaje por el incremento la cantidad de unidades ambientales (Fahrig 2003; Haslem y Bennett 2008), principalmente en paisajes donde existen diversas actividades agrícolas y pecuarias. El efecto de la fragmentación de la vegetación sobre los patrones de diversidad recae en especies individuales con requerimientos particulares de refugio, alimentación y reproducción que

solo provee un tipo de vegetación para cada especie individual, además de su movilidad en el paisaje y de restricciones en su distribución (Wiens 1995; Haila 2002; Fahrig 2003; Franklin y Lindenmayer 2009). Sin embargo, en un paisaje manejado algunos tipos de cobertura arboladas de uso del suelo se modifican, e incluso se fragmentan y esto tiene efecto sobre los patrones de diversidad de las aves que utilizan este recurso.

Por lo tanto, se aduce que estas discrepancias del efecto de la modificación a nivel pasaje y local están relacionados al taxón en cuestión porque también depende de cómo las especies responden al entorno (Tews et al. 2004; Bennett et al. 2006). Por consiguiente, los patrones de diversidad del taxón pueden reflejar los cambios derivados de la modificación del paisaje (Gardner 2010). Por lo general, las especies de vertebrados con mayor capacidad de movimiento perciben el paisaje como un mosaico de tipos de hábitats (Law y Dickman 1998; Bennett et al. 2006; Haslem and Bennett 2008). Tal es el caso de las aves, que son uno de los grupos que perciben el paisaje como un mosaico debido a sus características ecológicas, tales como su capacidad de vuelo, de ocupar y utilizar diversos ambientes. Por esta razones y además por estar amenazadas por la deforestación (Sodhi et al. 2004; Jetz et al. 2007; Sekercioglu et al. 2012), son el taxa más estudiado en para detectar la relación de las características del paisaje en diferentes ambientes con la diversidad de especies (Wiens 1995; Law y Dickman 1998; Bennett et al. 2006; Stein et al. 2014).

En un paisaje, la diversidad de especies de aves es afectada por factores ambientales relacionados con la altitud, la topografía, y la variedad de de tipos de hábitat (Böhning-Gaese 1997; Cueto y de Casenave 1999; Rahbek y Graves 2001). Sin embargo, el efecto de esta última puede se variable sobre los patrones de diversidad de las aves al depender directamente de la intensidad, de los cambios deliberados y de la combinación de las unidades ambientales en el paisaje (Benton et al. 2003; Perfecto y Vandermeer 2008; Franklin y Lindenmayer 2009; Haines-Young 2009; Lindenmayer 2010). Algunos modificaciones deliberadas pueden inducir a un efecto positivo para la diversidad de aves, por ejemplo aquellas que incentivan la heterogeneidad vertical de

algún un tipo de vegetación (Fahrig 2003; Tews et al. 2004) o aquellos cambios que mantienen presencia de diversas especies de árboles como las plantaciones de cacao y(o) café de sombra diversificada, acahuales de barbecho y fragmentos de vegetación secundaria y potreros arbolados (Saab y Petit 1992; Petit et al. 1999; Clough et al. 2009; Batáry et al. 2010; Leyequién et al. 2010), incluso, los árboles aislados y cercas vivas también favorecen (Luck y Daily 2003; Eshiamwata et al. 2006; Kissling et al. 2007). A nivel local, algunas modificaciones inciden en la estructura del paisaje, por ejemplo en la forma de los fragmentos de vegetación o número de fragmentos, que también contribuyen a mantener la riqueza y abundancia pero de grupos de aves como las especialistas o generalistas, y de sus gremios tróficos (Luck y Daily 2003; Martínez-Morales 2005; Pineda-Diez de Bonilla et al. 2012; Carrara et al. 2015).

Las aves han sido ampliamente estudiadas en la regiones tropicales y es muy notorio que en la mayoría de estos estudios que la diversidad de aves se relaciona con la vegetación arbolada (incluso con la vegetación arbustiva en cultivos agrícolas)de los paisajes. Esta relación ocurre porque la vegetación arbolada en el paisaje modificado, en lo que abarca las regiones tropicales, es un elemento común, inherente y de conectividad estructural y funcional que está dada por al manejo actual del paisaje y derivado algunas prácticas ancestrales (Perfecto y Vandermeer 2008; Declerck et al. 2010; Azhar et al. 2013; Melo et al. 2013). Es por esto que la vegetación arbolada en los paisaje tropicales manejados está presente como algún tipo de vegetación secundaria o parte de alguno tipo de uso del suelo, como cobertura arbolada o simplemente como árboles aislados o en las cercas vivas en los paisajes de manejados (Harvey et al. 2005; Perfecto y Vandermeer 2008; Declerck et al. 2010). Como es evidente, en todos estas formas que se presenta la vegetación arbolada, los árboles son el microhabitat y elemento funcional *Per se* del subconjunto de factores físicos en el paisaje que una especie de ave requiere para sobrevivir y reproducirse (Block y Brennan 1993).

La importancia en cuanto a la función de conectividad estructural y funcional de la cobertura arbórea en un paisaje heterogéneo y complejo, requiere ser entendida desde una perspectiva dinámica. En este sentido, habremos de entender que la vegetación arbolada es un factor común que provee la conectividad para realizar la transferencia lateral o flujo de materiales e información en un sitio heterogéneo (Lovett et al. 2006). De manera análoga, habremos de considerar a los patrones de diversidad de la vegetación respecto a los patrones de diversidad de su fauna asociada, en nuestro caso, las aves. Por lo tanto, considerar la vegetación arbolada como factor independiente a la heterogeneidad del paisaje en sus diversos modos, permite dilucidar su importancia en la conectividad y funcionalidad del paisaje.

La dinámica y complejidad de los paisajes, la influencia de algunas teorías generadas en paisajes templados (Forman 1995; Wiens 1995; Haila 2002), las ideas y perspectivas actuales en el estudio de los paisajes tropicales (Bennett et al. 2006; Cadenasso et al. 2006; Lindenmayer et al. 2008; Gardner et al. 2009; Melo et al. 2013), permite dilucidar, a cierto grado, la relación de la heterogeneidad con la diversidad de especies. Aunque en las regiones tropicales, los estudios de esta relación, en la mayoría de los casos, se han abordado con base a la relación especies-área y matriz-fragmento-corredor (Forman 1995; Wiens 1995; Lindenmayer et al. 2000; Haila 2002; Gardner et al. 2009), se ha evidenciado la relación de la diversidad de especies hacia un solo tipo de vegetación (o sus fragmentos) y a elementos individuales de la estructura del paisaje (Block y Brennan 1993; Bennett et al. 2006; Gardner et al. 2009; Lindenmayer 2010). Estos resultados generados a partir de estas bases teóricas han sido útiles para coadyuvar a la conservación de las especies en paisajes fragmentados y también para planear las áreas naturales protegidas (Wiens 1995; Haila 2002; Resaco et al. 2016). Sin embargo, mantienen la posibilidad de incurrir en errores respecto al funcionamiento y conectividad del paisaje y en cuanto a definir las estrategias de conservación de la biodiversidad, principalmente en sitios fuera de las áreas naturales protegidas (Bennett et al. 2006; Gardner et al. 2009; Lindenmayer 2010).

Ante el escenario complejo de la modificación de los paisajes y de la heterogeneidad relacionada a la diversidad de especies, inquirimos conocer cuál es la importancia ecológica de la vegetación arbolada en el mantenimiento de la diversidad de especies de aves en un paisaje tropical manejado con fines de conservación.

Este estudio somete a prueba la hipótesis general de que una mayor heterogeneidad del paisaje induce a una mayor diversidad de especies, en particular sobre los patrones de diversidad de especies de aves en cuanto incluya una mayor riqueza de especies arbóreas. Estas relaciones pueden cambiar en función del grado de modificación del paisaje debido a actividades agropecuarias y proporcionar escenarios diferentes para la ejecución de planes conservación y desarrollo económico de índole regional. Con este fin, evaluamos el efecto de la heterogeneidad estructural del paisaje, la variación de unidades ambientales y la extensión en superficie de las coberturas arboladas sobre la riqueza de especies de aves y de sus gremios tróficos.

2. Método

2.1. Área de estudio

Estudiamos un paisaje que abarca una superficie de 23.2 km² y se encuentra en un área ubicada en la Planicie Costera del Pacífico de Chiapas y colinas de la parte más baja de la Sierra Madre de Chiapas (Müllerried,1957), en el municipio de Acacoyagua. El área de estudio posee una altitud menor a los 100 m y una topografía relativamente plana con lomeríos que no rebasan los 350 m (CEIEG, 2013). El clima predominantemente es de tipo AM (con temporada seca) con una temperatura promedio de 27 °C y una precipitación pluvial de 3600 (CEIEG, 2013). El área de estudio presenta un mosaico abigarrado de diversos tipos de vegetación y de uso de suelo derivado de las actividades económicas ancestrales y actuales (Blake et al. 1992; Hanemann et al. 2008; Santa Cruz de León and Pérez Villalba 2009; Declerck et al. 2010). La vegetación original es prácticamente inexistente, pero por la descripción de relictos de hace más de 50 años, se aduce que fue de selva alta y mediana perennifolia con bosque lluvioso de montaña baja hacia el norte y bosque estacional perennifolio hacia el sur (Breedlove 1981; González-Espinosa et al. 2004; Pennigton and Sarukhán 2005; González-Espinosa and Ramírez-Marcial 2013). Actualmente solo permanecen fragmentos de vegetación secundaria en diferentes estados sucesionales (López-Cruz et al. 2010). Además, presenta plantaciones de mango (en algunos lugares mezcladas con potreros) y cultivos agrícolas anuales, árboles aislados y dispersos, así como cercos vivos, que son elementos bastante comunes en paisajes modificados de América Central (Otero-Arnaiz et al. 1999; Harvey et al. 2005; Declerck et al. 2010).

Con relación a su avifauna no existe información actual y puntual al área de estudio que indiquen los cambios en su diversidad por efecto de la modificación del paisaje. Sin embargo, hay evidencia del uso de las aves y de la modificación del hábitat desde tiempos prehistóricos en la Planicie Costera del Pacífico de Chiapas (Blake et al. 1992; Steadman et al. 2003).

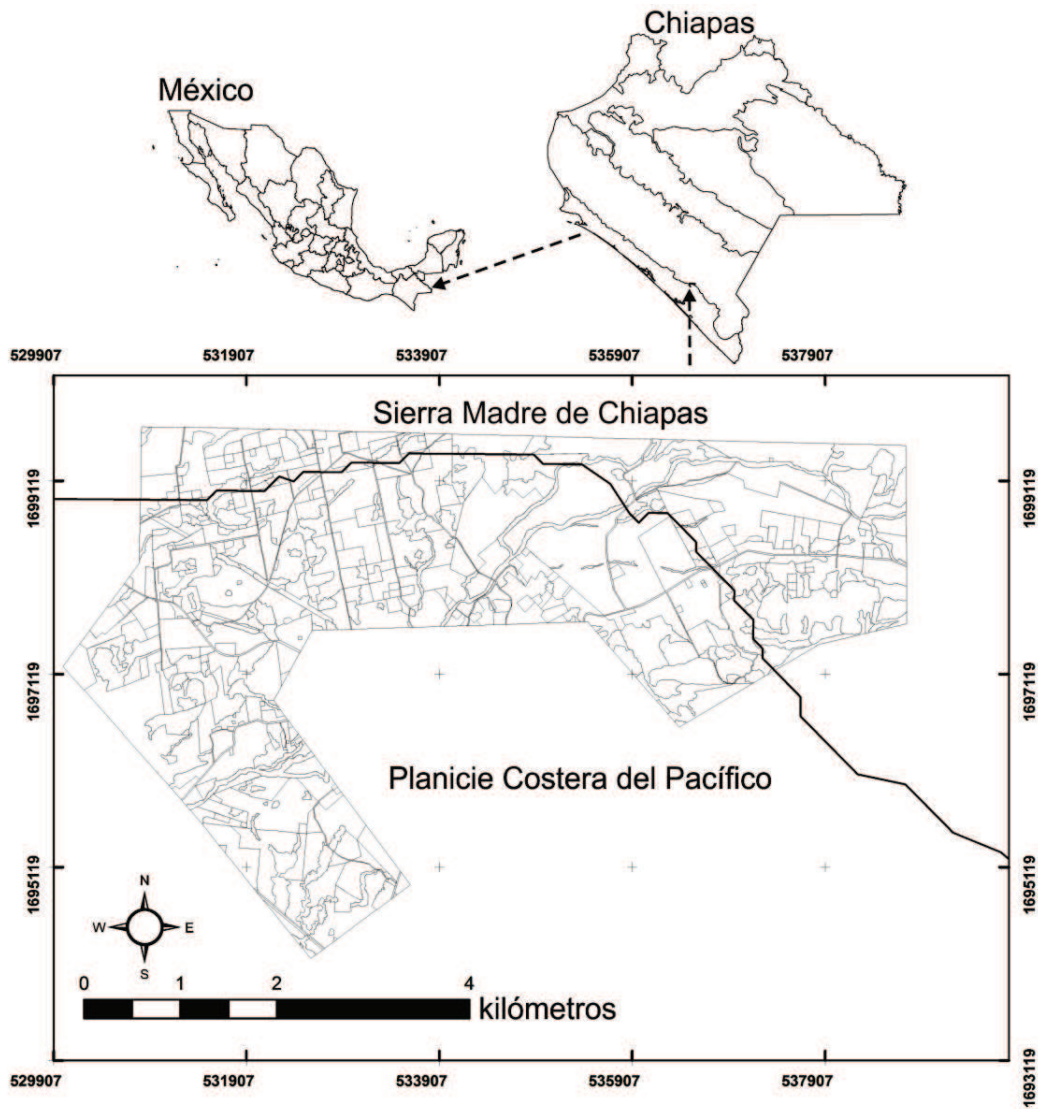


Figura 1. Ubicación del polígono estudiado entre la Sierra Madre de Chiapas y la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas, México. Con una línea continua se muestran, en el área de estudio y en el mapa del estado de Chiapas, las regiones fisiográficas propuestas por Müllerried (1957).

2.2. Análisis geográfico

Sobre una imagen SPOT-4 se trazaron seis sitios cuadrados (S1-S6), con una superficie de 1.2 km² cada uno. Cada sitio incluyó 12 parcelas o unidades de muestreo (P1-P12) con una superficie de 1.0 ha cada una (100×100 m). Las características de la imagen SPOT-4 fueron: cuatro bandas espectrales, 7268 líneas y 7738 píxeles por línea, del año 2011. La imagen fue proporcionada por el Laboratorio de Información Geográfica y Estadística (LAIGE) de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Cinco de los sitios (excepto el S3) fueron trazados a partir de un punto seleccionado al azar sobre la imagen desde una cuadrícula sobrepuesta de fragmentos con cobertura arbolada (Figura 2).

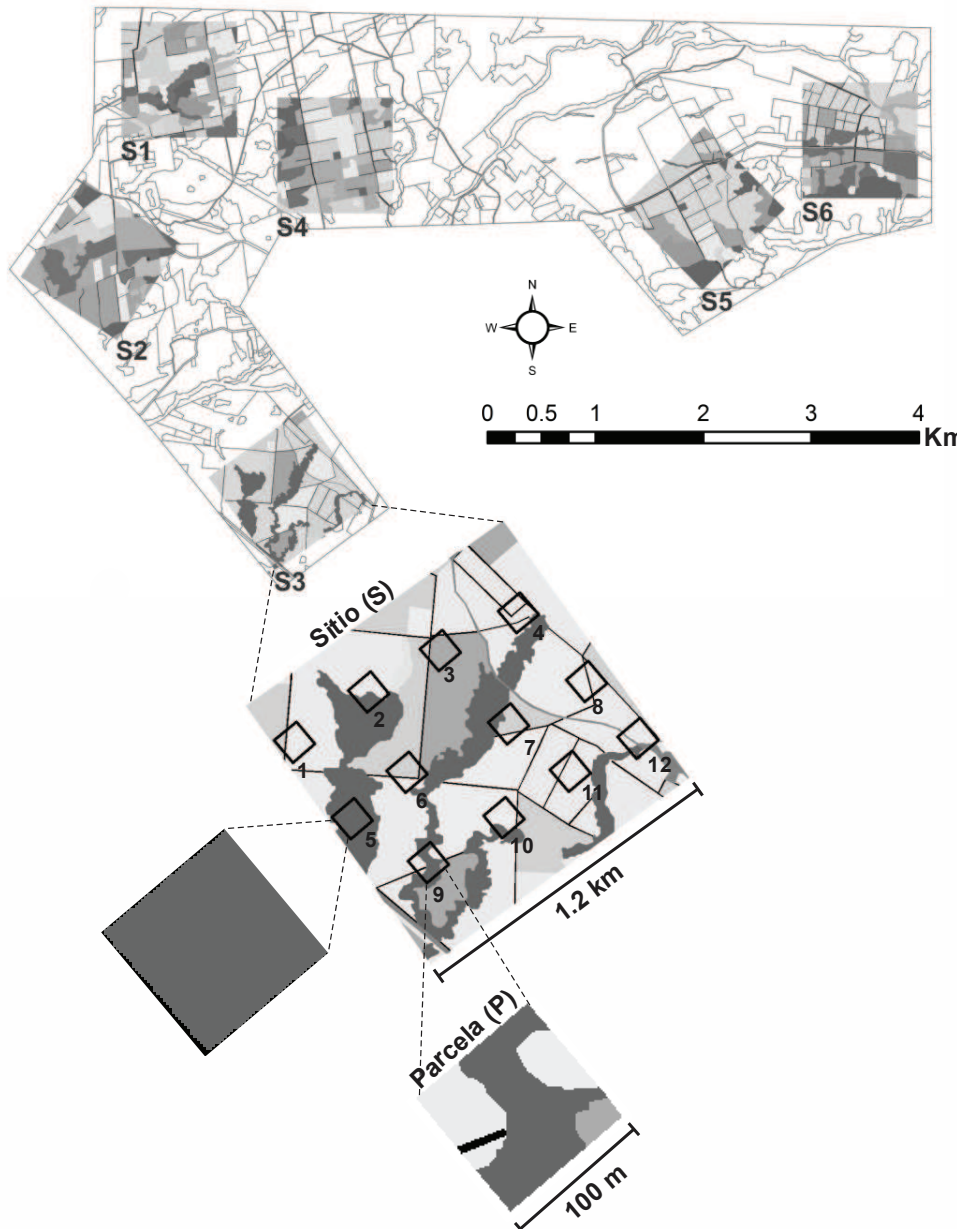


Figura 2. Diseño de muestreo sobre el polígono del área de estudio. S = sitios y P = parcelas. Se muestra la ubicación y, con mayor detalle y a modo de ejemplo, la estructura del sitio S3 que contiene 12 parcelas ubicadas a una distancia de 250-300 metros entre ellas. Los diferentes tonos de color gris indican diferentes tipos de cobertura. El color gris oscuro corresponde a la vegetación con mayor vegetación arbórea.

En todo el área de estudio se identificaron 15 tipos de vegetación y de uso del suelo predominantes (Cuadro 1). Se excluyeron áreas urbanas y peri-urbanas y monocultivos extensos. Esto con el fin de evitar la influencia y obtener resultados sesgados hacia características del paisaje urbano y monocultivos de gran extensión aledaños. A cada tipo de cobertura se le calculó el área y se agruparon en: áreas arboladas (AA) o áreas no arboladas (AnA), plantaciones (PL), potreros arbolados (PTb), potreros abiertos (Pta), vegetación secundaria (VS), cultivos (CL). Para cada grupo se calculó la proporción de su área y en los seis sitios y en las parcelas.

Cuadro 1. Unidades ambientales o tipos de vegetación y de uso del suelo identificados en el área de estudio ubicada en la Planicie Costera del Pacífico de Chiapas, México.

Abreviatura	Descripción de las unidades ambientales
<i>At</i>	Acahual temprano: área dedicada al cultivo anual cuando es vegetación secundaria en regeneración temprana (1-4 años; barbecho) después del abandono de un terreno agrícola; el terreno generalmente será utilizado nuevamente para el cultivo. Son áreas muy pequeñas (0.25 –1.0 ha), dominadas por especies pioneras herbáceas o arbustivas; ocasionalmente incluyen algunas especies de árboles introducidos o nativos de sucesión inicial o intermedia como el laurel (<i>Cordia alliodora</i>) o frutales como el mango (<i>Mangifera indica</i>), mamey (<i>Pouteria sapota</i>) y aguacate (<i>Persea americana</i>).
<i>Al</i>	Acahual intermedio: área dedicada al cultivo ocasional, con vegetación secundaria en fase de regeneración leñosa inicial o intermedia (>4 años y ≤10 años) después del abandono del uso agrícola del terreno. Predominan árboles de sucesión intermedia de 15-20 m de altura, como laurel (<i>Cordia alliodora</i>), <i>Cecropia obtusifolia</i> , <i>Platymiscium dimorphyrum</i> , castaño (<i>Sterculia apetala</i>), y con menor frecuencia achiote (<i>Bixa orellana</i>); es común la presencia de un denso sotobosque y bejucos.
<i>Aa</i>	Acahual avanzado: área dedicada al cultivo ocasional con vegetación secundaria en fase de regeneración intermedia (>10 años) después del abandono del terreno. Por lo general, la vegetación arbórea es rozada y

talada y el terreno reutilizado para establecer potreros o plantaciones de monocultivos de especies arbóreas. Predominan las especies de árboles nativos de sucesión intermedia o avanzada de hasta 25 m de altura como laurel (*Cordia alliodora*), *Schizolobium parahyba*, *Sapium* sp. e *Hymenaea courbaril*; el sotobosque es poco denso y a veces con algunos árboles de cacao (*Theobroma cacao*).

- CL* Cultivos de ciclo anual: área dedicada al cultivo de maíz, frijol, calabaza, pepino o combinaciones de éstos; en ocasiones presentan algunas especies de árboles aislados como laurel (*Cordia alliodora*), mango (*Mangifera indica*), mamey (*Pouteria sapota*) y aguacate (*Persea americana*).
- CV* Cerco vivo: árboles en línea, utilizados para delimitar predios o áreas de cultivo. Contienen diversas especies de árboles como *Platymiscium dimorphyrum*, cedro (*Cedrela odorata*), laurel (*Cordia alliodora*), naranja (*Citrus sinensis*). En ocasiones predomina *Jatropha curcas*, *Erythrina* sp., o *Stemmadenia donnell-smithii*; por lo general, los árboles son podados para evitar sombra sobre el pasto o el cultivo agrícola anual.
- Hr* Plantaciones de traspatio o huertos: terreno contiguo a las casas o ranchos. Generalmente presentan árboles frutales cítricos: limón (*Citrus × limon*), naranja (*Citrus sinensis*), y mandarina (*Citrus aurantium*); árboles maderables (*Cedrela odorata* y *Roseodendron donnell-smithii*), así como arbustos y hierbas comestibles o medicinales para el comercio local o autoabasto.
- Otros* Incluye asentamientos humanos como poblados pequeños, carreteras pavimentadas, caminos de terracería y veredas que conectan predios.
- PBS* Plantaciones bajo sombra: café (*Coffea arabica*), cacao (*Theobroma cacao*), o ambas en combinación con árboles del género *Inga*, *Lonchocarpus guatemalensis* y *Aspidosperma megalocarpon*.
- PM* Plantaciones monoespecíficas de mango (*Mangifera indica*), generalmente de hasta 20 m de altura, con abundante dosel y sin sotobosque. Algunas veces incluyen individuos de árboles nativos como el laurel (*Cordia alliodora*), roble (*Tabebuia rosae*) y aguacate (*Persea americana*); los árboles de mango son podados en una temporada determinada y son

fumigados y fertilizados anualmente.

- PMP* Plantaciones de mango (*Mangifera indica*) y potrero: generalmente son terrenos extensos dedicados principalmente a la ganadería, con árboles de mango de hasta 10 m de altura en combinación con algunos individuos de árboles nativos como *Andira inermis*, laurel (*Cordia alliodora*) y roble (*Tabebuia rosae*); los árboles de mango son podados en temporada determinada y son fumigados y fertilizados anualmente.
- Pr* Plantaciones monoespecíficas de palma africana (*Elaeis guineensis*): pequeñas extensiones, no comunes, con árboles de hasta 15 m de altura, abundante dosel y sin sotobosque.
- PTa* Potrero no arbolado: terreno extenso con predominancia de pastos, dedicados exclusivamente a la ganadería, con o sin árboles aislados (1-3/ha) de laurel (*Cordia alliodora*), roble (*Tabebuia rosae*), *Guazuma ulmifolia* y *Acacia cornigera*; todos están delimitados por cercas vivas.
- PTb* Potrero arbolado: área dedicada a la ganadería con árboles de varias especies y tamaños (>5 individuos/ha). Predominan las especies nativas de etapas intermedias o avanzadas de la sucesión, como laurel (*Cordia alliodora*), *Platymiscium dimorphyrum*, roble (*Tabebuia rosea*), *Schizolobium parahyba* y *Andira inermis*; todos presentan cercas vivas.
- Py* Plantaciones monoespecíficas de papaya (*Carica papaya*): alcanzan hasta 2 m de altura, son de pequeña extensión (<4 ha) y poco frecuentes; sin sotobosque.
- SD* Selva degradada: vegetación densamente arbolada, generalmente con especies nativas de 25-35 m de altura como: *Platymiscium dimorphyrum*, *Schizolobium parahyba*, cedro (*Cedrela odorata*), *Quararibea funebris*, *Hymenaea courbaril* y *Roseodendron donnell-smithii*. En ocasiones presentan árboles de cacao (*Theobroma cacao*) o de mango (*Mangifera indica*). El dosel es denso, el sotobosque ralo y presenta tocones de árboles nativos) en diferentes estados de descomposición como resultado de la tala selectiva efectuada hace muchos años.
- R* Vegetación riparia: adyacente a corrientes de agua perenne con árboles de vegetación primaria de hasta 30 m de altura en combinación con especies
-

introducidas y de etapas intermedias de la sucesión, algunas plantadas como *Andira inermis* e *Inga* spp. También presenta varias especies de árboles nativos de *Ficus* spp. y el sauce (*Salix humboldtiana*).

Medimos la heterogeneidad estructural del paisaje en cada sitio y parcela con los índices de heterogeneidad (H') y de uniformidad (J') de Shannon (Magurran, 1988), la forma de los tipos de las unidades ambientales con base al promedio del índice de forma (MIF), el borde total (BT), y el número de fragmentos totales de cada unidad ambiental (NP). Estas tres variables muestran consistencia y robustez con el cambio de la escala (Wu 2004)(Cuadro 2). La variación de las unidades ambientales consistió en la suma de diferentes tipos de vegetación y de uso de suelo contenidos en cada parcela (coberturas). La heterogeneidad de los tipos de vegetación no se calcularon; solamente se utilizó el concepto y se lo requirió para explicar o referirlo en función a su importancia en la diversidad de aves. Los valores de las variables de heterogeneidad del paisaje y el área de cada tipo de cobertura fueron calculados con el *software* ArcGis 9.3 (ESRI®) y su extensión Patch Analyst 5 (Rempel et al. 1999).

Cuadro 2. Variables utilizadas para evaluar la heterogeneidad de los paisajes en los sitios y parcelas en un área modificada por actividades humanas en la Planicie Costera del Pacífico de Chiapas, México.

Variables	Descripción
H'	Índice de heterogeneidad de Shannon; es una medida de la diversidad de los tipos de fragmentos de las tipos de cobertura. $H' = -\sum (p_i \cdot \ln p_i)$ donde p_i es la proporción del paisaje ocupada por cada tipo de fragmento de la clase i .
J'	Índice de uniformidad de la diversidad del paisaje o de equidad de Shannon; se basa en la homogeneidad paisajística, $J' = -\sum (p_i \cdot \ln p_i) / \ln m$, donde p_i es la proporción del paisaje ocupado por el tipo de fragmento i , y m es el número de tipos de fragmentos presentes en el paisaje, excluyendo el borde del paisaje, si se presenta.
MIF	Promedio del índice de la forma del fragmento; es el promedio de la medida estandarizada del borde total que se ajusta para el tamaño del paisaje de cada fragmento, o de todos ellos, $MIF = 0.25E^* / \sqrt{A}$, donde E^* es la longitud total (m) del límite del paisaje; incluye el límite interior de algunos o todos los segmentos del límite; A es el área total de la unidad del paisaje (m^2).
BT	Borde total; es la suma de los perímetros de todos los fragmentos de las tipos de cobertura presentes en el mosaico del sitio o plot.
NP	Número de fragmentos (NP); es la cantidad de fragmentos de las clases en el paisaje i , $NP = n_i$.

2.3. Muestreo de vegetación arbórea y de poblaciones de aves

La vegetación arbolada se muestreó dentro de las 12 parcelas y se identificaron las especies por cada una. Se utilizaron tres técnicas de acuerdo al tipo de cobertura (Figura3). La selva degradada, acahual maduro, acahual intermedio, y plantaciones bajo sombra se midieron a través de la técnica de parcelas circulares concéntricas: (1) de 1,000 m^2 (radio de 18.6 m) para individuos arbóreos de > 30 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p., aproximadamente 1.30 m de altura); (2) de 500 m^2 (radio de 12.6 m) para individuos arbóreos de 10-30 cm de d.a.p., y (3) de 100 m^2 (radio de 5.8

m) para individuos arbóreos de 5-9.9 cm de d.a.p. (Ramírez-Marcial et al., 2001; Ramírez-Marcial et al., 2010). Para las coberturas de acahual arbustivo, las plantaciones de mango (con y sin potrero), cultivos agrícolas anuales y potreros se empleo la técnica de parcelas cuadrangulares de 100 m² y de las cercas se midieron 100 m lineales por 5 m de ancho (Figura 3). Únicamente utilizamos los valores riqueza de especies para el análisis. Se recolectaron especímenes de las especies que no fue posible identificar en el terreno para su determinación botánica en el herbario con la consulta de Pennington y Sarukhán (2005) y Parker (2008). Los especímenes se depositaron en el herbario de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal.

Las aves fueron muestreadas de junio de 2012 a febrero de 2013 y realizamos cuatro visitas al área de estudio. Cada visita consistió en un periodo de 12 días de muestreo. Cada visita consistió en dos recorridos de muestreo en cada sitio, repartidos en dos días; el primer recorrido de muestreo de la parcela 1 a 6 y el segundo de la 7 a la 12. A partir de la primer recorrido se fijaron las fechas posteriores y se dejó dos aproximadamente entre cada uno. Utilizamos la técnica de muestreo por puntos de conteo en cada una de las 72 parcelas (Hutto et al. 1986; Buckland 2006). Cada recorrido de recorrido de muestreo se realizó de las 06:45 a las 12:00 h, con 15 min de observación, con binoculares, en cada punto. Para cada parcela se identificaron las especies de aves y la abundancia de individuos de cada especie. Únicamente registramos aquellas aves que utilizaron directamente la vegetación arbórea visibles desde el punto central del área de observación o que pasaron entre el dosel o ligeramente por arriba. Incluimos especies residentes y migratorias. Las aves fueron identificadas con base en las guías de campo de la National Geographic Society (1987), Peterson y Chalif (1989), Howell y Webb (1995) y Dunn y Garret (1997), así como con grabaciones de cantos (Duncan, 1993).

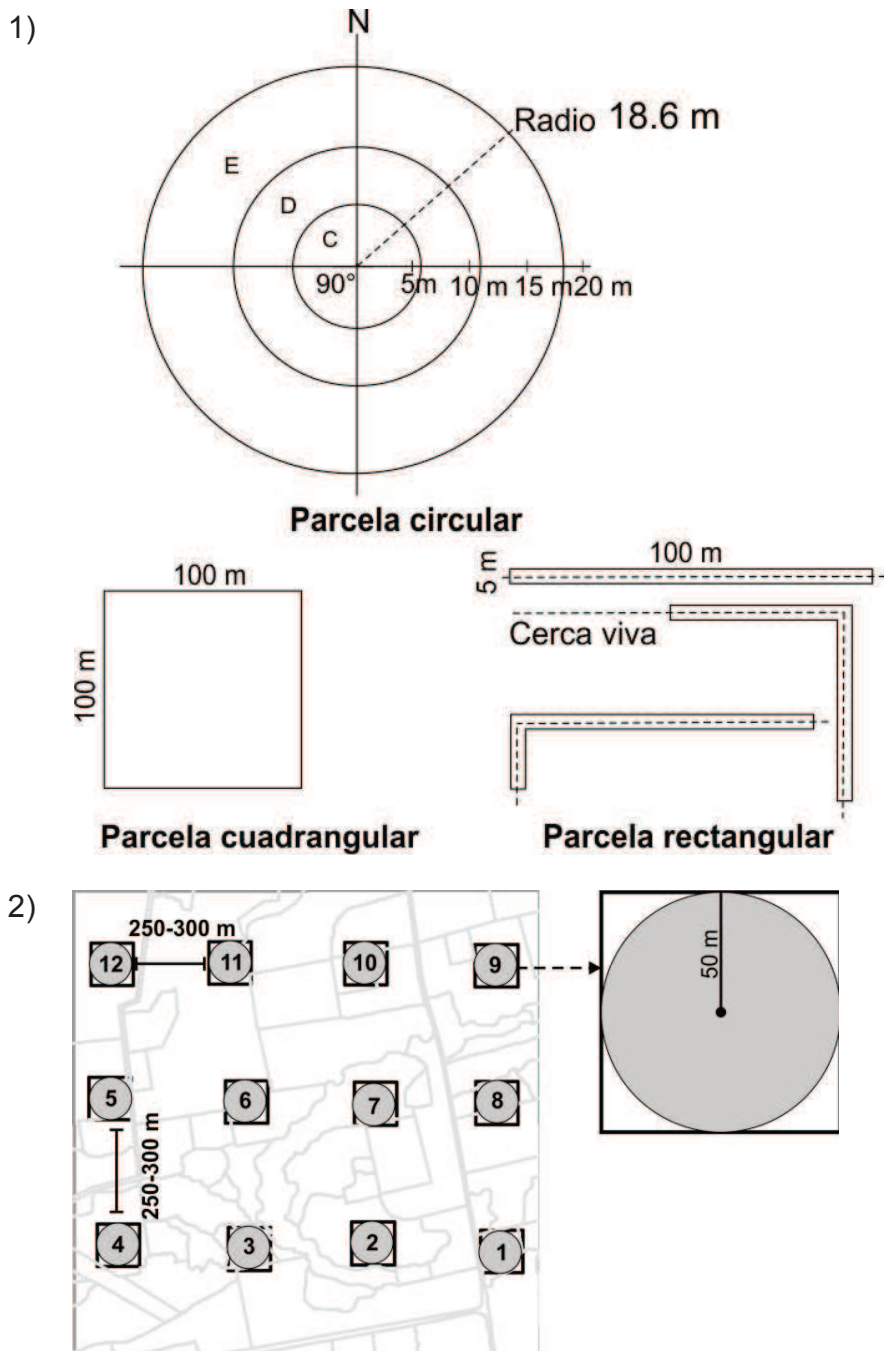


Figura 3. Métodos utilizados para el muestreo de (1) la vegetación y (2) las poblaciones de aves en los diferentes tipos de cobertura en paisajes modificados de la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas, México.

2.4. Diversidad de especies de árboles y aves

Para medir la diversidad de especies de árboles y aves utilizamos la riqueza taxonómica de especies (S), la abundancia total de individuos (N) y el recíproco del índice de dominancia de Simpson ($1/D$) (Magurran 1988; Rosenzweig 1995). Los valores del índice de diversidad de Simpson se calcularon con el *software Biodiversity Pro* ver. 2 (McAleece et al. 1997). Para los gremios tróficos de las aves exceptuamos el índice de dominancia de Simpson dado que al agrupar las especies por gremios tróficos los valores de riqueza de especies y abundancia de individuos presentaron baja equitatividad. Para indicar el taxón en las variables, utilizamos un subíndice: diversidad de árboles (t), aves (b), aves omnívoras (o), fitófagas (f) y zoófagas (z). Esta clasificación y su uso permite inferir el efecto de variables ambientales sobre la diversidad funcional de las aves. En el paisaje es permisible utilizar la clasificación en gremios tróficos para relacionar los servicios ecosistémicos que proveen la aves derivado de los tipos de ambientes que utilizan y de este modo sustentar la conservación de unidades ambientales en el área de estudio (Sekercioglu 2006; Hillebrand y Matthiessen 2009). La clasificación en gremios tróficos se basó en información bibliográfica (Stotz et al. 1996; Ornithology 2013) y de observaciones en campo.

2.5. Análisis estadístico

La descripción de los sitios se realizó con base a área de las unidades ambientales ocupadas en cada sitio S de 1.2 km^2 ($n = 6$). Posteriormente, se realizó un análisis de similitud a partir del análisis de la formación de grupos (*cluster analysis*) (Jongman et al. 1995) de las unidades ambientales. Los valores utilizados para la formación de grupos fue la proporción de área de cada unidad ambiental. A partir de esto, se generó un dendrograma de dos criterios de agrupamiento jerárquico basado en la media y datos estandarizados. La interpretación de los dendrogramas se basó en el valor del indicador y del valor subordinado que se derivaron de la distancia euclidiana que separa los sitios. Los análisis se realizaron con *software* JMP v. 11. Para cada sitio se realizó la descripción de la riqueza de especies de árboles, aves, así como sus gremios tróficos.

Los valores de las variables utilizados para la descripción fueron: los valores máximos, el promedio (± 1 error estándar de la media, EE), el coeficiente de variación (CV) y el rango o amplitud de los valores (R). En el caso de los gremios trófico, únicamente se describió la riqueza de especies y la abundancia total de individuos.

El análisis de las relaciones entre las variables de heterogeneidad estructural del paisaje y de diversidad de especies se realizó con correlación bivariada no paramétrica de Spearman (ρ) con base a las 72 parcelas. Debido al alto número de pruebas individuales de correlación (136), aplicamos una corrección del nivel de significancia con un criterio de Bonferroni (*experiment-wise error rate*) y fijamos una probabilidad de $P \leq 0.0004$ como el nivel de significancia estadística para la correlación (Sokal y Rohlf 1995).

Para detectar la respuesta de los patrones de la diversidad de especies de aves y gremios tróficos a los tipos de cobertura a nivel de parcelas P ($n=72$). Las variables explicativas fueron (1) heterogeneidad del paisaje (H' , J' , MIF , BT y NP) y (2) diversidad de especies de árboles (S_t , N_t y $1/D_t$), y las variables de respuesta fueron las diversidad de especies de aves (S_b , N_b y $1/D_b$) y de gremios tróficos (S_o , N_o , S_f , N_f , S_z , N_z), y tipos de cobertura: área arbolada (AA), área no arbolada (AnA), vegetación secundaria (VS), y plantaciones (PL). Utilizamos un modelo de regresión múltiple no particionado de entrada ($Y = \mu + H' + J' + BT + MIF + NP + S_t + N_t + 1/D_t + AA + AnA + VS + PL + \varepsilon$). Los valores se ajustaron a un modelo lineal generalizado (GLM). Para la selección del modelo de salida se utilizó el criterio de información de Akaike corregido (AICc), con la mayor probabilidad (WAICc) de ser el mejor modelo de la serie (Aho y Peterson 2014). Las variables con valores continuos fueron transformadas a su logaritmo natural y los valores de proporciones a su raíz cuadrada (Sokal y Rohlf, 1995), por lo tanto, se asume que la distribución de los datos es de tipo gaussiana.

3. Resultados

3.1. Riqueza de árboles y aves en el área de estudio

En el paisaje registramos 101 especies de árboles (4,854 individuos) (Anexo I). y 120 especies de aves (4,910 individuos). La mayoría de las especies de aves (Anexo II) están representadas por el gremio zoófagas con 58 especies (48 %) y 1,261 individuos (26 %), una proporción menor por el gremio omnívoras con 43 especies (36 %) y 1,936 individuos (39 %), y en menor medida el gremio fitófagas con 19 especies (16 %) y 1,713 individuos (35 %).

3.2. Tipos de cobertura y unidades ambientales dentro de los sitios

Con base al a medición de superficie de los tipos de cobertura en los sitios, detectamos que la cobertura arbolada (AA) fue mayor (>67 %) con predominio de plantaciones (PL) (> 28 %), principalmente de mango con potrero (PMP) (>6 %) y menos de 21 % del área fue vegetación secundaria (VS), principalmente selva degradada (SD) en todos los sitios (promedio de 9.2 %). Con relación a las coberturas no arboladas (Ana) estas presentaron una proporción elevada que se remarcó en los sitios S3 (55 %) y S5 (56 %). De este tipo de cobertura el potrero no arbolado (PTa) ocupó una mayor extensión (> 37 %) y abarcó proporciones extensas en cuatro de los sitios S3, S5, y S6 (Cuadro 2). Esto se corrobora con el análisis de formación de grupos donde el PTa fue diferente de los otros tipos de coberturas, principalmente con la cerca viva (CV) (Figura 4). El cobertura de selva degradada (SD) ocupó proporciones de 2.5-19.4 %, pero su presencia fue notoria en los seis sitios del mismo modo que las la CV que ocuparon áreas de pequeña extensión (<4 %) (Cuadros 2 y 3, Figuras 4 y 5, Anexo III, Anexo IV).

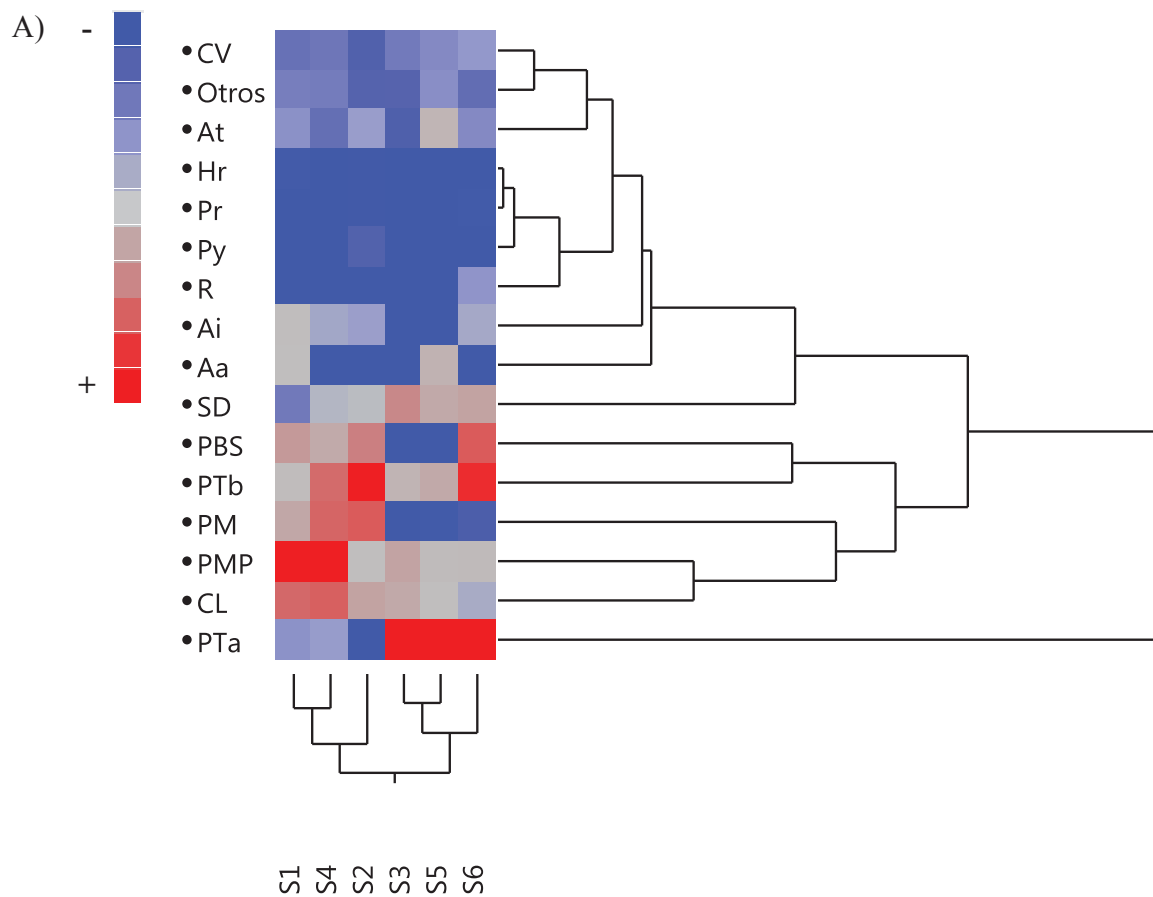


Figura 4. Agrupamiento de las de unidades ambientales en el paisajes modificados de la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas, México. La degradación de color rojo (mayor) a azul (menor) indica la reducción en superficie de los tipos de coberturas. Los sitios S3, S5 y S6 presentaron mayor superficie de potreros abiertos (PTa) y las cercas vivas (CV) mantuvieron superficies mínimas, pero estuvieron presentes en todos los sitios.

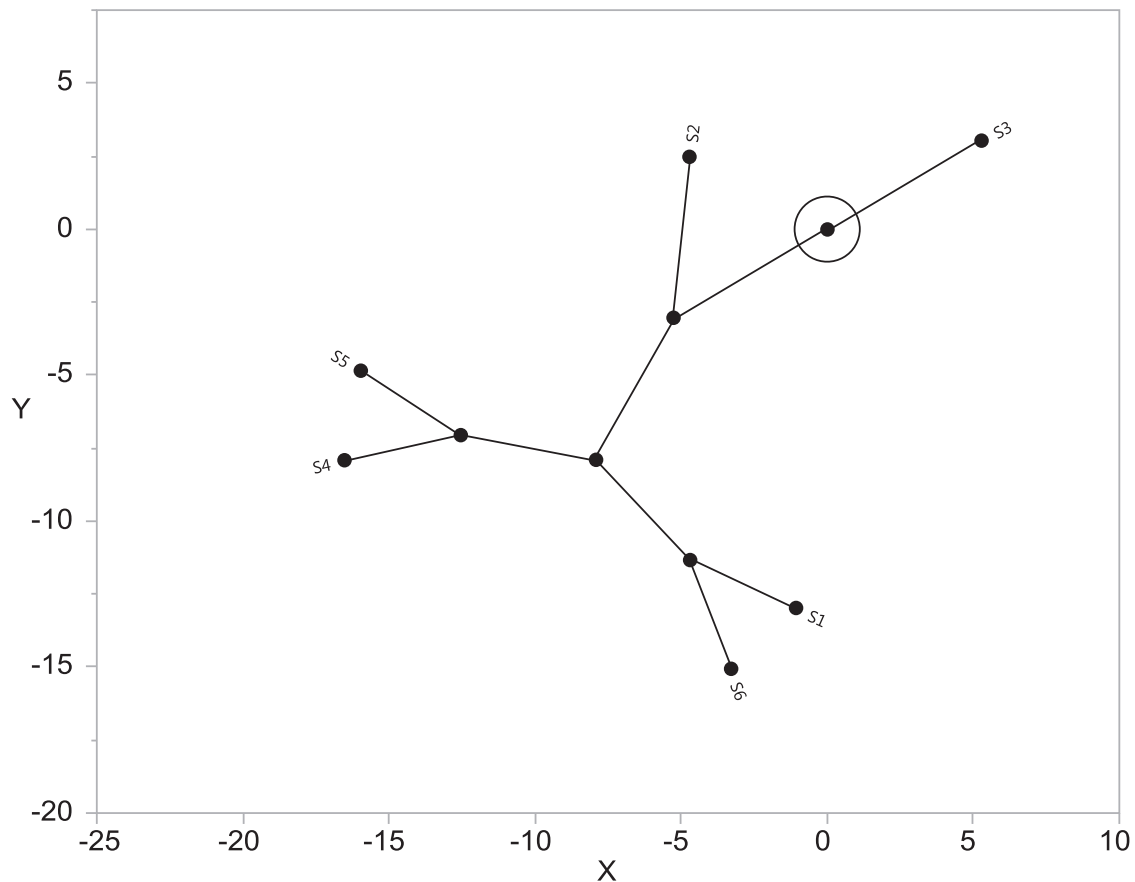


Figura 5. La distribución espacial de los sitios muestreados (S1-S6) mostró que el sitio S3 mantuvo diferencias en cuanto su heterogeneidad estructural. Esta diferencia se debió valor en el índice de forma (MIF) el cual mostró tres formas irregulares de gran extensión en el sitio.

3.3. Heterogeneidad estructural del paisaje en los sitios y riqueza de especies de árboles y aves

Aunque a nivel de sitios no se detectó una relación directa de la heterogeneidad estructural del paisaje con los patrones de diversidad de árboles y aves. Sin embargo, se denota cierta dirección en el incremento de la diversidad de especies respecto a la heterogeneidad estructural, pero con variaciones en algunas variables. En los sitios que poseen mayor heterogeneidad estructural los patrones de diversidad de especies de aves y árboles suelen ser mayor, con excepción de algunas variables. En general, los valores altos de heterogeneidad estuvieron en los sitios S1, S2, S4 y S6, del mismo

modo, sus valores de diversidad de especies de árboles y aves fueron relativamente superiores al promedio, pero con ligeros cambios en los valores de variables particulares. La mayor heterogeneidad del paisaje se encontró en el sitio S1, que tuvo valores altos del índice de heterogeneidad ($H' = 2.2$) y uniformidad ($J' = 0.8$) y una ligera tendencia hacia formas irregulares ($MIF = 2.2$), una proporción elevada de borde total, y el mayor número de fragmentos ($BT = 6169.19$; $NP = 97$). Sin embargo, mantuvo una riqueza de especies de árboles ($S_t = 53$ especies) y aves ($S_b = 68$ especies) relativamente baja. Únicamente el índice de diversidad de especies de aves ($1/D_b = 27.6$) fue ligeramente superior al promedio. De modo contrario el sitio S3 fue el de menor heterogeneidad ($H' = 1.6$; $J' = 0.7$) y presentó una alta tendencia a formas irregulares ($MIF = 2.6$), borde total con valores intermedios ($BT = 56578.0$), así como la menor cantidad de parches ($NP = 61$) (Cuadro 4); la riqueza de especies de árboles ($S_t = 51$ especies) en este sitio fue relativamente baja, del mismo modo que su riqueza de especies de aves ($S_b = 68$ especies).

Cuadro 4. Promedio (\pm EE), coeficiente de variación (CV) y rango (R) de las variables (Var) asociadas a la riqueza de árboles, aves y gremios tróficos y a la heterogeneidad del paisaje en los sitios (S). Riqueza taxonómica = S, abundancia total = N y diversidad = $1/D$ de árboles. Los subíndices en cada variable indican lo siguiente: t = árboles, b = aves, o = aves omnívoras, f = aves fitófagas, z = aves zoófagas. Índice de heterogeneidad = H' , índice de uniformidad = J' , media del índice de forma = MIF , borde total = BT , y número de parches = NP .

Var	S1	S2	S3	S4	S5	S6	Promedio EE	\pm	CV	R
S_t	53	48	51	63	48	57	53.3	± 0.9	10.9	15
N_t	906	560	921	692	807	823	784.8	± 22.8	17.5	361
$1/D_t$	6.5	12.7	3.1	17.5	6.7	7.5	9.0	± 0.8	57.2	14.36
S_b	68	71	68	69	77	82	72.5	± 0.9	7.9	14
N_b	660	788	983	820	838	821	818.3	± 17.2	12.6	323
$1/D_b$	27.6	19.1	25.4	14.5	32.4	32.6	25.3	± 1.2	28.6	6
S_o	23	23	26	26	25	29	25.3	± 0.3	8.8	6
N_o	147	157	236	179	215	206	190	± 5.8	18.3	89

S_f	15	14	12	14	15	18	14.6 ± 0.3	13.4	6
N_f	111	116	102	124	126	88	111.1 ± 2.3	12.9	38
S_z	30	34	30	29	37	35	32.5 ± 0.5	10.0	8
N_z	115	128	139	112	125	145	127.3 ± 2.1	10.1	33
H'	2.2	2.0	1.6	2.1	1.9	2.1	2.0 ± 0.0	10.5	0.6
J'	0.8	0.7	0.7	0.8	0.7	0.8	0.7 ± 0.0	7.4	0.1
MIF	2.2	2.0	2.6	2.3	2.4	2.1	2.2 ± 0.0	8.8	0.6
BT	61693	44722	56318	54370	56606	65756	56578.0 ± 1192.3	12.6	21035
NP	97	66	61	71	63	76	72.3 ± 2.2	18.3	36

El espaciamiento entre los sitios con base en la distancia euclidiana muestra que el sitio S3 se separó de los cinco restantes (Figura 5). En este sitio se pudieron observar tres fragmentos de selva degradada de forma irregular ($MIF = 2.60$) que ocuparon 19.48 % del área total; en contraste, dentro del mismo sitio se encontró un mayor proporción de potrero abierto que en los demás sitios (Cuadro 2, Figura 4).

3.4. Variación de unidades ambientales en parcelas y riqueza de especies de árboles y aves

La riqueza de especies de árboles en las 72 parcelas fue muy variable (1-29 especies), al igual que la riqueza de especies de aves (9-32 especies) y el número de unidades ambientales (1-5) (Figura 6). Fue notorio que algunas parcelas fueron homogéneas, lo cual no fue visible a nivel de sitios, aunque se mantuvieron algunas parcelas heterogéneas. Los altos valores de riqueza de especies de árboles, por lo general coincidieron con los valores altos de riqueza de especies de aves, pero esto no ocurrió respecto al número de unidades ambientales. Fue notorio que en todas las parcelas mantuvieron al menos una especie de árbol con varias especies de aves, sin considerar el tipo de unidad ambiental. Sin embargo, sobresalieron las parcelas con cercas vivas por proporcionar diversas especies de árboles al paisaje.

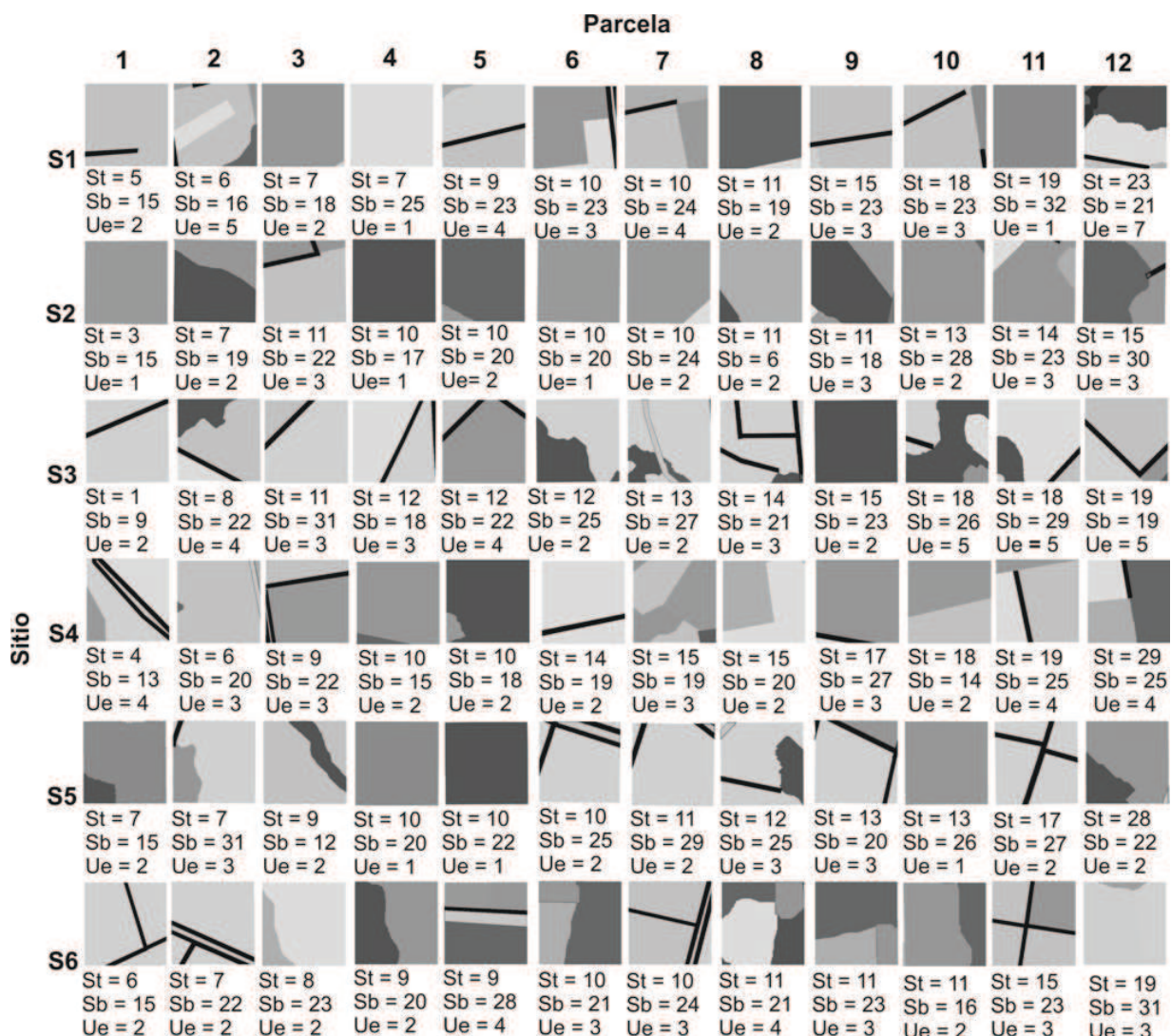


Figura 6. Riqueza de especies de árboles (S_t) y aves (S_b) y unidades ambientales (Ue) en cada una de las 12 parcelas de cada uno de los seis sitios (S1-S6) ubicados en la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas, México. Las parcelas se presentan en orden creciente de riqueza de especies de árboles. Los diferentes tonos de color gris indican en colores claros coberturas no arboladas y tonos más oscuros, coberturas arboladas. Líneas negras representan cercos vivos.

3.5. Heterogeneidad estructural del paisaje y diversidad de árboles y aves

La abundancia total de individuos de especies de árboles (N_t) solamente se correlacionó con el borde total de las unidades ambientales contenidos en las parcelas de todos los sitios (BT ; $\rho = 0.4260$, $P = 0.0002$, g.l. = 71) (Cuadro 5). Las demás variables relacionadas con las especies de árboles no fueron significativas ($P > 0.0004$). Por su parte, la riqueza de especies de aves (S_b ; $\rho = 0.4242$, $P = 0.0002$, g.l. = 71) y la abundancia total de individuos observados ($\rho = 0.4378$, $P = 0.0001$, g.l. = 71) tendieron a ser mayores en las parcelas con unidades ambientales en los que se registraron los mayores valores de riqueza de árboles (Cuadro 5). En cuanto a los gremios tróficos de las aves, la riqueza de especies omnívoras se correlacionó de manera positiva con la riqueza de árboles ($\rho = 0.4380$, $P = 0.0001$, g.l. = 71).

Cuadro 5. Resumen de correlaciones parciales ($P \leq 0.1$) entre variables del paisaje (H' , J' , MIF , BT , NP), variables de diversidad de: árboles (S_t , N_t , $1/D_t$), aves (S_b , N_b , $1/D_b$), y sus gremios tróficos (S_o , N_o , S_f , N_f , S_z , N_z). H' = índice de heterogeneidad de Shannon, J' = índice de uniformidad de Shannon, MIF = promedio del índice de forma, BT = borde total, NP = número de parches, S = riqueza taxonómica, N = abundancia total, $1/D$ = índice inverso de diversidad de Simpson. Árboles (t), aves (b), aves omnívoras (o), aves zoófagas (z), aves fitófagas (f). * Los valores con una $P \leq 0.0004$ son significativos de acuerdo al criterio de Bonferroni.

	Variable		ρ de Spearman	P
Árboles	S_t	H'	0.2263	0.0559
	N_t	BT	0.4260	0.0002*
	N_t	NP	0.3887	0.0007
	N_t	MIF	0.3448	0.0030
	$1/D_t$	MIF	-0.3854	0.0008
Aves	S_b	S_t	0.4242	0.0002*
	N_b	S_t	0.4378	0.0001*
	N_b	$1/D_t$	0.2386	0.0435
	N_b	BT	0.2231	0.0596

	$1/D_b$	MIF	-0.2310	0.0509
Aves omnívoras	S_o	S_t	0.4380	0.0001*
	S_o	$1/D_b$	0.3202	0.0061
	S_o	N_t	0.2527	0.0322
	N_o	S_t	0.3785	0.0010
	N_o	N_t	0.3367	0.0038
	N_o	NP	0.2396	0.0426
	N_o	BT	0.2483	0.0355
Aves fitófagas	S_f	N_b	0.4181	0.0003*
	S_f	$1/D_t$	0.2655	0.0242
	S_f	N_o	0.2481	0.0356
	S_f	S_t	0.2229	0.0599
	N_f	S_b	0.2784	0.0179
	N_f	$1/D_t$	0.2714	0.0211
	N_f	S_t	0.2322	0.0497
	N_f	$1/D_b$	-0.3104	0.0080
Aves zoófagas	S_z	N_b	0.4176	0.0003*
	S_z	$1/D_b$	0.3423	0.0032
	S_z	S_o	0.2495	0.0346
	S_z	J'	0.2455	0.0376
	N_z	S_o	0.3672	0.0015
	N_z	$1/D_b$	0.2842	0.0155
	N_z	$1/D_t$	0.2404	0.0419

3.6. Diversidad de aves, heterogeneidad estructural del paisaje y la estructura arbórea

Se detectó que la riqueza de especies de aves respondió de manera acentuada a la riqueza de especies de árboles (WAICc = 0.96; modelo 1)(Anexo V). Sin embargo, la abundancia de aves respondió a 12 variables (WAICc = 0.60; modelo 2), de las cuales solamente tres tuvieron un efecto significativo: el número de fragmentos (*NP*), la diversidad de árboles (*1/D_t*) y el área arbolada (*AA*). El índice de diversidad únicamente respondió a la medida del borde total (WAICc = 0.46; modelo 3) (Cuadro 6).

Cuadro 6. Modelos con mejor ajuste y menor AICc que explican la riqueza taxonómica (*S_b*), abundancia total (*N_b*), y diversidad de especies (*1/D_b*) de aves a nivel de las parcelas. Variables predictivas como en Cuadro 1. K = número de parámetros, AICc = Criterio de información de Akaike corregido, Δ AICc = diferencia entre el AICc del modelo i y el modelo AICc más bajo, WAICc = probabilidad de que el modelo es el mejor de los modelos de la serie. O-O = ordenada al origen.

	Modelo	K	AICc	Δ AICc	WAICc		<i>t</i>
1	<i>S_b ~ S_t</i>	3	-10.79	0	0.96	O-O	42.852***
						<i>S_t</i>	4.192***
2	<i>N_b ~ H' + J' + MIF + B T + NP + S_t + N_t + 1/D_t + AA + AnA + VS + PL</i>	14	9.60	0	0.60	O-O	13.730***
						<i>H'</i>	1.286
						<i>J'</i>	-1.470
						<i>MIF</i>	-0.839
						<i>BT</i>	0.187
						<i>NP</i>	-0.659**
						<i>S_t</i>	2.76
						<i>N_t</i>	0.044
						<i>1/D_t</i>	-0.091*
						<i>AA</i>	1.249***

						<i>AnA</i>	1.916
						<i>VS</i>	-2.276
						<i>PL</i>	-3.894
3	$1/D_b \sim BT$	3	561.66	0	0.46	O-O	10.590***
						<i>BT</i>	-2.93**

Se encontró que la mayoría de las variables para riqueza de especies y abundancia total de los gremios tróficos dependieron de las variables de diversidad de árboles (Cuadro 6)(Anexo VI). Solamente la riqueza de especies de aves omnívoras respondió a la riqueza de especies de árboles (WAICc = 0.94; modelo 3; Cuadro 7). La abundancia total de aves omnívoras respondió a 12 variables, con una probabilidad marginal (WAICc = 0.50; modelo 4); de este modelo sólo tres variables tuvieron valores significativos (S_t , *VS*, *PL*). La abundancia total de aves fitófagas respondió a la diversidad de aves, con una probabilidad marginal (WAICc = 0.98; modelo 6). (Cuadro 7).

Cuadro 7. Modelos con mejor ajuste y menor AICc que explican la riqueza taxonómica (*S*) y abundancia total (*N*) de gremios tróficos de aves a nivel de parcela. *H'* = heterogeneidad, *J'* = uniformidad, *MIF* = promedio del índice de forma, *NP* = número de parches, S_t = riqueza de árboles, N_t = abundancia total de árboles, $1/D_t$ = diversidad de especies de árboles, *AA* = área arbolada, *AnA* = área no arbolada, *VS* = vegetación secundaria, *PL* = plantaciones. *K* = número de parámetros, AICc = Criterio de información de Akaike corregido; Δ AICc = diferencia entre el AICc del modelo *i* y el modelo AICc más bajo; WAICc = Probabilidad de que el modelo es el mejor de los modelos de la serie; O-O = ordenada al origen. Aves omnívoras (*o*), aves zoófagas (*z*), aves fitófagas (*f*).

	Modelo	<i>K</i>	AICc	Δ AICc	WAICc		<i>t</i>
1	$S_z \sim VS$	3	42.08	0	0.20	O-O	43.32***

						<i>Vs</i>	1.93 ^{0.05}
2	$N_z \sim S_t$	3	60.98	0	0.28	O-O	19.377***
						S_t	2.173*
3	$S_o \sim S_t$	3	67.21	0	0.94	O-O	14.96***
						S_t	4.13***
4	$N_o \sim H' + J' + MIF +$ $BT + NP + S_t + N_t +$ $1/D_t + AA + AnA + VS$ $+ PL$	14	86.26	0	0.50	O-O	5.467***
						H'	0.284
						J'	-1.274
						MIF	-1.168
						BT	0.811
						NP	-0.502
						S_t	2.701**
						N_t	0.687
						$1/D_t$	-1.086
						AA	1.345
						AnA	1.958
						VS	-2.11*
						PI	-3.403**
5	$S_f \sim 1/D_t$	3	39.64	0	0.45	O-O	2537***
						$1/D_t$	2.52*
6	$N_f \sim 1/D_t$	3	67.09	0	0.50	O-O	27.37***
						$1/D_t$	3.333**

4. Discusión

La heterogeneidad ambiental es considerada como un factor hipotéticamente determinante de la diversidad regional de especies (Currie, 1991). En esta heterogeneidad ambiental se integran algunos factores regionales y locales que inciden sobre la diversidad de especies (Willis y Whittaker 2002). Dos factores interdependientes que modelan la diversidad son la altitud y el clima (Nogués-Bravo et al. 2008). Aunque en este estudio no se investiga la relación de estos dos factores sobre la diversidad de especies, hacemos mención de la importancia que tienen para el área de estudio y su diversidad de especies de árboles y aves. Sin embargo, en el área estudiada su heterogeneidad paisajística compuesta por su estructura, por la variedad de unidades ambientales (todos derivados de las actividades humanas), heterogeneidad de algunos tipos de vegetación y superficie en la extensión de tipos de cobertura tienen incidencia en el mantenimiento de su propia diversidad de especies. No obstante, algunos factores intrínsecos a la heterogeneidad del paisaje pueden tener mayor relevancia en cuanto a mantener la riqueza y abundancia de especies de aves y sus gremios tróficos como la riqueza de especies de árboles en diferentes tipos de agregaciones, formaciones, coberturas e incluso aislados y dispersos en el paisaje.

Contextualizar el paisaje estudiado ofrece un entendimiento general de las circunstancias ambientales por las cuales un paisaje se define. En este sentido, la ubicación geográfica le confiere al área de estudio atributos favorecen la su diversidad de especies de árboles y aves, y se relacionan a la altitud y clima. Es ampliamente conocido y argumentado que conforme la altitud incrementa la riqueza de especies disminuye, es decir, a bajas altitudes la diversidad de especies es mayor (Nogués-Bravo et al., 2008; McCain y Grytnes, 2010). Sin embargo, esta diversidad de especies está impactada y modificada por las actividades humanas desarrolladas en mayor medida en las partes bajas (<300 m de altitud) (Nogués-Bravo et al. 2008). En efecto, el área que estudiamos posee una altura de 90 msnm, con lomeríos que no rebasan los 300 msnm. En ella las actividades humanas actuales son intensas y vienen dadas desde tiempos ancestrales (Blake et al. 1992; Steadman et al. 2003; Hanemann et al.

2008; Santa Cruz de León y Pérez Villalba 2009), con cambios que sugieren alteraciones en patrones de diversidad de las especies de árboles y aves.

En la Planicie Costera del Pacífico las plantaciones monoespecíficas de mango, la ganadería extensiva, son las principales actividades económicas de la región (Hanemann et al. 2008; Santa Cruz de León y Pérez Villalba 2009). En el área de estudio, estas actividades mantienen un proceso de homogenización que se visualiza por la predominancia de coberturas plantaciones de mango, algunas mezclados con potreros (Otero-Arnaiz et al. 1999; Hanemann et al. 2008; Santa Cruz de León y Pérez Villalba 2009). Esta homogeneización es evidencia de un proceso de deforestación del sitio, que, de continuar acentuará la reducción de la heterogeneidad del paisaje con efectos negativos sobre la diversidad de especies de árboles y aves, así como ha ocurrido en otras regiones del mundo (Benton et al., 2003; Fahrig, 2003; Tschardt et al., 2005; Laurance et al., 2013).

El área de estudio ha tenido un proceso de modificación desde tiempos prehistóricos (Blake et al. 1992; Steadman et al. 2003; Declerck et al. 2010). Estos cambios y modificaciones han incidido la diversidad florística y faunística. Esto se comprueba porque en la región estudiada los paisajes con vegetación original, que correspondieron a bosque tropical lluvioso y bosque lluvioso de montaña baja (Miranda, 1952; Pennigton y Sarukhán, 2005; González-Espinosa y Ramírez-Marcial, 2013) prácticamente no existen; solo hay fragmentos de vegetación secundaria (López-Cruz et al., 2010). Estos cambios podrían explicar la ausencia de algunas especies de aves que habitaron en la región mencionados por pobladores locales. Steadman et al., (2003), identificaron a partir de restos óseos en un sitio arqueológico diversas especies de aves y sus resultados evidencian la modificación del hábitat ocurrida desde antaño en la región Planicie Costera del pacífico. Sin embargo, por la escala temporal no podemos aducir que actualmente, las especies se hayan extinto por la fragmentación de la vegetación original. En su momento, es posible que esas modificaciones hayan iniciado el proceso de deforestación, que aunada a la introducción de las plantaciones mono específicas y

la ganadería extensiva, hayan acentuado la homogeneización del paisaje en estos últimos 70 años. Sin embargo, si tomamos en cuenta el efecto de la deforestación sobre la diversidad de aves en otras regiones tropicales (Sodhi et al., 2004; Jetz et al., 2007; Sekercioglu et al., 2012), la pérdida de diversidad de este grupo en la Planicie Costera de Chiapas está efectiva.

Aunque la homogeneización del paisaje en la región es un hecho, es necesario reducir su expansión incentivando la heterogeneidad del paisaje. Encontramos que en el área de estudio aún persiste un mosaico con diversas unidades ambientales como se ha encontrado en otras regiones y que funcionan como sitios favorables para diversas especies y grupos de aves (Haslem y Bennett, 2008). Por ejemplo, los remanentes de vegetación y potreros arbolados (Saab y Petit, 1992; Cunningham et al., 2008) que favorecen la presencia de aves zoófagas (rapaces e insectívoras) y de aves omnívoras. Las plantaciones de cacao y café que favorecen a las aves fitófagas (frugívoras y nectarívoras) y los remanentes de bosque tropical, plantaciones de café y cacao que favorecen la presencia de aves migratorias que lo utilizan como sitios de refugio y alimentación (Petit et al., 1999; Bhagwat et al., 2008; Clough et al., 2009).

Lo anterior recalca la importancia del contexto del paisaje como factor que estimula la diversidad de especies (Franklin y Lindenmayer, 2009; Haines-Young, 2009). En este sentido, podemos inferir que la heterogeneidad del paisaje dada por la variedad de tipos de vegetación y de uso del suelo, además algunos elementos lineales pueden brindar funcionalidad y dinámica a los paisajes (Forman y Godron, 1981; Law y Dickman, 1998; Fahrig et al., 2010). Por ejemplo, las cercas vivas con variedad de especies de árboles (especies nativas de ser posible) manejado puede permitir la interacción de la fauna, en nuestro caso de las aves (Harvey et al., 2005; Pulido-Santacruz y Renjifo, 2010). También, los fragmentos de selva degradada, la mayoría de forma irregular, como se muestra en el sitio S3 (Figura 6), representan fragmentos discretos de composición particular que favorecen la riqueza de especies de algunos grupos de especies (Pickett y Rogers, 1997; Haines-Young, 2009). Estos fragmentos si

contuvieran diversas especies nativas de árboles, como se ha encontrado en otros estudios (Cueto y de Casenave, 1999; Tews et al., 2004; Cunningham et al., 2008), favorecerían de la misma manera en el área de estudio. Aunque la forma irregular de los fragmentos (selva degradada; Figura 6) no explica la alta diversidad de aves en el paisaje, si se relaciona con la extensión y cantidad del borde; la extensión del fragmento influye sobre aves de su interior y especies generalistas, por su parte la cantidad de borde favorece las especies que utilizan el borde (efecto de borde) (Martínez-Morales, 2005; Bennett et al., 2006). En términos generales, podemos aducir que el efecto predominante de la homogeneización sobre la diversidad de aves, ha sido atenuado por su heterogeneidad estructural (con baja variación CV = 10.9) detectada en los sitios, más el arreglo y la composición de las unidades ambientales, aunado a un alto el número de especies de árboles utilizadas por los pobladores.

Con el cambio de escala al tamaño de las parcelas dentro de los sitios, la variación de unidades ambientales se reduce hasta expresarse en parcelas con una sola unidad ambiental (homogéneas), pero se mantienen algunas parcelas heterogéneas (por ejemplo en el sitio S3, Figura 2). Sin embargo, la riqueza de especies de árboles y aves en las parcelas permanece muy variable (S3 en la Figura 6). Esta variación en las unidades ambientales se deriva de los regímenes de manejo, al igual que la variación de la riqueza de especies de árboles (Perfecto y Vandermeer, 2008), aunque es posible que alguna especie exógena llegue a establecerse por el "efecto vecino" (Dunning et al., 1992) de un fragmento de vegetación original que favorezca la zoocoria por aves (Luck y Daily 2003). La condición relativamente homogénea de una parcela puede favorecer la riqueza y abundancia de especies de aves de algún taxón o gremio trófico (Dunning et al. 1992; Bennett et al. 2006), aunque sus abundancias pueden variar de manera específica por el área o extensión de tipos de vegetación o de uso del suelo (Dunning et al. 1992; Martínez-Morales 2005; Tschardtke et al. 2012). Algunas parcelas homogéneas con potrero abierto y plantación de mango pueden tener valores altos de riqueza de especies aves.

Si se considera el contexto del paisaje por cada sitio muestreado y se compara con sus respectivas parcelas; las parcelas homogéneas tenderán a tener valores mínimos posiblemente a la escasa heterogeneidad estructural del paisaje o complejidad de la unidad ambiental. Mencionamos dos casos particulares; 1) en caso de que la unidad ambiental sea plantaciones con una sola especie de árbol, no favorecerá la riqueza de especies de aves (Perfecto y Vandermeer, 2008; Tschardt et al., 2012) y, 2) si las parcelas contienen potrero abierto más cercas vivas pueden promover la conectividad estructural y favorecer la riqueza de especies de aves (Harvey et al., 2005), lo cual se traduce como un mejoramiento en la conectividad funcional en el paisaje. Es importante tomar en cuenta que, aunque la variedad de unidades ambientales favorezca la riqueza de especies, si esta variedad de elementos del paisaje se incrementa, el área efectiva disponible para cada especie se puede reducir (Bennett et al., 2006; Allouche et al., 2012), lo que da pauta a considerar un número adecuado de unidades ambientales en los esquemas de manejo, así como la presencia de al menos una especie de árbol, con algunos individuos en las parcelas homogéneas.

Las diversas relaciones de la heterogeneidad del paisaje con la diversidad de especies de árboles y de aves es el resultado de la dinámica de las unidades ambientales e interacción de los organismos en el paisajes de una región dada, así como de la intervención de procesos sociales, económicos y físicos (Bennett et al., 2006; Cadenasso et al., 2006; Gardner et al., 2009). Sin embargo, algunas relaciones son más fuertes debido a que subyace un elemento causal en los patrones de respuesta. Detectamos que la relación de la abundancia de especies de árboles con la cantidad de borde total que se encontró en este estudio ($\rho = 0.4260$, $P = 0.0002$, g.l. = 71) se debe, en parte, a la cantidad y mezcla de unidades ambientales dentro de las parcelas, sobre todo por aquellas que poseen formas irregulares que suelen tener borde más extendido. Este borde, a nivel de sitios según el modelo 3 (Cuadro 6) está relacionado a la forma y extensión de los fragmentos, como una cualidad de la heterogeneidad estructural del paisaje explica, en parte, la diversidad de especies de aves generalistas (Martínez-Morales 2005). Desde otra perspectiva, la relación de la abundancia de árboles con el borde total se explica por la adición de unidades ambientales arboladas como las

plantaciones de mango (que aportan hasta 25 árboles por hectárea) y las cercas vivas (presentes en 39 de las 72 parcelas y que aportan hasta 186 individuos) (Figura 6). Algunos estudios reportan que las cercas vivas pueden proveer una densidad de hasta 323 árboles por km^2 en el paisaje, aunque la riqueza es comúnmente baja (sólo de 1.4-7.5 especies de árboles por cada 100 metros lineales de cerca viva)(Harvey et al., 2005; Pulido-Santacruz y Renjifo, 2010).

Sin embargo, nuestros resultados indican que a escala de parcelas, en un paisaje la riqueza de especies y la abundancia total de aves se relacionan en mayor medida con la riqueza de especies de árboles ($S_b - S_t = 0.4242$; Cuadro 5) y no con las métricas de heterogeneidad estructural del paisaje. En este sentido, la métrica de la heterogeneidad estructural es un aspecto superficial en el paisaje que no explica la relación directa y funcional y las interacciones ecológicas de las comunidades (planta-animal). Sin embargo, la heterogeneidad estructural del paisaje resulta relevante para el manejo del paisaje a partir de la interpretación de la composición y configuración de las partes que los constituyen. Desde otra perspectiva, la relación de la riqueza de especies de árboles con la riqueza y abundancia de especies de aves en el paisaje, puede entenderse desde un contexto escalar, desde sitios hasta parcelas, por la presencia de la vegetación arbolada que favorece la riqueza de especies. En el área de estudio existe una cobertura arbolada muy extensa y algunas de ellas poseen una alta riqueza de especies, por ejemplo, fragmentos de vegetación secundaria (Cunningham et al. 2008; López-Cruz et al. 2010), cercas vivas (Cueto and de Casenave 1999; Harvey et al. 2005), árboles dispersos (Otero-Arnaiz et al. 1999; Cunningham et al. 2008) (ver cuadro 2). Esta relación se refuerza en nuestros resultados con el modelo 1 (Cuadro 6), en el cual la riqueza de especies de aves responde en mayor medida a la riqueza de árboles y no al área de la cobertura arbolada.

En el paisaje la abundancia de aves también se relaciona con la riqueza de especies de árboles ($N_b - S_t = 0.4378$). Sin embargo, a nivel local, es decir al agrupamiento por tipos de cobertura una respuesta más compleja (en el modelo 2; Cuadro 6), pero de este modelo sólo tres variables inciden de modo significativo: (1) el número de fragmentos

en el paisaje, el cual afecta de modo negativo, (2) el índice de diversidad árboles, que incide de modo negativo y (3) el área o superficie de la cobertura arbolada, la cual incide de modo positivo sobre la abundancia de aves al nivel local de fragmentos. En el primer caso el resultado posiblemente se deba por mayor cantidad de fragmentos que reducen el área de cada unidad ambiental por la relación área/heterogeneidad (Kadmon y Allouche, 2007; Allouche, et al., 2012). En el segundo caso, posiblemente el resultado se debe que mayor diversidad de árboles, las especies de aves se reparten más holgada en paisaje, es decir, existe una alta disponibilidad y cantidad de recurso (refugio, alimento) para las aves, las cuales varían en abundancia. En el caso 3, el resultado es posiblemente al afecto del área o superficie del fragmento (de la cobertura arbolada) el cual se relaciona con una mayor cantidad de espacio y recursos para una mayor cantidad de aves.

La relación de la riqueza de especies de los gremios alimenticios de las aves con las variables de heterogeneidad del paisaje se presenta, la mayoría de las veces, con la riqueza de especies y abundancia de árboles (Cuadro 6). Estas correlaciones se explican por la presencia de hábitats con vegetación arbolada y porque algunas especies de árboles inciden de manera directa en la riqueza de especies de un gremio alimenticio, por ejemplo las frugívoras (fitófagas) que utilizan con más frecuencia especies del género *Ficus*, *Inga*, *Miconia*, *Cecropia* y *Erythrina* (Luck y Daily, 2003; Eshiamwata et al., 2006; Kissling et al., 2007). Las especies de aves omnívoras y fitófagas utilizan las plantaciones de cacao y café, como ya se ha observado en otros estudios (Clough et al., 2009; Leyequién et al., 2010), mientras que las zoófagas (insectívoras y rapaces) utilizan los fragmentos de vegetación secundaria y los potreros abiertos y arbolados (Saab y Petit, 1992; Petit et al., 1999). En este sentido, el patrón de respuesta de acuerdo a los modelos de mayor probabilidad (Cuadro 6) explica la alta dependencia de la riqueza de especies de gremios alimenticios con la superficie del área de la cobertura arbolada, por ejemplo el gremio de aves zoófagas. No obstante, algunas de estas coberturas y tipos de uso del suelo, como las plantaciones de mango y vegetación secundaria, pueden incidir de manera negativa en la abundancia de aves omnívoras.

5. Conclusiones

Los factores ambientales de influencia regional y las actividades humanas influyen sobre los patrones de diversidad de árboles y aves en el paisaje. De manera general, la mayor heterogeneidad espacial en un paisaje puede incrementar la diversidad de especies de árboles y aves. Sin embargo en cuanto más heterogéneo sea un paisaje los patrones de la diversidad de especies tenderán a ser más variables. En contraste, cuando el paisaje se homogeneíza los patrones de diversidad de especies disminuyen.

En un conjunto de paisajes heterogéneos, como los incluidos en el área de estudio, la heterogeneidad del paisaje en el área estudiada ha influido sobre la riqueza de especies de aves, pero esta riqueza está determinada principalmente por la riqueza de especies de árboles. Sin embargo, la abundancia de aves se favorece por la superficie de la cobertura arbolada, de las plantaciones, y de la vegetación secundaria. Esto reafirma y complementa, al menos para las comunidades ecológicas, las tesis que sugieren que los paisajes, sobre todo en las regiones tropicales, son mosaicos de ecosistemas y usos de suelo y que no están formados por islas de vegetación dentro de una matriz inhóspita. Sin embargo, la vigencia de la relación especies-área es patente a nivel local y para algunas poblaciones de fauna si se toma en cuenta o evaluar la superficie de cobertura arbolada y de algunos los fragmentos de vegetación secundaria.

La modificación en el paisaje que induce a la heterogeneidad puede favorecer la riqueza de especies de aves, siempre que se considere la relación directa con la riqueza de especies de árboles. En un paisaje manejado, es importante considerar que las especies de aves son fauna asociada al manejo del paisaje y por consiguiente en la diversidad de aves también influyen la variación de unidades ambientales y elementos de la heterogeneidad estructural como aquellos fragmentos de forma irregular de vegetación secundaria.

Dado que los paisajes tropicales modificados, en particular los que se ubican en áreas de la Planicie Costera del Pacífico de Chiapas, están amenazados por el incremento las plantaciones monoespecíficas y la ganadería extensiva, se requiere promover la heterogeneidad estructural del paisaje, aunada al manejo de diversas unidades ambientales (Tipos de uso de suelo y vegetación) con el uso de diversas especies de árboles.

En el paisaje estudiado, así como en otras áreas con paisajes parcial o totalmente homogenizados, se requiere implementar prácticas de restauración de la vegetación arbolada con diversas especies de árboles. Además promover la conectividad estructural del paisaje con el uso y manejo de fragmentos de vegetación secundaria, cercas vivas, árboles aislados y dispersos en potreros o en rodales, árboles aledaños a los ríos, árboles mezclado con plantaciones y cultivos agrícolas. Sin embargo, es necesario tomar en cuenta que la superficie de los tipos de cobertura está determinada por el régimen y la intensidad del manejo que los propietarios deciden realizar sobre de predios.

Se recomienda que en los estudios de la relación o el efecto de la heterogeneidad (a nivel regional, paisaje o local) sobre las especies de fauna dependientes de la vegetación arbolada se incluya o considere, al menos, la riqueza de especies de árboles en el diseño de estudio o modelo para no soslayar su efecto sobre las comunidades o poblaciones ecológicas.

6. Literatura citada

Aho K, Derryberry D, Peterson T. 2014. Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology*, 95, 631–636.

Azhar B, Lindenmayer DB, Wood J, Fischer J, Manning A, Mcelhinny C, Zakaria M. 2013. The influence of agricultural system, stand structural complexity and landscape context on foraging birds in oil palm landscapes. Marsden S, editor. *Ibis* (Lond. 1859). 155:297–312.

Allouche O, Kalyuzhny M, Moreno-Rueda G, Pizarro M. y Kadmon R. 2012. Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 109 17495–17500.

American Ornithologist Union 2013. Birds of North and Middle America checklist. visitado el 14 de febrero de 2013 en <http://checklist.AOU.org>

Batáry P, Báldi A, Kleijn D y Tscharrntke T. 2010. Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proceedings of The Royal Society/Biological sciences*. 278: 1894–902.

Bennett AF, Radford JQ y Haslem A. 2006. Properties of land mosaics: implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*. 133: 250–264.

Benton TG, Vickery JA y Wilson JD. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* Trends. 18: 182–188.

Bhagwat SA, Willis KJ, Birks HJB y Whittaker RJ. 2008. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends in Ecology & Evolution*. 23: 261–7.

Block WM, Brennan LA. 1993. The hábitat concept in ornithology. Theory and applications. *Curr. Ornithol.* vol.11 11:35–91.

Böhning-Gaese K. 1997. Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, 24, 49–60.

Breedlove DE. 1981. *Flora of Chiapas. Part 1: Introduction to the Flora of Chiapas.* San Francisco, California: California Academy of Sciences.

Buckland ST. 2006. Point transect surveys for songbirds: robust methodologies. *Auk*, 123, 345-357.

Cadenasso ML, Pickett STA y Grove JM. 2006. Dimensions of ecosystem complexity: Heterogeneity, connectivity, and history. *Ecological Complexity*. 3: 1–12.

Carrara E, Arroyo-Rodríguez V, Vega-Rivera JH, Schondube JE, de Freitas SM y Fahrig L. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*. 184: 117–126.

CEIEG 2013. Comité Estatal de Información Estadística y Geográfica de Chiapas. Gobierno del Estado de Chiapas: visitado el 13 de marzo, 2013 de: <http://www.ceieg.chiapas.gob.mx>

Clough Y, Dwi Putra D, Pitopang R y Tschardt T. 2009. Local and landscape factors determine functional bird diversity in Indonesian cacao agroforestry. *Biological Conservation* 142: 1032–1041.

Cueto VR y de Casenave JL. 1999. Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *Journal of Biogeography*. 26: 487–492.

Cunningham RB, Lindenmayer DB, Crane M, Michael D y McGregor C, Montague-Drake R y Fischer J. 2008. The combined effects of remnant vegetation and tree planting on farmland birds. *Conservation Biology*. 22: 742–752.

Currie DJ. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant -species richness. *The American Naturalist*. 137: 27-49.

Declerck FAJ, Chazdon R, Holl KD, Milder JC, Finegan B, Martínez-Salinas A, Imbach P, Canet L y Ramos Z. 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: past, present and future. *Biological Conservation*. 143: 2301–2313.

Duelli P. 1997. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 62: 81–91.

Duncan CD. 1993. *Fonoteca de las aves de Chiapas*. San Cristóbal de Las Casas: Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste.

Dunn J y Garrett K. 1997. *A field guide to warblers of North America*. Boston, Massachusetts: Houghton Mifflin.

Dunning JB, Danielson BJ y Pulliam H R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*. 65: 169–175.

Eshiamwata GW, Berens DG, Bleher B, Dean WRJ y Böhning-Gaese K. 2006. Bird assemblages in isolated ficus trees in kenyan farmland. *Journal of Tropical Ecology*. 22: 723–726.

Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.

Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM y Martin JL. 2010. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*. 14: 101–12.

FAO. 1996. Survey of tropical forest cover and study of change processes. Reporte, No. 130.

Forman RTT y Godron M. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience*. 31: 733–740.

Forman RTT. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*. 10: 133–142.

Franklin JF y Lindenmayer DB. 2009. Importance of matrix habitat in maintaining biological diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 349–350.

Gardner TA, Barlow J, Chazdon R, Ewers RM, Harvey CA, Peres CA y Sodhi NS. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*. 12: 561–582.

González-Espinosa M, Rey-Benayas JM, Ramírez-Marcial N, Huston MA, y Golicher D. 2004. Tree diversity in the northern Neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography*. 27: 741-756.

González-Espinosa M y Ramírez-Marcial N. 2013. Comunidades vegetales terrestres. En *La biodiversidad en Chiapas: Estudio de estado, volumen II*. pp. 21-42. México, Distrito Federal: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad CONABIO.

Haila Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*. 12: 321–334.

Haines-Young R. 2009. Land use and biodiversity relationships. *Land Use Policy*. 26: S178–S186.

Hanemann P, Bourns N y Fertziger I. 2008. Ataulfo mango in Chiapas. Microreporte 109. USAID.

Hargrove WW y Pickering J. 1992. Pseudoreplication: a sine qua non for regional ecology. *Landscape Ecology*. 6: 251-258.

Harvey CA, Villanueva C, Villacís J, Chacón M, Muñoz D, López M, Ibrahim M, et al. 2005. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 111: 200–230.

Haslem A y Bennett AF. 2008. Birds in agricultural mosaics: the Influence of landscape pattern and countryside heterogeneity. *Ecological Applications*. 18: 185–196.

Hillebrand H, Matthiessen B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecol. Lett.* 12:1405–19.

Howell SNG y Webb S. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. London: Oxford University Press.

Hutto RL, Pletschet SM y Hendricks P. 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *Auk.*, 103: 593-602.

Janzen DH. 1983. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos*. 41: 402-410.

Jetz W, Wilcove DS y Dobson AP. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology*. 5: 1211–1219.

Kadmon R y Allouche O. 2007. Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. *The American Naturalist* 170: 443–54.

Jongman RHG, Ter Braak CJF y Van Tongeren OFR. 1995. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge, Cambridge: University Press.

Kissling WD, Rahbek C y Böhning-Gaese K. 2007. Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proceedings of The Royal Society/Biological Sciences*. 274: 799–808.

Laurance W F, Sayer J y Cassman KG. 2013. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in ecology & evolution*. 29: 107–116.

Law BS y Dickman CR. 1998. The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. *Biodiversity and Conservation*. 333: 323–333.

Leyequién E, de Boer WF y Toledo VM. 2010. Bird community composition in a shaded coffee agro-ecological matrix in Puebla, Mexico: the effects of landscape heterogeneity at multiple spatial scales. *Biotropica*. 42: 236–245.

Li H y Reynolds JF. 1995. On Definition and Quantification of Heterogeneity. *Oikos*. 73: 280–284.

Lindenmayer DB. 2010. Landscape change and the science of biodiversity conservation in tropical forests: a view from the temperate world. *Biological Conservation*. 143: 2405–2411.

López-Cruz A, Alemán ST, Pérez FM y Farrera SO. 2010. Inventario florístico y estructura de la vegetación en fragmentos de bosque del municipio de Acacoyaga, Chiapas, México. *Lacandonia*. 4: 5–21.

Lovett GM, Jones CG, Turner MG y Weathers KC. 2006. Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes. En G. M. Lovett, C. G. Jones, M. G. Turner y Weathers, K. C. Eds., *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes* pp 1-4. New York: Springer.

Luck GW y Daily GC. 2003. Tropical countryside bird assemblages: richness, composition, foraging differ by landscape context. *Ecological Applications*, 13, 235–247.

Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton, New Jersey: Princeton University.

Martínez-Morales MA. 2005. Landscape patterns influencing bird assemblages in a fragmented neotropical cloud forest. *Biological Conservation*, 121, 117–126.

McAleece N, Lamshead PJD y Paterson GLJ. 1997. *Biodiversity Pro.*

McCain CM y Grytnes-John A. 2010. Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life Sciences*, 9, 1–10.

Melo FPL, Arroyo-Rodríguez V, Fahrig L, Martínez-Ramos M y Tabarelli M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 462–468.

Miranda F. 1952. *Vegetación de Chiapas, volumen 1*. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas: Ediciones del Gobierno del Estado.

National Geographic Society 1987. Field guide to the birds of North America. Washington, District of Columbia: National Geographic Society.

Nogués-Bravo D, Araújo MB, Romdal T y Rahbek C. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453, 216–219.

Ornithology 2013. All About Birds. recuperado el 20 marzo, 2013 de: <http://allaboutbirds.org>

Otero-Arnaiz A, Castillo S, Meave J y Ibarra-Manríquez G. 1999. Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas Coastal Plain, Mexico. *Biotropica*, 31, 243–254.

Parker T. 2008. Trees of Guatemala. Austin, Texas: The Tree Press.

Pennigton TD y Sarukhán J. 2005. Árboles tropicales de México. México, Universidad Nacional Autónoma de México: Fondo de Cultura Económica.

Perfecto I y Vandermeer J. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134: 173–200.

Peterson RT y Chalif EL. 1989. Aves de México. México, Distrito Federal: Diana.

Petit LJ, Petit DR, Christian DG y Powell HDW. 1999. Bird communities of natural and modified habitats in Panama. *Ecography* 22: 292–304.

Pickett STA y Rogers HK. 1997. Patch dynamics: the transformation of landscape structure and function. En JA Bissonette Eds., *Wildlife and landscape ecology*. pp. 101-127. New York: Springer.

Pineda-Diez de BE, León-Cortés JL y Rangel-Salazar JL. 2012. Diversity of bird feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in a human-modified landscape in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 28: 369–376.

Pulido-Santacruz P y Renjifo LM. 2010. Live fences as tools for biodiversity conservation: a study case with birds and plants. *Agroforestry Systems*. 81: 15–30.

Rahbek C y Graves GR. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 98: 4534–9.

Ramírez-Marcial N, González-Espinosa M y Williams-Linera G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*. 154; 311-326.

Ramírez-Marcial N, Martínez IM y Ishiki IM. 2010. Evaluación y monitoreo de la vegetación. En JL León-Cortés, EJ Naranjo, N Ramírez-Marcial, JL Rangel-Salazar, A Horvath, A Muñoz-Alonso, MI Ishiki, editores. *Manual para el reconocimiento, evaluación y monitoreo de la diversidad biológica*. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas: ECOSUR.

Rempel RS, Kaukinen D y Carr AP. 2012. *Patch analyst and patch grid*. Thunder Bay, Ontario: Ministry of Natural Resources. Centre for Northern Forest Ecosystem Research.

Resaco J, Bruna EM, Haddad NM, Banks-Leite C y Margules C R. 2016. The contribution of theory and experiments to conservation in fragmented landscapes. *Ecography*. 39: 1–10.

Ricklefs RE. 1987. Community: relative roles of local and regional processes. *Science*. 235: 167–171.

Rosenzweig ML. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge: Cambridge University Press.

Saab VA y Petit DR. 1992. Impact of pasture development on winter bird communities in Belize, Central America. *The Condor*. 94:, 66–71.

Santa Cruz de León EE y Pérez VE. 2009. Atraso económico, migración y remesas: el caso del soconusco, Chiapas, México. *Convergencia, Revista de Ciencias Sociales*. 50: 57–77.

Sekercioglu ÇH, Primack RB y Wormworth J. 2012. The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation*. 148: 1–18.

Shmida A y Wilson MV. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*. 12: 1-20.

Sodhi NS, Liow LH. y Bazzaz FA. 2004. Avian extinctions from tropical and subtropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 35: 323–345.

Sokal RR y Rohlf FJ. 1995. *Biometry*. New York: Freeman.

Steadman DW, Tellkamp MP y Awake TA. 2003. Prehistoric exploitation of birds on the Pacific Coast of Chiapas, Mexico. *The Condor*. 105: 572–579.

Stein A, Gerstner K y Kreft H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*. 17: 866–880.

Stein A y Kreft H. 2015. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews*. 90: 815–836.

Stotz DF, Fitzpatrick JW, Parker III TA y Moskovits DK. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. Chicago: The University Chicago Press.

Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M y Jeltsch F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*. 31: 79–92.

Tscharntke T, Klein AM, Krüess A, Steffan-Dewenter I y Thies C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters*. 8:857–874.

Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batáry P, Bengtsson J, et al. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes –eight hypotheses. *Biological Reviews*. 87: 661–685.

Turner MG. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 20: 171–197.

Turner MG y Chapin III FS. 2006. Causes and consequences of spatial heterogeneity in ecosystem function. En GM Lovett, C G Jones, MG Turner y Weathers, K. C, editores. *Ecosystem function in heterogeneous landscapes* pp. 9-30. New York: Springer.

Western D. 2001. Human-modified ecosystems and future evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 98: 5458–65.

Wiens JA. 1995. Habitat fragmentation: island vs landscape perspectives on bird conservation. *Ibis*. 137: S97–S104.

Willis KJ y Whittaker RJ. 2002. Species diversity –scale matters. *Science*, 295, 1245–1247.

Wu J. 2004. Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. *Landscape Ecology*. 19: 125–138.

Anexos

Anexo I. Lista de especies de árboles registrados en paisajes modificados por manejo agropecuario en la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas., México. Con base en Pennington y Sarukhán (2005) y Parker (2008).

FAMILIA	Especie	Nombre local
ANACARDIACEAE	<i>Astronium graveolens</i>	ronrón
	<i>Mangifera indica</i>	mango
	<i>Spondias mombin</i>	jobo
	<i>Spondias purpurea</i>	jocote pequeño
	<i>Tapirira mexicana</i>	jobo de pava
ANONACEAE	<i>Annona macrophyllata</i>	papause
	<i>Annona muricata</i>	guanabana
	<i>Rollinia mucosa</i>	anonita, anona cimarrona
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	chiche, chichi
	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	chapona
ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreus</i>	mano de león
ARECACEAE	<i>Acrocomia mexicana</i>	coyol
	<i>Attalea rostrata</i>	manaco
	<i>Elaeis guineensis</i>	palma africana aceitera
	<i>Sabal mexicana</i>	palma real
ASTERACEAE	<i>Tithonia diversifolia</i>	arnica
BIGNONIACEAE	<i>Godmania aesculifolia</i>	árbol de san Felipe
	<i>Roseodendron donnell-smithii</i>	primavera
	<i>Tabebuia guayacan</i>	tamehue
	<i>Tabebuia rosea</i>	roble
BIXACEAE	<i>Bixa orellana</i>	achiote
	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	pomposuchi, pomposhuti
BORAGINACEAE	<i>Cordia alliodora</i>	laurel
	<i>Cordia bicolor</i>	huapinolillo

BURCERACEAE	<i>Bursera simaruba</i>	jiote o chocohuite
CALOPHYLLACEAE	<i>Calophyllum brasiliense</i>	marío o leche marío
CANNABACEAE	<i>Trema micrantha</i>	capulin cimarrón
CARICACEAE	<i>Carica papaya</i>	papaya
CELASTRACEAE	<i>Crossopetalum parviflorum</i>	jushte blanco
CHRYSOBALANACEAE	<i>Licania platypus</i>	sinzapote, sonzapote
COMBRETACEAE	<i>Terminalia oblonga</i>	volador o guayabo
ELEAOCARPACEAE	<i>Sloanea terniflora</i>	caquillo, caquito
EUPHORBACEAE	<i>Cnidoscolus aconitifolius</i>	chichicaste
EUPHORBIACEAE	<i>Jatropha curcas</i>	piñón
	<i>Ricinus communis</i>	higuerilla
	<i>Sapium laurifolium</i>	chile amate
FABACEAE	<i>Acacia cornigera</i>	ixcanal
	<i>Acacia glomerosa</i>	espino
	<i>Albizia sp.</i>	tepenahuaste
	<i>Andira inermis</i>	lombricero
	<i>Senna alata</i>	tortuguillo
	<i>Diphysa floribunda</i>	huachipilín
	<i>Erythrina sp.</i>	zumpante
	<i>Gliricidia sepium</i>	yaite
	<i>Hymenaea courbaril</i>	guapinol
	<i>Inga jinicuil</i>	paterna, cuil
	<i>Inga punctata</i>	caspirol
	<i>Inga sp1</i>	cuil peludo
	<i>Inga vera</i>	cuil de agua
	<i>Leucaena leucocephala</i>	guaje
	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	chaperlo
	<i>Lysiloma sp.</i>	palo blanco
	<i>Platymiscium dimorphandrum</i>	hormiguillo, marimbo
	<i>Poeppigia procera</i>	guaje liso, guaje
	<i>Schizolobium parahyba</i>	cuchillal

	<i>Swartzia sp.</i>	pata de venado
LAURACEAE	<i>Nectandra reticulata</i>	tepeaguacate
	<i>Persea americana</i>	aguacate
LEGUMINOSAE	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	guanacastle
MALPIGHIACEAE	<i>Byrsonima crassifolia</i>	nance
MALVACEAE	<i>Apeiba tibourbou</i>	peine de mico
	<i>Ceiba pentandra</i>	ceiba
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	cuaulote
	<i>Pachira aquatica</i>	zapote de agua
	<i>Quararibea funebris</i>	molinillo
	<i>Sterculia apetala</i>	castaño
	<i>Theobroma cacao</i>	cacao
	<i>Trichilia martiana</i>	mapahuito
MELASTOMATAACEAE	<i>Conostegia xalapensis</i>	cinco negritos
	<i>Miconia argentea</i>	petatillo
MELIACEAE	<i>Cedrela odorata</i>	cedro
	<i>Guarea glabra</i>	no determinado
	<i>Guarea grandifolia</i>	trompillo
	<i>Swietenia sp.</i>	zope
	<i>Trichilia martiana</i>	mapahuito
MIRTACEAE	<i>Psidium guajava</i>	guayaba
MORACEAE	<i>Artocarpus altilis</i>	árbol de pan, bola de pan
	<i>Brosimum alicastrum</i>	Jushte
	<i>Castilla elastica</i>	hule
	<i>Ficus insipida</i>	amate
	<i>Ficus sp.</i>	matapalo
	<i>Ficus crassinervia</i>	matapalo
	<i>Ficus pertusa</i>	amatillo
MYRTACEAE	<i>Eugenia capulioides</i>	pimientillo
NYCTAGINACEAE	<i>Salpianthus arenarius</i>	pie de paloma
PIPERACEAE	<i>Piper aduncum</i>	cordoncillo

	<i>Piper amalago</i>	cordoncillo cimarrón
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba barbadensis</i>	carnero, pataturro
	<i>Triplaris americana</i>	mulato
RUBIACEAE	<i>Coffea arabica</i>	café
	<i>Exostema caribaeum</i>	jobitillo
RUTACEAE	<i>Citrus × limon</i>	limón
	<i>Citrus aurantium</i>	madarina
	<i>Citrus sinensis</i>	naranja
	<i>Zanthoxylum microcarpum</i>	rabo lagarto
SALICACEAE	<i>Salix humboldtiana</i>	sauce
SAPINDACEAE	<i>Cupania glabra</i>	cola de pava
SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	caimito cimarrón
	<i>Pouteria sapota</i>	mamey, zapote rojo
	<i>Sideroxylon capiri</i>	zapotillo
URTICACEAE	<i>Cecropia obtusifolia</i>	guarumbo
VERBENACEAE	<i>Lippia sp.</i>	zuquinay

Anexo II. Lista de especies y gremios tróficos de las aves registradas entre junio de 2012 y febrero de 2013 en paisajes modificados de la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas, México. Se usaron las siguientes referencias: National Geographic Society (1987), Peterson y Chalif (1989), Howell y Webb (1995) y Dunn y Garret (1997).

Familia	Especie	Gremio
ACCIPITRIDAE	<i>Buteo magnirostris</i>	Zoófago
	<i>Buteo nitidus</i>	Zoófago
	<i>Buteo platypterus</i>	Zoófago
	<i>Buteo swainsoni</i>	Zoófago
	<i>Buteogallus anthracinus</i>	Zoófago
	<i>Leptodon cayanensis</i>	Zoófago
ALCEDINIDAE	<i>Chloroceryle amazona</i>	Zoófago
	<i>Megaceryle torquata</i>	Zoófago
ANATIDAE	<i>Cairina moschata</i>	Omnívoro
ARDEIDAE	<i>Ardea alba</i>	Zoófago
	<i>Bubulcus ibis</i>	Zoófago
	<i>Butorides virescens</i>	Zoófago
	<i>Egretta caerulea</i>	Zoófago
	<i>Tigrisoma mexicanum</i>	Zoófago
BOMBYCILLIDAE	<i>Bombycilla cedrorum</i>	Omnívoro
CAPRIMULGIDAE	<i>Nyctidromus albicollis</i>	Zoófago
CARDINALIDAE	<i>Habia fuscicauda</i>	Omnívoro
	<i>Habia rubica</i>	Zoófago
	<i>Passerina caerulea</i>	Omnívoro
	<i>Passerina ciris</i>	Fitófago
	<i>Passerina cyanea</i>	Omnívoro
	<i>Pheucticus ludovicianus</i>	Omnívoro
	<i>Piranga ludoviciana</i>	Omnívoro

CATHARTIDAE	<i>Cathartes aura</i>	Zoófago
	<i>Coragyps atratus</i>	Zoófago
COLUMBIDAE	<i>Columba flavirostris</i>	Fitófago
	<i>Columbina inca</i>	Fitófago
	<i>Columbina passerina</i>	Omnívoro
	<i>Columbina talpacoti</i>	Omnívoro
	<i>Leptotila verreauxi</i>	Omnívoro
	<i>Patagioenas fasciata</i>	Fitófaga
	<i>Patagioenas flavirostris</i>	Fitófago
	<i>Zenaida asiatica</i>	Fitófago
CORVIDAE	<i>Calocitta formosa</i>	Omnívoro
CRACIDAE	<i>Ortalis leucogastra</i>	Fitófago
CUCULIDAE	<i>Crotophaga sulcirostris</i>	Zoófaga
	<i>Piaya cayana</i>	Zoófaga
EMBERIZIDAE	<i>Arremon brunneinucha</i>	Omnívoro
	<i>Melospiza bicarua</i>	Fitófago
	<i>Sporophila torqueola</i>	Fitófago
	<i>Volatinia jacarina</i>	Fitófago
FALCONIDAE	<i>Caracara cheriway</i>	Zoófaga
	<i>Falco ruficularis</i>	Zoófaga
	<i>Falco sparverius</i>	Zoófaga
	<i>Herpetotheres cachinnans</i>	Zoófaga
	<i>Micrastur semitorquatus</i>	Zoófaga
FRINGILLIDAE	<i>Euphonia affinis</i>	Omnívoro
FURNARIIDAE	<i>Dendrocicla anabatina</i>	Omnívoro
	<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	Omnívoro
	<i>Synallaxis erythrothorax</i>	Zoófaga
	<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	Zoófago
HIRUNDINIDAE	<i>Progne chalybea</i>	Zoofago
ICTERIDAE	<i>Amblycercus holosericeus</i>	Omnívoro
	<i>Cacicus melanicterus</i>	Omnívoro

	<i>Dives dives</i>	Omnívoro
	<i>Icterus galbula</i>	Zoófaga
	<i>Icterus gularis</i>	Omnívoro
	<i>Icterus pectoralis</i>	Omnívoro
	<i>Icterus spurius</i>	Omnívoro
	<i>Quiscalus mexicanus</i>	Zoófaga
Incertae Sedis	<i>Saltator atriceps</i>	Omnívoro
	<i>Saltator coerulescens</i>	Omnívoro
MOMOTIDAE	<i>Eumomota superciliosa</i>	Omnívoro
	<i>Momotus momota</i>	Omnívoro
PARULIDAE	<i>Basileuterus rufifrons</i>	Zoófago
	<i>Geothlypis poliocephala</i>	Zoófago
	<i>Icteria virens</i>	Zoófago
	<i>Mniotilta varia</i>	Zoofago
	<i>Oreothlypis celata</i>	Omnívoro
	<i>Oreothlypis peregrina</i>	Omnívoro
	<i>Setophaga citrina</i>	Zoófago
	<i>Setophaga magnolia</i>	Zoófago
	<i>Setophaga petechia</i>	Zoófago
	<i>Setophaga ruticilla</i>	Zoófago
PHASIANIDAE	<i>Gallus gallus</i>	Omnívoro
PICIDAE	<i>Campephilus guatemalensis</i>	Zoófago
	<i>Melanerpes aurifrons</i>	Omnívoro
	<i>Picoides fumigatus</i>	Zoófago
POLIOPTILIDAE	<i>Polioptila caerulea</i>	Zoófago
PSITTACIDAE	<i>Amazona albifrons</i>	Fitófago
	<i>Amazona auropalliata</i>	Fitófago
	<i>Aratinga canicularis</i>	Fitófago
	<i>Brotogeris jugularis</i>	Fitófago
RAMPHASTIDAE	<i>Pteroglossus torquatus</i>	Zoófago
STRIGIDAE	<i>Ciccaba nigrolineata</i>	Zoófago

	<i>Glaucidium brasilianum</i>	Zoófago
	<i>Megascops cooperi</i>	Zoófago
	<i>Pseudoscops clamator</i>	Zoófago
THAMNOPHILIDAE	<i>Thamnophilus doliatus</i>	Omnívoro
THRAUPIDAE	<i>Cyanerpes cyaneus</i>	Omnívoro
	<i>Thraupis abbas</i>	Fitófago
	<i>Thraupis episcopus</i>	Omnívoro
TITYRIDAE	<i>Pachyramphus aglaiae</i>	Omnívoro
	<i>Pachyramphus cinnamomeus</i>	Omnívoro
	<i>Tityra semifasciata</i>	Fitófago
TROCHILIDAE	<i>Amazilia candida</i>	Fitófago
	<i>Amazilia rutila</i>	Fitófago
	<i>Anthracothorax prevostii</i>	Omnívoro
	<i>Campylopterus hemileucurus</i>	Fitófago
TROGLODYTIDAE	<i>Campylorhynchus chiapensis</i>	Zoófago
	<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	Zoófago
	<i>Cantorchilus modestus</i>	Zoófago
	<i>Henicorhina leucosticta</i>	Zoófago
	<i>Pheugopedius maculipectus</i>	Zoófago
	<i>Thryophilus pleurostictus</i>	Zoófago
TROGONIDAE	<i>Trogon violaceus</i>	Zoófago
TURDIDAE	<i>Catharus minimus</i>	Omnívoro
	<i>Catharus ustulatus</i>	Zoófago
	<i>Turdus grayi</i>	Zoófago
TYRANNIDAE	<i>Contopus cinereus</i>	Zoófago
	<i>Empidonax albigularis</i>	Zoófago
	<i>Empidonax minimus</i>	Omnívoro
	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Zoófago
	<i>Myiodynastes luteiventris</i>	Zoófago
	<i>Myiozetetes similis</i>	Omnívoro
	<i>Pitangus sulphuratus</i>	Zoófago

	<i>Todirostrum cinereum</i>	Zoófago
	<i>Tyrannus forficatus</i>	Omnívoro
	<i>Tyrannus melancholicus</i>	Omnívoro
VIREONIDAE	<i>Vireo gilvus</i>	Omnívoro

Anexo II. Lista de especies de árboles registrados en paisajes modificados por manejo agropecuario en la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas., México. Con base en Pennington y Sarukhán (2005) y Parker (2008).

FAMILIA	Especie	Nombre local
ANACARDIACEAE	<i>Astronium graveolens</i>	ronrón
	<i>Mangifera indica</i>	mango
	<i>Spondias mombin</i>	jobo
	<i>Spondias purpurea</i>	jocote pequeño
	<i>Tapirira mexicana</i>	jobo de pava
ANONACEAE	<i>Annona macrophyllata</i>	papause
	<i>Annona muricata</i>	guanabana
	<i>Rollinia mucosa</i>	anonita, anona cimarrona
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	chiche, chichi
	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	chapona
ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreus</i>	mano de león
ARECACEAE	<i>Acrocomia mexicana</i>	coyol
	<i>Attalea rostrata</i>	manaco
	<i>Elaeis guineensis</i>	palma africana aceitera
	<i>Sabal mexicana</i>	palma real
ASTERACEAE	<i>Tithonia diversifolia</i>	arnica
BIGNONIACEAE	<i>Godmania aesculifolia</i>	árbol de san Felipe
	<i>Roseodendron donnell-smithii</i>	primavera
	<i>Tabebuia guayacan</i>	tamehue

	<i>Tabebuia rosea</i>	roble
BIXACEAE	<i>Bixa orellana</i>	achiote
	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	pomposuchi, pomposhuti
BORAGINACEAE	<i>Cordia alliodora</i>	laurel
	<i>Cordia bicolor</i>	huapinolillo
BURCERACEAE	<i>Bursera simaruba</i>	jiote o chocoquite
CALOPHYLLACEAE	<i>Calophyllum brasiliense</i>	marío o leche marío
CANNABACEAE	<i>Trema micrantha</i>	capulin cimarrón
CARICACEAE	<i>Carica papaya</i>	papaya
CELASTRACEAE	<i>Crossopetalum parviflorum</i>	jushte blanco
CHRYSOBALANACEAE	<i>Licania platypus</i>	sinzapote, sonzapote
COMBRETACEAE	<i>Terminalia oblonga</i>	volador o guayabo
ELEAOCARPACEAE	<i>Sloanea terniflora</i>	caquillo, caquito
EUPHORBACEAE	<i>Cnidoscolus aconitifolius</i>	chichicaste
EUPHORBIACEAE	<i>Jatropha curcas</i>	piñón
	<i>Ricinus communis</i>	higuerilla
	<i>Sapium laurifolium</i>	chile amate
FABACEAE	<i>Acacia cornigera</i>	ixcanal
	<i>Acacia glomerosa</i>	espino
	<i>Albizia sp.</i>	tepenahuaste
	<i>Andira inermis</i>	lombricero
	<i>Senna alata</i>	tortuguillo
	<i>Diphysa floribunda</i>	huachipilín
	<i>Erythrina sp.</i>	zumpante
	<i>Gliricidia sepium</i>	yaite
	<i>Hymenaea courbaril</i>	guapinol
	<i>Inga jinicuil</i>	paterna, cuil
	<i>Inga punctata</i>	caspirol
	<i>Inga sp1</i>	cuil peludo
	<i>Inga vera</i>	cuil de agua
	<i>Leucaena leucocephala</i>	guaje

	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	chaperlo
	<i>Lysiloma sp.</i>	palo blanco
	<i>Platymiscium dimorphandrum</i>	hormiguillo, marimbo
	<i>Poeppigia procera</i>	guaje liso, guaje
	<i>Schizolobium parahyba</i>	cuchillal
	<i>Swartzia sp.</i>	pata de venado
LAURACEAE	<i>Nectandra reticulata</i>	tepeaguacate
	<i>Persea americana</i>	aguacate
LEGUMINOSAE	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	guanacastle
MALPIGHIACEAE	<i>Byrsonima crassifolia</i>	nance
MALVACEAE	<i>Apeiba tibourbou</i>	peine de mico
	<i>Ceiba pentandra</i>	ceiba
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	cuaulote
	<i>Pachira aquatica</i>	zapote de agua
	<i>Quararibea funebris</i>	molinillo
	<i>Sterculia apetala</i>	castaño
	<i>Theobroma cacao</i>	cacao
	<i>Trichilia martiana</i>	mapahuito
MELASTOMATAACEAE	<i>Conostegia xalapensis</i>	cinco negritos
	<i>Miconia argentea</i>	petatillo
MELIACEAE	<i>Cedrela odorata</i>	cedro
	<i>Guarea glabra</i>	no determinado
	<i>Guarea grandifolia</i>	trompillo
	<i>Swietenia sp.</i>	zope
	<i>Trichilia martiana</i>	mapahuito
MIRTACEAE	<i>Psidium guajava</i>	guayaba
MORACEAE	<i>Artocarpus altilis</i>	árbol de pan, bola de pan
	<i>Brosimum alicastrum</i>	Jushte
	<i>Castilla elastica</i>	hule
	<i>Ficus insipida</i>	amate
	<i>Ficus sp.</i>	matapalo

	<i>Ficus crassinervia</i>	matapalo
	<i>Ficus pertusa</i>	amatillo
MYRTACEAE	<i>Eugenia capulioides</i>	pimientillo
NYCTAGINACEAE	<i>Salpianthus arenarius</i>	pie de paloma
PIPERACEAE	<i>Piper aduncum</i>	cordoncillo
	<i>Piper amalago</i>	cordoncillo cimarrón
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba barbadensis</i>	carnero, pataturro
	<i>Triplaris americana</i>	mulato
RUBIACEAE	<i>Coffea arabica</i>	café
	<i>Exostema caribaeum</i>	jobitillo
RUTACEAE	<i>Citrus × limon</i>	limón
	<i>Citrus aurantium</i>	madarina
	<i>Citrus sinensis</i>	naranja
	<i>Zanthoxylum microcarpum</i>	rabo lagarto
SALICACEAE	<i>Salix humboldtiana</i>	sauce
SAPINDACEAE	<i>Cupania glabra</i>	cola de pava
SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	caimito cimarrón
	<i>Pouteria sapota</i>	mamey, zapote rojo
	<i>Sideroxylon capiri</i>	zapotillo
URTICACEAE	<i>Cecropia obtusifolia</i>	guarumbo
VERBENACEAE	<i>Lippia sp.</i>	zuquinay

Anexo III.- (A) Distancia euclidiana entre las unidades ambientales; y (B) entre sitios S.

	Número de clúster	Distancia	Guía	subordinado
A	15	0.0429	Hr	Pr
	14	0.1330	Hr	Py
	13	0.2980	CV	Otros
	12	0.5065	Hr	R
	11	0.7337	CV	Ah
	10	0.9450	CV	Hr
	9	1.1888	CV	Al
	8	1.2637	CV	AM
	7	1.6138	PMP	CL
	6	2.4268	PBS	PTb
	5	2.4511	CV	SD
	4	2.7882	PM	PMP
	3	3.2792	PBS	PM
	2	3.8759	CV	PBS
	1	5.8358	CV	PTa
B	5	1.6205	S3	S5
	4	1.8743	SI	S4
	3	3.0735	S1	S6
	2	3.6089	S1	S2
	1	5.0093	S1	S3

Anexo IV.- A) Distancia euclidiana entre variables de la estructura del paisaje y B) entre los sitios S.

	Numero de clúster	Distancia	Indicador	Subordinado
A)	5	1.0997	H'	J'
	4	1.7287	H'	NP
	3	2.3869	H'	BT
	2	3.5677	H'	MIF
B)	5	1.7646	S1	S6
	4	1.8563	S4	S5
	3	2.4912	S1	S4
	2	3.3237	S1	S2
	1	3.8581	S1	S3

Anexo V.- Modelos AICc que explican la riqueza taxonómica (S_b), abundancia total (N_b), y diversidad de especies ($1/D_b$) de aves a nivel de las parcelas. Variables predictivas como en Cuadro 1. K = número de parámetros, AICc = Criterio de información de Akaike corregido, Δ AICc = diferencia entre el AICc del modelo i y el modelo AICc más bajo, WAICc = probabilidad de que el modelo es el mejor de los modelos de la serie. O-O = ordenada al origen.

Modelo	K	AICc	Δ AICc	WAICc
$S_b \sim S_t$	3	-10.7936	0	0.9662
$S_b \sim H+H_i+MIF+BT+NP+ S_t$	8	-1.6197	9.1739	0.0098
$S_b \sim 1/D_t$	3	-0.9439	9.8496	0.0070
$S_b \sim PL$	3	0.4852	11.2788	0.0034
$S_b \sim AnA$	9	0.8215	11.6150	0.0029
$S_b \sim H+ H_i + MIF + BT t+ NP + S_t +NT+ 1/D_t$ +AA	11	1.0773	11.8780	0.0026
$S_b \sim AnA$	3	3.2122	14.0057	0.0009
$S_b \sim H+ H_i + MIF + BT t+ NP + S_t +N_t+1/D_t$	10	3.4587	14.2523	0.0008
$S_b \sim AnA$	3	3.4888	14.2884	0.0008
$S_b \sim Ptr$	3	6.4989	14.2924	0.0008
$N_b \sim H+H_i+MIF+BT+Np+St+Nt+1/D_t + AA$ +AnA+VS+PI	14	9.6091	0.0000	0.6009
$N_b \sim H+ H_i + MIF +BT+Np+St+Nt+1/D_t + AA$ +AnA+VS+PI+Ptr	15	12.2423	2.6332	0.1611
$N_b \sim St$	3	13.0298	3.4207	0.1086
$N_b \sim PI$	3	14.3113	4.7023	0.0572
$N_b \sim H+ H_i + MIF +BT+Np+St+Nt+1/D_t +$ AA+AnA+VS+PI+Ptr+CI	16	14.6737	5.0646	0.0478
$N_b \sim H+ H_i + MIF+ BT +NP+S_t+N_t+1/D_t + AA$	11	18.3167	8.7077	0.0077
$N_b \sim H+ H_i + MIF + BT + NP +St$	8	19.5972	9.9881	0.0041
$N_b \sim Ptr$	3	20.3671	10.7580	0.0028
$N_b \sim H+ H_i f+ MIF + BT + NP +S_t+N_t+1/D_t +$ AA +AnA	12	20.6292	11.0202	0.0024
$N_b \sim AA$	3	21.2994	11.6903	0.0017

$1/D_b \sim BT$	3	561.6611	0	0.4640
$1/D_b \sim 1H+H_i+MIF+BT+NP$	7	565.2815	3.6205	0.0759
$1/D_b \sim CL$	3	565.4292	3.7682	0.0705
$1/D_b \sim H+ H_i + MIF +BT$	6	565.7762	4.1152	0.0593
$1/D_b \sim MIF$	3	566.3240	4.6629	0.0451
$1/D_b \sim H+ H_i$	5	566.6269	4.9658	0.0387
$1/D_b \sim VS$	3	567.2005	5.5396	0.0291
$1/D_b \sim AnA$	3	567.2175	5.5564	0.0288
$1/D_b \sim H+ H_i + MIF +BT+NP+S_t$	8	567.3041	5.6431	0.0276
$1/D_b \sim H$	3	567.3082	5.6471	0.0276

Anexo VI.- Modelos con mejor ajuste y menor AICc que explican la riqueza taxonómica (S) y abundancia total (N) de gremios tróficos de aves a nivel de parcela. H' = heterogeneidad, J' = uniformidad, MIF = promedio del índice de forma, NP = número de parches, S_t = riqueza de árboles, N_t = abundancia total de árboles, $1/D_t$ = diversidad de especies de árboles, AA = área arbolada, AnA = área no arbolada, VS = vegetación secundaria, PL = plantaciones. K = número de parámetros, $AICc$ = Criterio de información de Akaike corregido; $\Delta AICc$ = diferencia entre el $AICc$ del modelo i y el modelo $AICc$ más bajo; $WAICc$ = Probabilidad de que el modelo es el mejor de los modelos de la serie; O-O = ordenada al origen. Aves omnívoras (o), aves zoófagas (z), aves fitófagas (f).

Modelo	K	AICc	$\Delta AICc$	WAICc
$S_z \sim VS$	3	42.0809	0.0000	0.2006
$S_z \sim 1/D_t$	3	42.6430	0.5621	0.1515
$S_z \sim S_t$	3	42.8389	0.7580	0.1373
$S_z \sim MIF$	3	43.8773	1.7964	0.0817
$S_z \sim PL$	3	44.0370	1.9561	0.0754
$S_z \sim H$	3	44.8257	2.7448	0.0509
$S_z \sim Cltv$	3	45.0696	2.9887	0.0450
$S_z \sim N_t$	3	45.5199	3.4390	0.0359

$S_z \sim BT$	3	45.6040	3.5231	0.0345
$S_z \sim H_i$	3	45.6462	3.5653	0.0337
$N_z \sim S_t$	3	60.9831	0.0000	0.2873
$N_z \sim 1/D_t$	3	62.4535	1.4704	0.1377
$N_z \sim PI$	3	63.2192	2.2361	0.0939
$N_z \sim VS$	3	63.5561	2.5730	0.0794
$N_z \sim MIF$	3	64.1044	3.1213	0.0603
$N_z \sim H$	3	64.1675	3.1844	0.0585
$N_z \sim CI$	3	65.0579	4.0748	0.0375
$N_z \sim N_t$	3	65.3820	4.3988	0.0319
$N_z \sim H+ H_i + MIF$	5	65.4668	4.4837	0.0305
$N_z \sim H_i$	3	65.5158	4.5327	0.0298
$S_o \sim St$	3	67.2116	0.0000	0.9429
$S_o \sim 1/D_t$	8	75.4981	8.2865	0.0150
$S_o \sim H+ H_i +MIF + BT +NP+S_t+N_t$	9	76.3126	9.1010	0.0100
$S_o \sim H+ H_i + MIF + BT + NP +S_t+N_t+1/D_t + AA "$	11	76.4388	9.2272	0.0093
$S_o \sim H+ H_i +MIF + BT + NP +S_t+N_t+1/D_t$	3	77.9261	10.7145	0.0044
$S_o \sim PI$	3	78.5525	11.3409	0.0032
$S_o \sim N_t$	12	78.7481	11.5365	0.0029
$S_o \sim H+ H_i + MIF + BT + NP +S_t+N_t+1/D_t + AA$ +AnA	3	79.2028	11.9912	0.0023
$S_o \sim AA$	3	80.1142	12.9026	0.0015
$S_o \sim AnA$	3	80.3881	13.1765	0.0013
$N_o \sim H+ H_i + MIF + BT + NP +S_t+N_t+1/D_t + AA$ +AnA+VS+PI	14	86.2645	0.0000	0.5005
$N_o \sim PI$	3	89.1444	2.8800	0.1186
$N_o \sim H+ H_i + MIF + BT + NP +S_t+N_t+1/D_t + AA$ +AnA+VS+Plt.1+Ptr	15	89.3626	3.0981	0.1063
$N_o \sim AnA$	3	90.1328	3.8683	0.0723
$N_o \sim AA$	3	90.8563	4.5918	0.0504
$N_o \sim MIF$	3	91.1428	4.8784	0.0437
$N_o \sim VS$	11	91.8728	5.6083	0.0303
$N_o \sim MIF$	3	92.0707	5.8063	0.0275
$N_o \sim H+ H_i + MIF + BT + NP +S_t+N_t+1/D_t + AA$	12	93.8022	7.5378	0.0115

+AnA

$N_o \sim H+ H_i + MIF + BT + NP + S_t$	8	93.9182	7.6537	0.0109
$S_f \sim 1/D_t$	3	39.6494	0.0000	0.4529
$S_f \sim S_t$	3	42.3335	2.6841	0.1183
$S_f \sim CI$	3	43.3966	3.7472	0.0696
$S_f \sim VS$	3	43.6888	4.0394	0.0601
$S_f \sim AnA$	3	43.7845	4.1351	0.0573
$S_f \sim AA$	3	44.6113	4.9619	0.0379
$S_f \sim H_i$	3	44.6560	5.0066	0.0371
$S_f \sim N_t$	3	45.0625	5.4131	0.0302
$S_f \sim PI$	3	45.5773	5.9279	0.0234
$N_f \sim 1/D_t$	3	67.0937	0.0000	0.5065
$N_f \sim CI$	3	67.7625	0.6688	0.3625
$N_f \sim S_t$	3	71.7863	4.6926	0.0485
$N_f \sim PI$	3	74.1553	7.0616	0.0148
$N_f \sim H+ H_i$	4	74.6938	7.6001	0.0113
$N_f \sim AnA$	3	75.6278	8.5342	0.0071
$N_f \sim H$	3	75.6808	8.5871	0.0069
$N_f \sim Nt$	3	75.7264	8.6327	0.0068
$N_f \sim AA$	3	76.2388	9.1451	0.0052
$N_f \sim H+ H_i + MIF$	5	76.8430	9.7494	0.0039

Heterogeneidad del paisaje y la diversidad arbórea y de aves en hábitats humanizados de la Planicie Costera del Pacífico, Chiapas, México

Landscape heterogeneity y tree y bird diversity in humanized habitats of the Pacific Coastal Plain of Chiapas, Mexico

Noé Jiménez-Lang ¹, Mario González-Espinosa ^{1*}, Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez ² y José Luis Rangel Salazar ¹

¹ Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. Correo electrónico: njimenez@ecosur.edu.mx, *mgonzale@ecosur.mx, jlrangel@ecosur.mx

² Laboratorio de Información Geográfica y Estadística (LAIGE), El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, 29290 San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. Correo electrónico: dnavarre@ecosur.mx

* Autor para correspondencia: MGE (mgonzale@ecosur.mx)

Resumen. Estudiamos la relación de la diversidad de especies de aves con la heterogeneidad del paisaje en cuanto a la variedad de hábitats y la riqueza de la vegetación arbórea en un paisaje tropical modificado por actividades humanas en la Planicie Costera del Pacífico, en Chiapas, México. Delimitamos seis sitios con 12 parcelas cada uno, clasificamos y evaluamos la extensión de los tipos de hábitats y muestreamos la vegetación arbórea y las aves desde junio 2012 a febrero 2013. Un análisis de agrupamiento mostró que en el paisaje predominaron los hábitats de plantaciones de mango y los potreros; en menor medida los fragmentos de selvas secundarias degradadas y cercas vivas. Con el análisis de correlación bivariada de variables de la diversidad y del paisaje, así como con modelos basados en el criterio AICc, se detectó que la riqueza total de especies de aves y las de sus gremios alimenticios son favorecidas en mayor medida por la riqueza y abundancia de especies de árboles en el paisaje. La abundancia de aves se encontró asociada al número de fragmentos de hábitat, la extensión del área arbolada y la riqueza de especies arbóreas. Los resultados sugieren que a través de un proceso continuo de pérdida de la heterogeneidad ambiental y la reducción de la cobertura arbórea en el paisaje se podría afectar la diversidad de especies de aves en la región. Con el fin de conseguir una mayor conectividad entre paisajes humanizados, se sugiere promover la variedad de hábitats y utilizar un alto número de especies de árboles en las prácticas de restauración de ecosistemas.

Palabras clave: árboles, disturbio, gremios alimenticios de aves, fragmentación del hábitat, manejo de áreas naturales, paisajes tropicales, riqueza de especies.

Abstract

We studied the relationship of bird species with the heterogeneity of habitats in the landscape and the species richness of the tree component of tropical landscapes modified by human activities in the Pacific Coastal Plain of Chiapas, southern Mexico. We identified six sites each with 12 plots each, and classified and assessed the extent of the habitat types, and sampled the tree component of vegetation and of avian species during eight months. A cluster analysis indicated that mango plantations and pastures were the more extensive habitat units in the landscapes studied, followed by degraded secondary vegetation and live tree fences. Bivariate correlation among tree and bird diversity and landscape metrics (using the AICc criterion) indicated that total bird species richness (and those of their feeding guilds) were mostly favored by tree species richness and stem abundance in the landscape. Our results suggest that eventually the regional bird species in the region could be negatively affected by a continued loss of habitat heterogeneity and a decrease of the tree cover. Bird abundance was related to number of patches in the habitat, extent of the tree-covered land, and tree species richness. We suggest the need to promote in human-dominated landscapes the variety of habitat types and using a high number of tree species in ecosystem restoration practices aimed to ensure a high connectivity among landscapes and their component habitats.

Keywords: bird feeding guilds, disturbance, habitat fragmentation, natural areas management, species richness, tropical landscapes.

Introducción

La heterogeneidad ambiental y la conectividad entre los diferentes tipos de fragmentos de hábitat son elementos esenciales para la implementación efectiva de la conservación (Janzen, 1983). El entendimiento de sus relaciones con la diversidad de especies en el paisaje es prioritario para conservar la biodiversidad a nivel local y regional. Detectar esta relación puede ser compleja debido a la convergencia de los factores ambientales regionales y locales (algunos influenciados por las actividades humanas) que inciden en el paisaje y por los requerimientos ecológicos particulares de los taxa en cuestión (Nogués-Bravo et al., 2008; Stein et al., 2014; Willis y Whittaker, 2002). Además, puede ser difícil dilucidar esta relación por la influencia y el uso ambiguo de algunas teorías y conceptos como el de ‘heterogeneidad’ (Lovett et al., 2006; Stein et al., 2014). Los estudios de la relación de la heterogeneidad ambiental del paisaje con la diversidad de especies en su mayoría se ha efectuado en paisajes de regiones templadas y explicados con base en la relación especies-área, hipótesis en la cual se apoya el modelo matriz-fragmento-corredor (Forman, 1995; Haila, 2002; Wiens, 1995) y que ha servido para planear las áreas naturales protegidas (Haslem y Bennett, 2008; Lindenmayer, 2010). Los estudios en las regiones tropicales muestran esta misma tendencia en su diseño; están proyectados a fragmentos de vegetación interpretados como hábitat, o a elementos individuales de la estructura o composición del paisaje. En general, los resultados generados a partir de estas bases han sido útiles y complementarios para explicar la relación de la heterogeneidad con la diversidad de especies en paisajes fragmentados (Resaco et al., 2016); sin embargo, mantienen la posibilidad de incurrir en errores de interpretación respecto al funcionamiento de las unidades del paisaje y en cuanto a definir las estrategias de conservación de la biodiversidad, principalmente en sitios fuera de las áreas naturales protegidas (Bennett et al., 2006; Gardner et al., 2009; Janzen, 1983; Lindenmayer, 2010).

La heterogeneidad e irrepetibilidad son atributos inherentes a los paisajes (Hargrove y Pickering, 1992), la cual es una cualidad o estado que genera variación (Lovett et al., 2006). Para fines ecológicos y prácticos, dada la ambigüedad del concepto, podemos emplear el concepto de heterogeneidad ambiental y categorizarlo de tres maneras. (1) La heterogeneidad del paisaje se refiere a la estructura y composición del paisaje representada por índices y variables (Li y Reynolds, 1995; Wu, 2004); (2) La variedad del hábitat representa al mosaico compuesto de diversos fragmentos de vegetación y tipos de uso de suelo (Duelli, 1997; Stein y Kreft, 2015; Turner, 1989). (3) La heterogeneidad del hábitat se refiere a la estructura (vertical y horizontal) y composición de un solo tipo de vegetación o de uso del suelo (Stein y Kreft, 2015; Tews, et al., 2004).

En el paisaje, como espacio geográfico dentro de una región (Forman, 1995), las actividades humanas aunadas a la convergencia de diversos factores ambientales regionales y locales (Ricklefs, 1987; Shmida y Wilson, 1985; Willis y Whittaker, 2002), determinan la heterogeneidad ambiental, la cual se relaciona de manera positiva con la diversidad de especies (Benton et al., 2003; Stein et al., 2014; Stein y Kreft, 2015; Tews et al., 2004). Esta relación es variable para cada taxón, porque depende de cómo las especies responden al entorno (Bennett et al., 2006; Tews et al., 2004). Por lo general, los vertebrados con mayor capacidad de movimiento perciben el paisaje como un mosaico de hábitats (Bennett et al., 2006; Haslem y Bennett, 2008; Law y Dickman, 1998); por consiguiente, los factores ambientales regionales y las actividades humanas que modifican el paisaje inciden y se reflejan en los patrones de diversidad de estas especies. Algunos factores ambientales regionales inciden en mayor medida sobre la diversidad de especies, por ejemplo el clima, o algunos de sus elementos como la precipitación, y la variedad de hábitats (McCain y Grytnes, 2010; Nogués-Bravo et al., 2008); ésta última está

relacionada con las actividades humanas e influye de manera directa o indirecta sobre la diversidad de especies (Haines-Young, 2009; Lindenmayer, 2010).

En un paisaje modificado por el manejo los regímenes e intensidad de las prácticas o intervenciones pueden incrementar la heterogeneidad ambiental y, por lo tanto, afectar la diversidad de especies (Benton et al., 2003; Franklin y Lindenmayer, 2009; Haines-Young, 2009; Perfecto y Vandermeer, 2008); sin embargo, el resultado depende de si la modificación incluye el paisaje o solamente un tipo de hábitat (tipo de vegetación y de uso del suelo). Los regímenes de manejo pueden inducir a la homogeneización si su área se expande, como en el caso de las plantaciones con una sola especie de árbol, la ganadería o la agricultura de monocultivo (Benton et al., 2003; Western, 2001). En este caso, la heterogeneidad ambiental en el paisaje se reduce y produce un efecto negativo sobre la diversidad de especies (Benton et al., 2003; Laurance et al., 2013; Tschardt et al., 2005). Esta pérdida de heterogeneidad afecta las comunidades y grupos particulares de especies y se refleja de modo negativo en la riqueza de especies y en la abundancia de individuos (Benton et al., 2003; Tschardt et al., 2005; Turner y Chapin III, 2006; Western, 2001). En contraste, si la heterogeneidad se incrementa, se puede favorecer la riqueza de especies y la abundancia de individuos (Stein et al., 2014; Stein y Kreft 2015; Tews et al., 2004), aunque la abundancia puede estar limitada por el área disponible (Allouche et al., 2012). Por su parte, la fragmentación influye sobre la heterogeneidad del hábitat (aunque puede inducir a la heterogeneidad del paisaje y del hábitat en algunos casos) y afecta los patrones de abundancia de especies individuales, sobre todo aquellas con requerimientos particulares de hábitat o de distribución restringida (Fahrig, 2003; Franklin y Lindenmayer, 2009; Haila, 2002).

En las regiones tropicales las aves son un grupo de vertebrados muy diverso, pero la deforestación y la pérdida de hábitat a diferentes escalas amenazan esta diversidad, sobre todo a aquellas especies con rangos de distribución pequeños y especializadas en determinados hábitats

(Jetz et al., 2007; Sekercioglu et al., 2012; Sodhi et al., 2004). Este grupo, por su capacidad de vuelo, así como por ocupar y utilizar diversos hábitats, ha sido ampliamente estudiado a nivel de paisaje, lo que ofrece ciertas ventajas para dilucidar la relación de la heterogeneidad ambiental con su diversidad (Bennett et al., 2006; Stein et al., 2014). En un paisaje dado, la diversidad de especies de aves es favorecida por factores ambientales regionales relacionados con la altitud, la topografía, y la variedad de hábitats (Böhning-Gaese, 1997; Cueto y Casenave, 1999; Rahbek y Graves, 2001), aunque el efecto de esta última puede ser negativo al depender de la intensidad de los regímenes de manejo y de la combinación de hábitats. Además, algunos factores locales como la heterogeneidad de un hábitat concreto (principalmente aquellos con presencia de diversas especies de árboles) también favorecen la diversidad de aves (Batáry et al., 2011; Clough et al., 2009; Cunningham et al., 2008; Leyequién et al., 2010; Petit et al., 1999; Saab y Petit, 1992). En algunos casos, la extensión y la forma de estos hábitats contribuyen a la riqueza y abundancia de aves especialistas o generalistas, y de sus gremios alimenticios (Carrara et al., 2015; Luck y Daily, 2003; Martínez-Morales, 2005; Pineda-Díez de Bonilla et al., 2012). Cabe mencionar que algunos elementos conspicuos dispersos en el paisaje, como algunas especies de árboles aislados, pueden influir en la riqueza de especies de aves (Eshiamwata et al., 2006; Kissling et al., 2007; Luck y Daily, 2003; Pulido-Santacruz y Renjifo, 2010).

Es notorio que en la mayoría de los estudios a diferentes escalas espaciales y contextos del paisaje, el muestreo de la diversidad de aves se correlaciona con la heterogeneidad ambiental. Sin embargo, si consideramos un paisaje como un agregado de partes (un mosaico), es imprescindible tomar en cuenta su dinámica, la cual puede depender de componentes físicos, biológicos y sociales del entorno, que de modo inherente forman parte de la heterogeneidad, la conectividad del paisaje en el cual interactúan los organismos, y afectan la diversidad de especies (Bennett et al., 2006; Cadenasso et al., 2006; Duelli, 1997; Law y Dickman, 1998). En este

sentido, la presencia de la vegetación arbolada (sea como algún tipo de vegetación o de uso del suelo, área de cobertura arbolada, especies de árboles aislados o en grupos) emerge como un factor común y elemento inherente y funcional en la dinámica del paisaje que puede incidir en los patrones de diversidad de las especies de aves.

Por la complejidad de los paisajes manejados y de la convergencia de diversos factores ambientales sobre la diversidad de especies, se ha sugerido estudiar la relación de la diversidad de especies con las características del paisaje dentro de un marco integral y desde una perspectiva de mosaico (Bennett et al., 2006; Bhagwat et al., 2008; Cadenasso et al., 2006; Gardner et al., 2009; Melo et al., 2013). Este estudio somete a prueba la hipótesis de que una mayor heterogeneidad de unidades del paisaje, en particular en cuanto incluya una mayor riqueza de especies arbóreas, estará asociada a la ocurrencia de una mayor riqueza de especies de aves de diferentes gremios alimenticios. Estas relaciones pueden cambiar en función del grado de modificación del paisaje debido a actividades agropecuarias y proporcionar escenarios diferentes para la ejecución de planes conservación y desarrollo económico de índole regional. Con este fin, evaluamos la composición y estructura del paisaje y su efecto funcional sobre la riqueza de especies arbóreas y de aves de los gremios fitófagas, zoófagas y omnívoras observadas durante un año en un abigarrado mosaico de elementos de paisajes modificados a través de procesos ocurridos a lo largo de varios siglos en una región tropical del sur de México.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio se inscribe en un polígono que incluye un conjunto de paisajes modificados ubicados en la Planicie Costera del Pacífico de Chiapas y las colinas de las estribaciones de la Sierra Madre de Chiapas (Müllerried, 1957; 15 P 534872 E 1696112 N), a una

altitud menor de los 100 m (Figura 1). En su mayor parte, la topografía es relativamente plana con lomeríos que no rebasan los 350 m (CEIEG, 2013). Por su ubicación geográfica, topografía, clima regional y descripción de relictos de hace más de 50 años, inferimos que la vegetación original fue de selva alta y mediana perennifolia con bosque lluvioso de montaña baja hacia el norte y bosque estacional perennifolio hacia el sur (Breedlove, 1981; González-Espinosa et al., 2004; González-Espinosa y Ramírez-Marcial, 2013; Miranda, 1952; Pennigton y Sarukhán, 2005). La vegetación original es prácticamente inexistente; actualmente la cobertura arbórea está fragmentada y corresponde a vegetación secundaria en diferentes estados sucesionales (López-Cruz et al., 2010). Debido a las actividades económicas actuales en la región, en el paisaje actual predominan las plantaciones de mango, en algunos lugares mezcladas con potreros –tanto completamente abiertos como arbolados– y cultivos agrícolas anuales (Hanemann et al., 2008; Santa Cruz de León y Pérez Villalba, 2009). Sin embargo, también persisten algunos elementos del sistema de manejo ancestral (Declerck et al., 2010), por ejemplo, árboles aislados y dispersos, así como cercos vivos, que son bastante comunes en paisajes de América Central (Harvey et al., 2005; Otero-Arnaiz et al., 1999). La composición de especies de aves en estos paisajes es una combinación de las presentes en la Planicie Costera del Pacífico y en la Sierra Madre de Chiapas, en las cuales se han registrado al menos 537 y 366 especies, respectivamente (Rangel-Salazar et al., 2013). Actualmente, ya no se observan cuatro especies de aves reportadas para la región (Steadman et al., 2003; Apéndice I).

Análisis geográfico

A partir de una imagen del área de estudio SPOT-5 del año 2011 disponible en el Laboratorio de Información Geográfica y Estadística (LAIGE) de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), se trazaron seis sitios cuadrados (S1-S6), con una superficie de 1.2 km² cada uno. Cada sitio incluyó 12 parcelas o unidades de muestreo (P1-P12) con una superficie de 1.0 ha cada

una (100×100 m). Cinco de los sitios (excepto el S3) fueron trazados a partir de un punto seleccionado al azar sobre la imagen desde una cuadrícula sobrepuesta de fragmentos con cobertura arbolada (Figura 2). Para cada sitio y parcela se calculó la heterogeneidad, uniformidad, media del índice de forma, borde total, número de fragmentos (Tabla 1), y el área de cada hábitat o clase (CA). Los cálculos se realizaron con apoyo del *software* ArcGis 9.3 (ESRI®) y su extensión Patch Analyst 5 (Rempel et al., 2012). Se delimitaron y clasificaron las unidades de cobertura y tipos de vegetación o uso del suelo dentro de un polígono de 22.96 km² trazado sobre una imagen SPOT-5 del año 2011, la cual fue interpretada de manera visual y con el método de clasificación interdependiente (FAO, 1996) con el software ArcGis 9.3 (ESRI®; Figura 1). En todo el polígono se identificaron 15 tipos de coberturas y usos del suelo predominantes (hábitats). Se excluyeron áreas urbanas y peri-urbanas densamente pobladas, así como monocultivos de extensiones muy amplias para evitar interpretaciones sesgadas hacia estos tipos de paisajes (Tabla 2). A cada tipo de cobertura y de uso del suelo se le calculó el área y se establecieron dos categorías: áreas arboladas (*AA*) o áreas no arboladas (*AnA*), así como cinco subcategorías: plantaciones (*PL*), potreros arbolados (*PTb*), potreros abiertos (*Pta*), vegetación secundaria (*VS*), cultivos (*CL*). Para cada categoría y subcategoría se calculó la proporción de su área dentro del polígono y en los seis sitios. Medimos la heterogeneidad del paisaje en cada sitio y parcela con los índices de heterogeneidad (*H'*) y de uniformidad (*J'*) de Shannon (Magurran, 1988); para esta medida se usó el promedio del índice de forma (*MIF*), el borde total (*BT*), y el número de fragmentos (*NP*). Estas tres variables muestran consistencia y robustez con el cambio de la escala (Wu, 2004). La variedad de hábitat consistió en la suma de diferentes tipos de hábitat contenidos en cada parcela. La heterogeneidad del hábitat no se calculó; solamente se utilizó el concepto y se lo requirió para explicar o referir a algunos tipos de vegetación y del uso del suelo. Se calculó el área de cada hábitat y cada tipo de hábitat en conjunto: área arbolada (*AA*), área no

arbolada (*AnA*), vegetación secundaria (*VS*) y plantaciones (*PL*). Los valores de las variables de heterogeneidad del paisaje fueron calculados con el *software* ArcGis 9.3 (ESRI® y su extensión Patch Analyst 5 (Rempel et al., 2012).

Muestreo de vegetación arbórea y de poblaciones de aves

La vegetación arbolada se muestreó dentro de las 12 parcelas cuadrangulares con el uso de parcelas circulares concéntricas: (1) de 1,000 m² (radio de 18.6 m) para individuos arbóreos de > 30 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p., aproximadamente 1.30 m de altura), (2) de 500 m² (radio de 12.6 m) para individuos arbóreos de 10-30 cm de d.a.p., y (3) de 100 m² (radio de 5.8 m) para individuos arbóreos de 5-9.9 cm de d.a.p. (Ramírez-Marcial et al., 2001; Ramírez-Marcial et al., 2010) (Figura 3). Se recolectaron especímenes de las especies que no fue posible identificar en el terreno para su determinación botánica en el herbario con la consulta de Parker (2008) y Pennington y Sarukhán (2005)(Apéndice II); los especímenes se depositaron en el Herbario de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal. Las aves fueron identificadas con base en las guías de campo de Dunn y Garret (1997), Howell y Webb (1995), National Geographic Society (1987), Peterson y Chalif (1989) y así como con grabaciones de cantos (Duncan, 1993). Las aves fueron muestreadas de junio de 2012 a febrero de 2013; realizamos cuatro visitas a cada sitio en cuatro diferentes periodos y utilizamos la técnica de muestreo por puntos de conteo en cada una de las 72 parcelas (Buckland, 2006; Hutto et al., 1986). El muestreo se realizó de 0645 a las 1200 horas, con 15 minutos de observación con binoculares y cronómetro en cada punto. Únicamente registramos aquellas aves que utilizaron directamente la vegetación arbórea visibles desde el punto central del área de observación, o que pasaron por arriba o entre el dosel. Incluimos especies residentes y migratorias.

Diversidad de especies de árboles y aves

Para medir la diversidad de especies utilizamos la riqueza taxonómica de especies (S), la abundancia total de individuos (N) y el recíproco del índice de dominancia de Simpson ($1/D$) (Magurran, 1988; Rosenzweig, 1995). Para indicar el taxón en las variables, utilizamos un subíndice: diversidad de árboles (t), aves (b), aves omnívoras (o), fitófagas (f) y zoófagas (z). La clasificación de los gremios alimenticios (*bird feeding guilds*) se basó en información bibliográfica (De Graaf et al., 1985; Ornithology 2013; Stotz et al., 1996) y de observaciones en campo. Los valores de la riqueza de especies, abundancia, y diversidad de árboles, así como de las aves y sus gremios alimenticios se obtuvieron a partir del muestreo de las 12 parcelas en cada sitio; para los gremios alimenticios exceptuamos el índice de diversidad. Los valores del índice de diversidad de Simpson se calcularon con el *software Biodiversity Pro* ver. 2 (McAleece et al., 1997).

Análisis estadístico

Clasificamos las variables en tres grupos: (1) heterogeneidad del paisaje (H' , J' , MIF , BT y NP); (2) diversidad de especies: de árboles (S_t , N_t y $1/D_t$), de aves (S_b , N_b y $1/D_b$) y de gremios alimenticios (S_o , N_o , S_f , N_f , S_z , N_z); y (3) tipos de vegetación y de uso del suelo: área arbolada (AA), área no arbolada (AnA), vegetación secundaria (VS), y plantaciones (PL). La descripción de los sitios se realizó con base en el área ocupada por cada hábitat (tipos de hábitat en cada sitio S de 1.2 km^2 ($n = 6$)). Posteriormente, se realizó un análisis de similitud a partir del análisis de conglomerados (*cluster analysis*) (Jongman et al., 1995) de los hábitats en cada sitio. El valor utilizado para la aglomeración fue la proporción de área de cada hábitat por cada sitio, y se generó un dendrograma de dos criterios de agrupamiento jerárquico basado en la media y datos estandarizados. La interpretación de los dendrogramas se basó en el valor del indicador y del valor subordinado que se derivaron de la distancia euclídeana que separa los sitios. Los análisis se realizaron con *software JMP* v. 11. La descripción de la riqueza de especies de árboles, aves,

así como sus gremios alimenticios, se realizó para cada sitio con base en: los valores máximos, el promedio (± 1 error estándar de la media, EE), el coeficiente de variación (CV) y el rango o amplitud de los valores (R). En el caso de los gremios alimenticios, únicamente se describió la riqueza de especies y la abundancia total de individuos.

El análisis de las relaciones entre las variables de heterogeneidad ambiental y de diversidad de especies se realizó con correlación bivariada no paramétrica de Spearman (ρ). Debido al alto número de pruebas individuales de correlación (136), aplicamos una corrección del nivel de significancia con un criterio de Bonferroni (*experiment-wise error rate*) y fijamos una probabilidad de $P \leq 0.0004$ como el nivel de significancia estadística para la correlación (Sokal y Rohlf, 1995). Para detectar la respuesta de los patrones de la diversidad de especies de aves y gremios alimenticios a los tipos de cobertura y de uso de suelo a nivel de parcelas P ($n=72$), utilizamos un modelo de regresión múltiple no particionado de entrada ($Y = \mu + H' + J' + BT + MIF + NP + St + Nt + 1/Dt + AA + AnA + VS + PL + \varepsilon$). Los valores se ajustaron a un modelo lineal generalizado (GLM) y para la selección del modelo de salida se utilizó el criterio de información de Akaike corregido (AICc), con la mayor probabilidad (WAICc) de ser el mejor modelo de la serie. Las variables con valores continuos fueron transformadas a su logaritmo natural y los valores de proporciones a su raíz cuadrada (Sokal y Rohlf, 1995). Utilizamos como variables de respuesta las variables de diversidad de aves (S_b, N_b y $1/D_b$) y de sus gremios alimenticios ($S_o, N_o, S_f, N_f, S_z, N_z$) y como variables predictivas las de heterogeneidad del paisaje (H', J', MIF, BT y NP), de diversidad de árboles (S_t, N_t y $1/D_t$), y de tipos de cobertura (AA, AnA, VS y PL).

Resultados

Riqueza de árboles y aves en el área de estudio

En el paisaje registramos 101 especies de árboles (4,854 individuos) y 120 especies de aves (4,910 individuos). La mayoría de las especies de aves están representadas por el gremio zoófagas con 58 especies (48% del total) y 1,261 individuos (26% del total), una proporción menor por el gremio omnívoras con 43 especies (36% del total) y 1,936 individuos (39% del total), y en menor medida el gremio fitófagas con 19 especies (16%) y 1,713 individuos (35% del total). Detectamos 99 especies en la región de estudio que se comparten entre la Sierra Madre de Chiapas y la Planicie Costera del Pacífico de Chiapas; sólo 14 especies fueron exclusivas a la Sierra Madre, y siete a la Planicie Costera. Registramos 23 especies migratorias (19% del todas las especies - migratorias y no migratorias), que equivalen al 17% de las 137 especies migratorias registradas para la Planicie Costera de Chiapas.

Hábitats dentro de los sitios muestreados

En cuatro de los sitios muestreados la mayor parte del área (> 67%) fue arbolada (*AA*), con predominio de plantaciones (>28%), principalmente de mango con potrero (> 6%). Menos de 21% del área fue vegetación secundaria, principalmente selva degradada en todos los sitios (promedio de 9.2%). Los tipos de cobertura no arbolada (*AnA*) tuvieron una proporción elevada en los sitios S3 (55%) y S5 (56%), en las cuales la clase Potrero no arbolado ocupó una mayor extensión (>37%) que cualquier otro tipo de habitat (Tabla 2). De acuerdo al análisis de conglomerados, el hábitat Potrero abierto fue muy diferente de los otros hábitats, principalmente de la cerca viva (Figura 4). La clase Potrero abierto fue más extensa en los sitios S3 (40%), S5 (37%) y S6 (23%) (Tabla 2). El hábitat Selva degradada (*SD*) ocupó proporciones intermedias (2.5-19.4%) y se encontró en los cinco sitios, en menor medida en el S1. El hábitat Cerca viva ocupó las menores áreas en su extensión (<4%), pero fue un elemento estructural presente en los seis sitios (Tablas 2 y 3, Figuras 4 y 5).

Riqueza de especies de árboles y aves y heterogeneidad del paisaje en los sitios

Los valores más altos de la riqueza de especies de árboles y de aves se registraron en el sitio S6 (Tabla 4), en el cual se registraron también algunos de los valores más altos en abundancia de individuos. El sitio S4 tuvo el mayor valor del índice de diversidad de especies arbóreas, mientras que S6 tuvo el mayor valor de diversidad de especies de aves (Tabla 4). La riqueza de especies de aves omnívoras fue alta en los sitios S3, S4 y S6, y su abundancia fue alta en los sitios S3, S5 y S6. La riqueza y abundancia de aves fitófagas fue más alta en S5. La riqueza de especies de aves zoófagas fue más alta en S5 y su abundancia fue más alta en el sitio S6. El sitio S6 tuvo los valores más altos de riqueza y diversidad de especies de árboles, aves, así como de especies de los gremios omnívoros y zoófagas (Tabla 4). La mayor heterogeneidad del paisaje se encontró en el sitio S1, que tuvo valores altos del índice de heterogeneidad ($H' = 2.2$) y uniformidad ($J = 0.8$) y una ligera tendencia hacia formas irregulares ($MIF = 2.2$), una proporción elevada de borde total, y el mayor número de fragmentos ($BT = 6169.19$; $NP = 97$). El sitio S3 fue el de menor heterogeneidad ($H' = 1.6$; $J = 0.7$) y presentó una alta tendencia a formas irregulares ($MIF = 2.6$), borde total con valores intermedios ($BT = 56578.0$), así como la menor cantidad de parches ($NP = 61$) (Tabla 3).

El espaciamiento entre los sitios con base en la distancia euclidiana muestra que el sitio S3 se separó de los cinco restantes (Figura 5). En este sitio se pudieron observar tres fragmentos de Selva degradada de forma irregular ($MIF = 2.60$) que ocuparon 19.48% del área total; en contraste, dentro del mismo sitio se encontró un mayor proporción de Potrero abierto que en los demás sitios (Tabla 2, Figura 5). La heterogeneidad del paisaje en cada sitio (S) y parcela (P) dentro de ellos, y en conjunto, dependió de los diversos hábitats (tipos de vegetación y de uso del suelo) que conformaron la matriz de sitios y parcelas. Por ejemplo, el sitio S3 incluyó siete hábitats (Figura 6).

Riqueza de especies de árboles y aves y variedad de hábitats en parcelas

La riqueza de especies de árboles en las 72 parcelas de los seis sitios fue muy variable (1-29 especies). La riqueza de árboles mostró los valores más altos en algunas de las parcelas de los sitios S4 (29 especies) y S5 (28 spp.), valores intermedios en algunas parcelas de los sitios S1 (23 spp.) y S3 (19 spp.) y solo 15 especies en algunas parcelas de los sitios S2 y S6 (Tabla 4). Solamente se observaron menos de 5 especies de árboles en unas cuantas parcelas de los sitios S4 (4 especies), S2 (3) y S3 (1). La riqueza de especies de aves fue muy variable (9-32 especies). Los valores más altos de la riqueza de especies de aves en las 72 parcelas de los seis sitios fue relativamente menos variable: desde 27 especies en el sitio S4 hasta 32 en el S1. Solamente en una parcela del sitio S3 se registraron valores de riqueza de aves menores a 10 especies (9). Al nivel de las parcelas dentro de los sitios, se encontró que más de la mitad de ellas (39 de 72) incluyeron el hábitat cerca viva en extensión y arreglo variable. Se encontró que 20 de las 72 parcelas incluyeron dos hábitats (incluida la cerca viva), seguido de aquellas con un solo hábitat (7/72) y solamente cinco (5/72) tuvieron más de cuatro hábitats diferentes. Los hábitats más frecuentes fueron la plantación de mango con potrero (21/72), el potrero arbolado (20/72) y el potrero abierto (20/72) (Figura 6).

Heterogeneidad del paisaje y diversidad de árboles y aves

La abundancia total de individuos de especies de árboles (N_t) solamente se correlacionó con el borde total de los hábitats contenidos en las parcelas de todos los sitios (BT ; $\rho = 0.4260$, $P = 0.0002$, g.l. = 71) (Tabla 5). Las demás variables relacionadas con las especies de árboles no fueron significativas ($P > 0.0004$). Por su parte, la riqueza de especies de aves (S_b ; $\rho = 0.4242$, $P = 0.0002$, g.l. = 71) y la abundancia total de individuos observados ($\rho = 0.4378$, $P = 0.0001$, g.l. = 71) tendieron a ser mayores en los hábitats en los que se registraron los mayores valores de riqueza de árboles (Tabla 6). En cuanto a los gremios alimenticios de las aves, la riqueza de especies omnívoras se correlacionó de manera positiva con la riqueza de árboles ($\rho = 0.4380$, $P =$

0.0001, g.l. = 71). Finalmente, se encontraron asociaciones positivas de la riqueza de especies fitófagas (S_f) y zoófagas (S_z) con la abundancia total de las especies de aves (N_b) (Tabla 6).

Diversidad de aves, heterogeneidad del paisaje y la estructura arbórea

Se detectó que la riqueza de especies de aves respondió de manera acentuada a la riqueza de especies de árboles (WAICc = 0.96; modelo 1). Sin embargo, la abundancia de aves respondió a 12 variables (WAICc = 0.60; modelo 2), de las cuales solamente tres tuvieron un efecto significativo: el número de fragmentos (NP), la diversidad de árboles (I/Dt) y el área arbolada (AA). El índice de diversidad únicamente respondió a la medida del borde total (WAICc = 0.46; modelo 3) (Tabla 6). Se encontró que la mayoría de las variables para riqueza de especies y abundancia total de los gremios alimenticios dependieron de las variables de diversidad de árboles (Tabla 7). Solamente la riqueza de especies de aves omnívoras respondió a la riqueza de especies de árboles (WAICc = 0.94; modelo 3; Tabla 6). La abundancia total de aves omnívoras respondió a 12 variables, con una probabilidad marginal (WAICc = 0.50; modelo 4); de este modelo sólo tres variables tuvieron valores significativos (S_t , VS , PL). La abundancia total de aves fitófagas respondió a la diversidad de aves, con una probabilidad marginal (WAICc = 0.98; modelo 6). Las variables restantes de los gremios alimenticios respondieron a la diversidad de aves con una probabilidad muy baja (Tabla 7).

Discusión

Diversidad de especies en el paisaje

La heterogeneidad ambiental es considerado como un factor hipotéticamente determinante de la diversidad regional de especies (Currie, 1991). En este trabajo se encuentra evidencia de que en los paisajes estudiados la heterogeneidad ambiental ha favorecido la diversidad de especies de árboles y aves. En general, en el área de estudio factores ambientales de influencia regional como

la altitud, el clima y la variedad de hábitat (relacionado con las actividades humanas) tienen incidencia en el mantenimiento de su propia diversidad de especies. Sin embargo, factores que pueden tener influencia a nivel del paisaje como la variedad de hábitats del mosaico y la riqueza de especies de árboles pueden representar factores de mayor relevancia en cuanto a mantener la riqueza y abundancia de especies de aves y sus gremios alimenticios.

La diversidad de especies de árboles y aves en el paisaje estudiado se explica, en parte, por la altitud del área de estudio. Las diversas actividades humanas se realizan en su mayor parte dentro de un ligero gradiente altitudinal en las partes bajas (< 300 m de altitud), donde la diversidad de especies es generalmente mayor (McCain y Grytnes, 2010; Nogués-Bravo et al., 2008). Esto supone la influencia de las actividades humanas en la modificación del entorno con efectos colaterales en la diversidad de especies. En los paisajes estudiados encontramos que predominan las plantaciones de mango con potreros, potreros abiertos y potreros arbolados, los cuales reflejan las principales actividades económicas de la región (Hanemann et al., 2008; Santa Cruz de León y Pérez Villalba, 2009). Estas actividades productivas representan un proceso de modificación gradual del paisaje que supone deforestación del sitio y la homogeneización del mosaico de fragmentos de hábitats que se han efectuado durante más de un siglo. De continuar estos procesos, al igual que en otras regiones del mundo donde se ha estudiado esta tendencia, se acentuará la reducción de la heterogeneidad del paisaje con efectos negativos sobre la diversidad de especies de árboles y aves (Benton et al., 2003; Fahrig, 2003; Laurance et al., 2013; Tschardt et al., 2005). En efecto, en la región estudiada los paisajes con vegetación original, que correspondió a bosque tropical lluvioso y bosque lluvioso de montaña baja (González-Espinosa y Ramírez-Marcial, 2013; Miranda, 1952; Pennigton y Sarukhán, 2005) muestran que ha sido fragmentada severamente (López-Cruz et al., 2010). Esto podría explicar la ausencia de algunas especies de aves en la región (*Harpia harpyja*, *Ortalis vetula*, *Ara militaris* y *Cyrtonyx*

occelatus), mencionados por Steadman et al., (2003), dado que la fragmentación de la vegetación es una de las causas de la pérdida de hábitat y de especies de aves (Jetz et al., 2007; Sekercioglu et al., 2012; Sodhi et al., 2004).

El clima –que se relaciona con la altitud– y la variedad de hábitats son factores ambientales que a nivel regional inciden sobre la riqueza de especies (Currie, 1991; Nogués-Bravo et al., 2008; Willis y Whittaker 2002). En el caso de la vegetación arbolada, el clima predice en mayor medida la riqueza de especies de árboles; aunque son las combinaciones de la temperatura y la humedad las que favorecen el crecimiento vegetal y determinan la estacionalidad (González-Espinosa et al., 2004). Esta relación de las condiciones climáticas explica, en parte, la presencia de las 23 especies de aves migratorias latitudinales y el incremento temporal de la riqueza de especies de aves en el paisaje estudiado. Por otra parte, el número elevado de especies de aves (99 especies) que se comparten entre la región de la Sierra Madre y de la Planicie Costera de Chiapas se debe a la variedad de hábitats que genera la transición florística influenciada por el clima de las dos regiones, así como por la topografía (Cueto y de Casenave, 1999; Rahbek y Graves, 2001; Shmida y Wilson, 1985; Stein et al., 2014).

Aunque en la región existe un proceso predominante de homogeneización del paisaje, aún persiste un mosaico con diversos tipos de cobertura y de uso del suelo que se ha encontrado en otras regiones que funcionan como hábitats favorables para diversas especies y grupos de aves (Haslem y Bennett, 2008). Los remanentes de vegetación y potreros arbolados (Cunningham et al., 2008; Saab y Petit, 1992) han favorecido la persistencia de 58 especies aves zoófagas (rapaces e insectívoras) y 43 especies de aves omnívoras. Las plantaciones de cacao y café han favorecido a 19 especies de aves fitófagas (frugívoras y nectarívoros) y la presencia de los remanentes de bosque tropical, plantaciones de café y cacao han favorecido la presencia de 23

especies migratorias que los utilizan como sitios de refugio y alimentación (Bhagwat et al., 2008; Clough et al., 2009; Petit et al., 1999).

Lo anterior recalca la importancia del contexto del paisaje como factor que incentiva la diversidad de especies (Franklin y Lindenmayer, 2009; Haines-Young, 2009). En este sentido, podemos inferir que la variedad de hábitats en el mosaico, cuando se presentan algunas estructuras lineales (*stepping stones*) y fragmentos de vegetación (corredores), puede brindar funcionalidad y dinámica a los paisajes (Fahrig et al., 2010, Forman y Godron, 1981; Law y Dickman, 1998). Las cercas vivas conectan a las unidades del paisaje y permiten la interacción de los organismos en el mosaico, con la posibilidad de incrementar la riqueza y abundancia de árboles y de aves en el paisaje (Harvey et al., 2005; Pulido-Santacruz y Renjifo, 2010). Los fragmentos de selva degradada, la mayoría de forma irregular, como se muestra en sitio el S3 (Figura 6), representan fragmentos discretos de composición particular que favorecen a algunos grupos de especies (Haines-Young, 2009; Pickett y Rogers, 1997) e incrementan la riqueza de especies de árboles nativos y de aves (Cueto y de Casenave, 1999; Cunningham et al., 2008; Tews et al., 2004). La forma irregular de estos hábitats (selva degradada; Figura 6) no explica la alta diversidad de aves, pero se relaciona con la extensión y cantidad del borde del fragmento, el cual influye sobre la ocurrencia y abundancia de especies así como en la riqueza y composición de conjuntos de ellas (Bennett et al., 2006; Martínez-Morales, 2005). Es probable que el efecto predominante de la homogeneización del paisaje por la deforestación y el cambio de uso del suelo ha sido atenuado por estas características de los fragmentos de los paisajes en la región estudiada.

Riqueza de especies de árboles y aves y variedad de hábitat en parcelas.

La variedad o diversidad de hábitats es uno de los factores que intervienen en la diversidad de especies (Benton et al., 2003; Franklin y Lindenmayer, 2009; Law y Dickman

1998). Esta variedad es más notoria en la escala espacial de los sitios; con el cambio de escala al tamaño de las parcelas dentro de los sitios, la variedad se reduce y se expresa como homogeneización, aunque se mantienen algunas parcelas heterogéneas (por ejemplo en el sitio S3). Sin embargo, la riqueza de especies de árboles y aves en las parcelas permanece muy variable (S3 en la Figura 6). Esta variación de hábitat se deriva de los regímenes de manejo, al igual que la variación de la riqueza de especies de árboles (Perfecto y Vandermeer, 2008), aunque es posible un "efecto vecino" (Dunning et al., 1992) de un fragmento de vegetación original que favorezca la zoocoria que influya en la variedad especies de árboles. La condición relativamente homogénea de una parcela puede favorecer la riqueza y abundancia de especies de aves de algún taxón o gremio alimenticio (Bennett et al., 2006; Haslem y Bennett, 2008) aunque sus abundancias pueden variar de manera específica con el hábitat del taxón (Dunning et al., 1992; Tschardt et al., 2012). Algunas parcelas homogéneas con hábitats de Potrero abierto y Plantación de mango, pueden tener valores altos de riqueza de especies aves. Si se considera el contexto del paisaje, y en comparación con parcelas heterogéneas y (o) hábitats más heterogéneos, las parcelas homogéneas tenderán a tener valores mínimos posiblemente debido a la escasa heterogeneidad o complejidad de hábitat de las plantaciones monoespecíficas (Perfecto y Vandermeer, 2008; Tschardt et al., 2012). Si las parcelas con potrero abierto contienen cercas vivas pueden incrementar su riqueza de especies de árboles y de aves (Harvey et al., 2005), y por lo tanto, la variedad de hábitats favorece la riqueza de especies; sin embargo, si esta variedad de elementos del paisaje incrementa, el área efectiva disponible para cada especie se puede reducir (Allouche et al., 2012; Bennett et al., 2006), lo que da pauta a considerar un número adecuado de hábitats en los esquemas de manejo, así como la presencia de al menos una especie de árboles, con algunos individuos en las parcelas homogéneas.

Heterogeneidad del paisaje y la diversidad de árbol y aves

Las diversas relaciones de la heterogeneidad ambiental con la diversidad de especies de árboles y de aves es el resultado de la dinámica de los fragmentos del hábitat, de la interacción de los organismos en el mosaico de los paisajes en una región dada, así como de la intervención de procesos sociales, económicos y físicos (Bennett et al., 2006; Cadenasso et al., 2006; Gardner et al., 2009). Sin embargo, algunas relaciones son más fuertes debido a que subyace un elemento causal. La relación de la abundancia de especies de árboles con la cantidad de borde total que se encontró en este estudio ($\rho = 0.4260$, $P = 0.0002$, g.l. = 71) se debe a la cantidad y mezcla de hábitats en las parcelas, que de modo proporcional incrementan la cantidad de borde; es importante mencionar que el borde total en las parcelas explica en mayor medida la diversidad de especies de aves según el modelo 3 (Tabla 6). Esta relación puede ser más notoria si se agregan hábitats arbolados, como las plantaciones de mango (que aportan hasta 25 árboles por hectárea) y las cercas vivas (presentes en 39 de las 72 parcelas y que aportan hasta 186 individuos) (Figura 6). Algunos estudios reportan que las cercas vivas pueden proveer una densidad de hasta 323 árboles por km^2 en el paisaje, aunque la riqueza es comúnmente baja (sólo de 1.4-7.5 especies de árboles por cerca viva (Harvey et al., 2005; Pulido-Santacruz y Renjifo, 2010). Por lo tanto, la relación de la abundancia de árboles con la cantidad de borde de los fragmentos indica en cierta medida el efecto del manejo del paisaje (Perfecto y Vandermeer, 2008). Esto ocurre en las regiones tropicales, donde la vegetación original se reemplaza por otras formas de uso del suelo o de cobertura, como plantaciones o cultivo agrícolas (Lindenmayer, 2010).

Sin embargo, nuestros resultados indican que en el mosaico de las parcelas la riqueza de especies y la abundancia total de aves se relaciona en mayor medida con la riqueza de especies de árboles (Tabla 5) y no con la heterogeneidad del paisaje. Esto se explica porque los árboles son conspicuos en todo el paisaje, como lo han señalado en este sentido otros autores (Otero-Arnaiz et al., 1999), incluso a nivel de parcelas, así como por la combinación o variedad de hábitats que

tienen vegetación arbolada dentro del mosaico (Böhning-Gaese, 1997; Cueto y de Casenave, 1999; Stein y Kreft, 2015). Esta relación se refuerza en nuestros resultados con el modelo 1 (Tabla 6), en el cual la riqueza de especies de aves responde en mayor medida a la riqueza de árboles y no al área de hábitat. La abundancia de aves muestra una respuesta más compleja según el modelo 2 (Tabla 6), pero sólo tres variables inciden de modo significativo: (1) el número de fragmentos en el mosaico, el cual afecta de modo negativo y se debe a la reducción del área efectiva por el cambio (*trade-off*) de la relación área/heterogeneidad (Allouche, et al., 2012; Kadmon y Allouche, 2007); (2) el índice de diversidad árboles, que incide de modo negativo y (3) el área o superficie arbolada, la cual incide de modo positivo sobre la abundancia de aves al nivel local de fragmentos.

La relación de la riqueza de especies de los gremios alimenticios de las aves con las variables de heterogeneidad del paisaje es, la mayoría de las veces, con la riqueza de especies y abundancia de árboles (Tabla 6). Estas correlaciones se explican por la presencia de hábitats con vegetación arbolada y porque algunas especies de árboles inciden de manera directa en la riqueza de especies de un gremio alimenticio, por ejemplo las frugívoras (fitófagas) que utilizan con más frecuencia especies del género *Ficus*, *Inga*, *Miconia*, *Cecropia* y *Erythrina* (Eshiamwata et al., 2006; Kissling et al., 2007; Luck y Daily, 2003). Las especies de aves omnívoras y fitófagas utilizan las plantaciones de cacao y café, como ya se ha observado en otros estudios (Clough et al., 2009; Leyequién et al., 2010), mientras que las zoófagas (insectívoras y rapaces) utilizan los fragmentos de vegetación secundaria y los potreros abiertos y arbolados (Petit et al., 1999, Saab y Petit, 1992). En este sentido, el patrón de respuesta de acuerdo a los modelos de mayor probabilidad (Tabla 6) explica la alta dependencia de la riqueza de especies de gremios alimenticios con la superficie del área de la cobertura arbolada, por ejemplo el gremio de aves zoófagas. Aunque algunas de estas coberturas y tipos de uso del suelo, como las plantaciones de

mango y vegetación secundaria, pueden incidir de manera negativa en la abundancia de aves omnívoras.

En un conjunto de paisajes heterogéneos como los incluidos en la región de estudio, la riqueza de especies de aves y su abundancia están determinadas por la riqueza de especies de árboles, aunque en menor grado por la superficie de la cobertura arbolada, las plantaciones, o la vegetación secundaria; también influyen la variedad de hábitats y la heterogeneidad de algunos tipos de hábitats en el mosaico. Esto reafirma y complementa las tesis que sugieren que los paisajes, sobre todo en las regiones tropicales, no están formados por islas de vegetación dentro de una matriz inhóspita (Bennett et al., 2006; Haila, 2002; Janzen, 1988; Lindenmayer, 2010). Sin embargo, la vigencia de la relación especies-área (Rosenzweig, 1995) es patente a nivel local si está basada en la superficie de cobertura arbolada y de los hábitats individuales en el paisaje. Los factores ambientales de influencia regional inciden sobre los paisajes y determinan los patrones de diversidad de árboles y aves, aunque la diversidad de aves responde a la riqueza arbórea. Por lo tanto, composición y estructura de la vegetación arbórea emergen como inherente y funcional de los paisajes modificados en las regiones tropicales. Esta relación es prioritaria para el estudio de los patrones y procesos de la diversidad de aves a niveles local y del paisaje. Se recomienda integrar la cobertura arbolada en el estudio de la relación de la heterogeneidad del paisaje, principalmente en regiones tropicales. Dada la importancia de la riqueza de especies de árboles sobre la diversidad de aves, es imprescindible su uso en la restauración de la vegetación y así favorecer la conectividad dentro de y entre paisajes. Se sugiere el uso de la variedad de hábitats (tipos de cobertura y de uso de suelo) en el paisaje, así como de elementos conectores tales como los fragmentos de vegetación secundaria, cercas vivas y árboles aislados para

favorecer la conectividad y la funcionalidad de los paisajes modificados, de manera especial aquellos que se encuentran fuera de las áreas naturales protegidas.

Agradecimientos

Agradecemos Miguel Martínez Icó (ECOSUR) por su apoyo en la identificación de los ejemplares de herbario. El señor Porfirio Cruz Rojas ayudó en el muestro de la vegetación y José Raúl Vázquez Pérez apoyó en el trabajo de campo, en especial con la identificación de las aves. NJL agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarle una beca (CVU. 383214) para realizar los estudios de posgrado que hicieron posible el proyecto.

Referencias

- Aho, K. Derryberry, D. y Peterson T. (2014). Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology*, 95, 631–636.
- Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M. y Kadmon, R. (2012). Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 17495–17500.
- American Ornithologist Union (2013). *Birds of North and Middle America checklist*. Recuperado el 14 de febrero de 2013 en <http://checklist.AOU.org>
- Batáry, P., Báldi, A., Kleijn, D. y Tschardtke, T. (2010). Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proceedings of The Royal Society/Biological sciences*, 278, 1894–902.
- Bennett, A. F., Radford, J. Q. y Haslem, A. (2006). Properties of land mosaics: implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*, 133, 250–264.

- Benton, T. G., Vickery J. A. y Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution Trends*, 18, 182–188.
- Bhagwat, S. A., Willis, K. J., Birks, H. J. B. y Whittaker, R. J. (2008). Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 261–7.
- Böhning-Gaese, K. (1997). Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, 24, 49–60.
- Breedlove, D. E. (1981). *Flora of Chiapas. Part 1: Introduction to the Flora of Chiapas*. San Francisco, California: California Academy of Sciences.
- Buckland, S. T. (2006). Point transect surveys for songbirds: robust methodologies. *Auk*, 123, 345-357.
- Cadenasso, M. L., Pickett, S. T. A. y Grove, J. M. (2006). Dimensions of ecosystem complexity: Heterogeneity, connectivity, and history. *Ecological Complexity*, 3, 1–12.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., de Freitas, S. M. y Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, 184, 117–126.
- CEIEG (2013). Comité Estatal de Información Estadística y Geográfica de Chiapas. Gobierno del Estado de Chiapas: Recuperado el 13 de marzo, 2013 de: <http://www.ceieg.chiapas.gob.mx>
- Clough, Y., Dwi Putra, D., Pitopang, R. y Tschardtke, T. (2009). Local and landscape factors determine functional bird diversity in Indonesian cacao agroforestry. *Biological Conservation*, 142, 1032–1041.
- Cueto, V. R. y de Casenave, J. L. (1999). Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *Journal of Biogeography*, 26, 487–492.

- Cunningham, R. B., Lindenmayer, D. B., Crane M., Michael, D. y McGregor, C., Montague-Drake, R. y Fischer, J. (2008). The combined effects of remnant vegetation and tree planting on farmland birds. *Conservation Biology*, 22, 742–752.
- Currie, D. J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal- and plant -species richness. *The American Naturalist*, 137, 27-49.
- De Graaf, R., Tilghman, N. G. y Anderson, S. H. (1985). Foraging guilds of North American birds. *Environmental Management*, 9, 493–536.
- Declerck, F. A. J., Chazdon, R., Holl, K. D., Milder, J. C., Finegan, B., Martinez-Salinas, A., Imbach, P., Canet, L. y Ramos, Z. (2010). Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: past, present and future. *Biological Conservation*, 143, 2301–2313.
- Duelli, P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 62, 81–91.
- Duncan, C. D. (1993). *Fonoteca de las aves de Chiapas*. San Cristóbal de Las Casas: Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste.
- Dunn, J. y Garrett, K. (1997). *A field guide to warblers of North America*. Boston, Massachusetts: Houghton Mifflin.
- Dunning, J. B, Danielson B. J. y Pulliam, H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65, 169–175.
- Eshiamwata, G. W., Berens D. G., Bleher, B., Dean W. R. J. y Böhning-Gaese, K. (2006). Bird assemblages in isolated ficus trees in kenyan farmland. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 723–726.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.

- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M. y Martin, J. L. (2010). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, *14*, 101–112.
- FAO. (1996). Survey of tropical forest cover and study of change processes. Reporte, No. 130.
- Forman, R. T. T. (1995). Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, *10*, 133–142.
- Forman, R. T. T. y Godron, M. (1981). Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience*, *31*, 733–740.
- Franklin, J. F. y Lindenmayer, D. B. (2009). Importance of matrix habitat in maintaining biological diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*, 349–350.
- Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R. M., Harvey C. A., Peres, C. A. y Sodhi, N. S. (2009). Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, *12*, 561–582.
- González-Espinosa, M., Rey-Benayas, J. M., Ramírez-Marcial, N., Huston, M. A. y Golicher, D. (2004). Tree diversity in the northern Neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography*, *27*, 741-756.
- González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N. (2013). Comunidades vegetales terrestres. En *La biodiversidad en Chiapas: Estudio de estado, volumen II*. (pp. 21-42). México, Distrito Federal: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).
- Haila, Y. (2002). A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, *12*, 321–334.

- Haines-Young, R. (2009). Land use and biodiversity relationships. *Land Use Policy*, 26, S178–S186.
- Hanemann, P., Bourns, N. y Fertziger, I. (2008). Ataulfo mango in Chiapas. Microreporte 109. USAID.
- Hargrove, W. W. y Pickering, J. (1992). Pseudoreplication: a *sine qua non* for regional ecology. *Landscape Ecology*, 6, 251-258.
- Harvey, C. A., Villanueva, C., Villacís, J., Chacón, M., Muñoz, D., López, M., Ibrahim, M. y 14 autores más. (2005). Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 111, 200–230.
- Haslem, A. y Bennett, A. F. (2008). Birds in agricultural mosaics: the Influence of landscape pattern and countryside heterogeneity. *Ecological Applications*, 18, 185–196.
- Howell, S. N. G. y Webb, S. (1995). *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. London: Oxford University Press.
- Hutto, R. L., Pletschet, S. M. y Hendricks, P. (1986). A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *Auk*, 103, 593-602.
- Janzen, D. H. (1983). No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos*, 41, 402-410.
- Jetz, W., Wilcove, D. S. y Dobson, A. P. (2007). Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology*, 5, 1211–1219.
- Jongman, R. H. G., Ter Braak C. J. F. y Van Tongeren, O. F. R. (1995). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge, Cambridge: University Press.
- Kadmon, R. y Allouche, O. (2007). Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. *The American Naturalist*, 170, 443–54.

- Kissling, W. D, Rahbek, C. y Böhning-Gaese, K. (2007). Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proceedings of The Royal Society/Biological Sciences*, 274, 799–808.
- Laurance, W. F., Sayer, J. y Cassman, K. G. (2013). Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in ecology & evolution*, 29, 107–116.
- Law, B. S. y Dickman, C. R. (1998). The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. *Biodiversity and Conservation*, 333, 323–333.
- Leyequién, E., de Boer W. F. y Toledo, V. M. (2010). Bird community composition in a shaded coffee agro-ecological matrix in Puebla, Mexico: the effects of landscape heterogeneity at multiple spatial scales. *Biotropica*, 42, 236–245.
- Li, H. y Reynolds, J. F. (1995). On Definition and Quantification of Heterogeneity. *Oikos*, 73, 280–284.
- Lindenmayer, D. B. (2010). Landscape change and the science of biodiversity conservation in tropical forests: a view from the temperate world. *Biological Conservation*, 143, 2405–2411.
- López-Cruz, A., Alemán S. T., Pérez, F. M. y Farrera, S. O. (2010). Inventario florístico y estructura de la vegetación en fragmentos de bosque del municipio de Acacoyaga, Chiapas, México. *Lacandonia*, 4, 5–21.
- Lovett, G. M., Jones, C. G., Turner, M. G. y Weathers, K. C. (2006). Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes. En G. M. Lovett, C. G. Jones, M. G. Turner y Weathers, K. C. (Eds.), *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes* (pp 1-4). New York: Springer.
- Luck, G. W. y Daily, G. C. (2003). Tropical countryside bird assemblages: richness, composition, foraging differ by landscape context. *Ecological Applications*, 13, 235–247.

- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton, New Jersey: Princeton University.
- Martínez-Morales, M. A. (2005). Landscape patterns influencing bird assemblages in a fragmented neotropical cloud forest. *Biological Conservation*, 121, 117–126.
- McAleece, N., Lamshead, P. J. D. y Paterson G. L. J. (1997). *Biodiversity Pro.*
- McCain, C. M. y Grytnes-John, A. (2010). Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life Sciences*, 9, 1–10.
- Melo F. P. L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M. y Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 462–468.
- Miranda, F. (1952). *Vegetación de Chiapas, volumen I*. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas: Ediciones del Gobierno del Estado.
- National Geographic Society (1987). *Field guide to the birds of North America*. Washington, District of Columbia: National Geographic Society.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M. B., Romdal, T. y Rahbek, C. (2008). Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453, 216–219.
- Ornithology (2013). All About Birds. recuperado el 20 marzo, 2013 de:
<http://allaboutbirds.org>
- Otero-Arnaiz, A., Castillo, S., Meave, J. y Ibarra-Manriquez, G. (1999). Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas Coastal Plain, Mexico. *Biotropica*, 31, 243–254.
- Parker, T. (2008). *Trees of Guatemala*. Austin, Texas: The Tree Press.
- Pennigton, T. D. y Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México*. México, Universidad Nacional Autónoma de México: Fondo de Cultura Económica.

- Perfecto, I. y Vandermeer, J. (2008). Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134, 173–200.
- Peterson, R. T. y Chalif, E. L. (1989). *Aves de México*. México, Distrito Federal: Diana.
- Petit L. J., Petit, D. R., Christian, D. G. y Powell, H. D. W. (1999). Bird communities of natural and modified habitats in Panama. *Ecography*, 22, 292–304.
- Pickett, S. T. A. y Rogers, H. K. 1997. Patch dynamics: the transformation of landscape structure and function. En J. A. Bissonette (Eds.), *Wildlife and landscape ecology*. (pp. 101-127). New York: Springer.
- Pineda-Diez, de B. E., León-Cortés, J. L. y Rangel-Salazar, J. L. (2012). Diversity of bird feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in a human-modified landscape in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 28, 369–376.
- Pulido-Santacruz, P. y Renjifo, L. M. (2010). Live fences as tools for biodiversity conservation: a study case with birds and plants. *Agroforestry Systems*, 81, 15–30.
- Rahbek, C. y Graves, G. R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 4534–9.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y Williams-Linera, G. (2001). Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 154, 311-326.
- Ramírez-Marcial, N., Martínez, I. M. y Ishiki, I. M. (2010). Evaluación y monitoreo de la vegetación. En J. L. León-Cortés, E. J. Naranjo, N. Ramírez-Marcial, J. L. Rangel-Salazar, A. Horvath, A. Muñoz-Alonso, M. I. Ishiki (Eds). *Manual para el reconocimiento, evaluación y monitoreo de la diversidad biológica*. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas: ECOSUR.

- Rangel-Salazar, J. L., Enríquez, R. P.L., Altamirano, M. A., Macías C. C., Castillejos C. E., González D. P., Martínez O. J. A. y Vidal R. R. M. (2013). Diversidad de aves: un análisis espacial. En Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Gobierno del Estado de Chiapas (Eds). *La Biodiversidad en Chiapas: estudio de Estado*. México.
- Rempel, R. S., Kaukinen, D. y Carr, A. P. (2012). *Patch analyst and patch grid*. Thunder Bay, Ontario: Ministry of Natural Resources. Centre for Northern Forest Ecosystem Research.
- Resaco, J., Bruna, E. M., Haddad, N. M., Banks-Leite, C. y Margules, C. R. (2016). The contribution of theory and experiments to conservation in fragmented landscapes. *Ecography*, 39, 1–10.
- Ricklefs, R. E. (1987). Community: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Saab, V. A. y Petit, D. R. (1992). Impact of pasture development on winter bird communities in Belize, Central America. *The Condor*, 94, 66–71.
- Santa Cruz de León E. E., Pérez, V. E. (2009). Atraso económico, migración y remesas: el caso del soconusco, Chiapas, México. *Convergencia, Revista de Ciencias Sociales*, 50, 57–77.
- Sekercioglu, Ç. H., Primack, R. B. y Wormworth, J. (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation*, 148, 1–18.
- Shmida, A. y Wilson, M. V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12, 1–20.

- Sodhi, N. S., Liow, L. H. y Bazzaz, F. A. (2004). Avian extinctions from tropical and subtropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35, 323–345.
- Sokal, R. R. y Rohlf F. J. 1995. *Biometry*. New York: Freeman.
- Steadman, D. W., Tellkamp, M. P. y Awake, T. A. 2003. Prehistoric exploitation of birds on the Pacific Coast of Chiapas, Mexico. *The Condor*, 105, 572–579.
- Stein, A., Gerstner, K. y Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17, 866–880.
- Stein, A. y Kreft, H. (2015). Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews*, 90, 815–836.
- Stotz, D. F, Fitzpatrick J. W, Parker III T. A. y Moskovits D. K. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. Chicago: The University Chicago Press.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. y Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, 79–92.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. y Thies, Carsten. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857–874.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., y 19 autores más. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes –eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87, 661–685.
- Turner, M. G. (1989). Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 171–197.

- Turner, M. G. y Chapin III, F.S. (2006). Causes and consequences of spatial heterogeneity in ecosystem function. En G. M. Lovett, C. G. Jones, M. G. Turner y Weathers, K. C. (eds.). *Ecosystem function in heterogeneous landscapes* (pp. 9-30). New York: Springer.
- Western, D. (2001). Human-modified ecosystems and future evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98. 5458–65.
- Wiens, J. A. (1995). Habitat fragmentation: island vs landscape perspectives on bird conservation. *Ibis*, 137. S97–S104.
- Willis, K. J. y Whittaker, R. J. (2002). Species diversity –scale matters. *Science*, 295, 1245–1247.
- Wu, J. (2004). Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. *Landscape Ecology*, 19, 125–138.

Leyendas de las figuras

Figura 1. Ubicación del polígono estudiado entre la Sierra Madre de Chiapas y la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas, México. Se muestran en el mapa de Chiapas, y separadas por una línea continua, las regiones fisiográficas propuestas para el estado por Müllerried (1957).

Figura 2. Diseño de muestreo sobre el polígono del área de estudio. S = sitios y P = parcelas. Se muestra la ubicación y, con mayor detalle y a modo de ejemplo, la estructura del sitio S3 que contiene 12 parcelas ubicadas a una distancia de 250-300 metros entre ellas. Los diferentes tonos de sombra indican diferentes tipos de uso del suelo; las áreas más oscuras corresponden a la vegetación arbórea.

Figura 3. Métodos utilizados para el muestreo de la vegetación y las poblaciones de aves en los diferentes tipos de cobertura y uso del suelo en paisajes modificados de la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas, México.

Figura 4. Agrupamiento de tipos de cobertura y uso de suelo (hábitats) en paisajes modificados de la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas, México.

Figura 5. Distribución espacial entre los sitios muestreados (S1-S6) con base en la distancia euclidiana de acuerdo a las variables (H' , J' , MIF , BT , NP) en un paisaje modificado de la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas, México.

Figura 6. Riqueza de especies de árboles (S_t) y aves (S_b) y variedad de hábitats (V_h) en cada una de las 12 parcelas de cada uno de los seis sitios (S1-S6) ubicados en la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas, México.. En negritas se señalan los valores máximos de cada variable en cada sitio. Las parcelas se presentan en orden creciente de riqueza de especies de árboles.

Tabla 1. Variables (*metrics*) utilizadas para evaluar la heterogeneidad de los paisajes en los sitios y parcelas en una región con paisajes modificados por actividades humanas en la Planicie Costera del Pacífico de Chiapas, México.

VARIABLES	DESCRIPCIÓN
H'	Índice de diversidad del paisaje o de heterogeneidad de Shannon; es una medida de la diversidad de los tipos de fragmentos de hábitat o clases de cobertura. $H' = -\sum (p_i \cdot \ln p_i)$ donde p_i es la proporción del paisaje ocupada por cada tipo de fragmento o clase i .
J'	Índice de uniformidad de la diversidad del paisaje, conocido como índice de uniformidad o de equidad de Shannon; se basa en la homogeneidad paisajística, $J' = -\sum (p_i \cdot \ln p_i) / \ln m$, donde p_i es la proporción del paisaje ocupado por el tipo de fragmento (clase de cobertura) i , y m es el número de tipos de fragmentos (clases) presentes en el paisaje, excluyendo el borde del paisaje, si se presenta.
MIF	Promedio del índice de la forma del fragmento; es el promedio de la medida estandarizada del borde total que se ajusta para el tamaño del paisaje de cada fragmento, o de todos ellos, $MIF = 0.25E^* / \sqrt{A}$, donde E^* es la longitud total (m) del límite del paisaje; incluye el límite interior de algunos o todos los segmentos del límite; A es el área total de la unidad del paisaje (m^2).
BT	Borde total; es la suma de los perímetros de todos los fragmentos en el paisaje.
NP	Número de fragmentos (NP); es la cantidad de fragmentos en el paisaje i , $NP = n_i$.

Tabla 2. Tipos de vegetación y de uso del suelo (hábitats o unidades del paisaje) detectados en un conjunto de paisajes modificados por las actividades humanas agropecuarias en la Planicie Costera del Pacífico de Chiapas, México.

Abreviatura	Descripción de los hábitats
<i>At</i>	<p>Acahual temprano: área dedicada al cultivo anual cuando es vegetación secundaria en regeneración temprana (1-4 años; barbecho) después del abandono de un terreno agrícola; el terreno generalmente será utilizado nuevamente para el cultivo. Son áreas muy pequeñas (0.25 –1.0 ha), dominadas por especies pioneras herbáceas o arbustivas; ocasionalmente incluyen algunas especies de árboles introducidos o nativos de sucesión inicial o intermedia como el laurel (<i>Cordia alliodora</i>) o frutales como el mango (<i>Mangifera indica</i>), (mamey) <i>Pouteria sapota</i> y aguacate (<i>Persea americana</i>).</p>
<i>AI</i>	<p>Acahual intermedio: área dedicada al cultivo ocasional, con vegetación secundaria en fase de regeneración leñosa inicial o intermedia (>4 años) después del abandono del uso agrícola del terreno. Predominan árboles de sucesión intermedia de 15-20 m de altura, como laurel (<i>Cordia alliodora</i>), <i>Cecropia obtusifolia</i>, <i>Platymiscium dimorphyrum</i>, castaño (<i>Sterculia apetala</i>), y con menor frecuencia achiote (<i>Bixa orellana</i>); es común la presencia de un denso sotobosque y bejucos.</p>
<i>Aa</i>	<p>Acahual avanzado: área dedicada al cultivo ocasional con vegetación secundaria en fase de regeneración intermedia (>10 años) después del abandono del terreno. Por lo general, la vegetación arbórea es rozada y talada y el terreno reutilizado para establecer potreros o plantaciones de monocultivos de especies arbóreas. Predominan las especies de árboles nativos de sucesión intermedia o avanzada de hasta 25 m de altura como laurel (<i>Cordia alliodora</i>), <i>Schizolobium parahyba</i>, <i>Sapium</i> sp. e <i>Hymenaea courbaril</i>; el sotobosque es poco denso y a veces con algunos árboles de</p>

cacao (*Theobroma cacao*).

- CL* Cultivos de ciclo anual: área dedicada al cultivo de maíz, frijol, calabaza, pepino, chía o combinaciones de éstos; en ocasiones presentan algunas especies de árboles aislados como laurel (*Cordia alliodora*), mango (*Mangifera indica*), mamey (*Pouteria sapota*) y aguacate (*Persea americana*).
- CV* Cerco vivo: árboles en línea, utilizados para delimitar predios o áreas de cultivo. Contienen diversas especies de árboles como *Platymiscium dimorphum*, cedro (*Cedrela odorata*), laurel (*Cordia alliodora*), naranja (*Citrus sinensis*). En ocasiones predomina *Jatropha curcas*, *Erythrina* sp., o *Stemmadenia donnell-smithii*; por lo general, los árboles son podados para evitar sombra sobre el pasto o el cultivo agrícola anual.
- Hr* Plantaciones de traspatio o huertos: terreno contiguo a las casas o ranchos. Generalmente presentan árboles frutales cítricos: limón (*Citrus × limon*), naranja (*Citrus sinensis*), y mandarina (*Citrus aurantium*); árboles maderables (*Cedrela odorata* y *Roseodendron donnell-smithii*), así como arbustos y hierbas comestibles o medicinales para el comercio local o autoabasto.
- Otros* Incluye asentamientos humanos como poblados pequeños, carreteras pavimentadas, caminos de terracería y veredas que conectan predios.
- PBS* Plantaciones bajo sombra: café (*Coffea arabica*), cacao (*Theobroma cacao*), o ambas en combinación con árboles del género *Inga*, *Lonchocarpus guatemalensis*, y *Aspidosperma megalocarpon*.
- PM* Plantaciones monoespecíficas de mango (*Mangifera indica*), generalmente de hasta 20 metros de altura, con abundante dosel y sin sotobosque. Algunas veces incluyen individuos de árboles nativos como el laurel (*Cordia alliodora*), roble (*Tabebuia rosae*) y aguacate (*Persea americana*); los árboles de mango son podados en una temporada determinada y son fumigados y fertilizados anualmente.

- PMP* Plantaciones de mango (*Mangifera indica*) y potrero: generalmente son terrenos extensos dedicados principalmente a la ganadería, con árboles de mango de hasta 10 metros de altura en combinación con algunos individuos de arboles nativas como *Andira inermis*, laurel (*Cordia alliodora*) y roble (*Tabebuia rosae*); los árboles de mango son podados en temporada determinada y son fumigados y fertilizados anualmente.
- Pr* Plantaciones monoespecíficas de palma africana (*Elaeis guineensis*): pequeñas extensiones, no comunes, con árboles de hasta 15 metros de altura, abundante dosel y sin sotobosque.
- PTa* Potrero abierto: terreno extenso con predominancia de pastos, dedicados exclusivamente a la ganadería, con o sin árboles aislados (1-3/ha) de laurel (*Cordia alliodora*), roble (*Tabebuia rosae*), *Guazuma ulmifolia* y *Acacia cornigera*; todos están delimitados por cercas vivas.
- PTb* Potrero arbolado: área dedicada a la ganadería con árboles de varias especies y tamaños (>5 individuos/ha). Predominan las especies nativas de etapas intermedias o avanzadas de la sucesión, como laurel (*Cordia alliodora*), *Platymiscium dimorphyrum*, roble (*Tabebuia rosea*), *Schizolobium parahyba* y *Andira inermis*; todos presentan cercas vivas.
- Py* Plantaciones monoespecíficas de papaya (*Carica papaya*): alcanzan hasta 2 m de altura, son de pequeña extensión (<4 ha) y poco frecuentes; sin sotobosque.
- SD* Selva degradada: vegetación densamente arbolada, generalmente con especies nativas de 25-35 m de altura como: *Platymiscium dimorphyrum*, *Schizolobium parahyba*, cedro (*Cedrela odorata*), *Quararibea funebris*, *Hymenaea courbaril* y *Roseodendron donnell-smithii*. En ocasiones presentan cacao (*Theobroma cacao*) o mango (*Mangifera indica*). El dosel es denso, el sotobosque ralo y presenta tocones de árboles nativos en diferentes estados de descomposición como resultado de la tala selectiva efectuada por muchos años.

R Vegetación riparia: adyacente a corrientes de agua perenne con árboles de vegetación primaria de hasta 30 m de altura en combinación con especies introducidas y de etapas intermedias de la sucesión, algunas plantadas como *Andira inermis* e *Inga* spp. También presenta varias especies de árboles nativos de *Ficus* spp, y el sauce (*Salix humboldtiana*).

Tabla 3. Porcentaje individual y promedio (± 1 error estándar de la media, EE) de los diferentes tipos de cobertura y de uso del suelo (hábitat) en seis sitios (S) evaluados en la Planicie Costera de Chiapas: área arbolada (AA), área no arbolada (Ana), plantaciones (PL), vegetación secundaria (VS), cultivos (CL), potrero arbolado (PTa), cerca viva (CV), huerto (Hr), plantación de palma (Pr), papaya (Py), plantaciones bajo sombra (café y cacao; PBS), plantaciones de mango (PM), plantaciones de mango con potrero (PMP), selva degradada (SD), vegetación riparia, adyacente a corriente de agua perenne (R), acahual avanzado (Aa), acahual intermedio (Ai), acahual temprano (At), y carreteras, caminos no pavimentados y veredas (Otros).

Hábitat	S1	S2	S3	S4	S5	S6	Promedio ± 1 EE (%)	Rango (%)
AA	72.59	83.42	44.91	75.02	43.61	67.03	64.43 \pm 6.53	39.81
PL	50.33	44.86	16.04	49.53	10.62	28.51	33.32 \pm 6.94	39.72
CV	2.22	1.09	2.57	2.43	3.21	3.96	2.58 \pm 0.40	2.87
Hr	0.23	0.09	-	-	-	-	0.05 \pm 0.00	0.23
PBS	11.76	15.77	-	8.98	-	16.77	8.88 \pm 2.85	16.77
PM	10.04	20.19	-	15.65	0.14	0.70	7.79 \pm 3.6	20.19
PMP	26.09	6.49	13.47	22.47	7.26	6.87	13.77 \pm 3.6	19.60
Pr	-	0.06	-	-	-	0.21	0.04 \pm 0.00	0.21
Py	-	1.17	-	-	-	0.00	0.19 \pm 0.00	1.17
PTb	6.74	28.29	9.39	15.19	11.68	20.18	15.24 \pm 3.26	21.55
VS	15.52	10.27	19.48	10.30	21.32	18.34	15.87 \pm 2.04	11.05
Ai	6.53	4.30	-	4.71	0.03	4.79	3.39 \pm 1.22	6.53
Aa	6.45	-	-	-	9.71	-	2.69 \pm 1.63	9.71
R	-	-	-	-	-	3.76	0.63 \pm 2.44	3.76
SD	2.54	5.97	19.48	5.59	11.57	9.79	9.16 \pm 2.44	16.94
Ana	27.41	16.58	55.09	24.98	56.39	32.97	35.57 \pm 6.76	39.81
CL	17.42	11.05	12.31	16.12	6.60	4.95	11.41 \pm 2.04	12.46

<i>PTa</i>	3.65	-	40.49	4.17	37.39	22.79	18.08 ± 7.34	40.49
<i>VS</i>	3.62	4.23	0.96	2.08	8.92	3.21	3.84 ± 1.22	7.96
<i>At</i>	2.72	1.30	1.32	2.62	3.48	2.02	2.24 ± 0.40	2.18
<i>Otros</i>								

Tabla 4. Promedio (± 1 error estándar de la media, EE), coeficiente de variación (CV) y rango (R) de las variables (Var) asociadas a la riqueza de árboles, aves y gremios alimenticios y a la heterogeneidad del paisaje en los sitios (S). Riqueza taxonómica = S abundancia total = N y diversidad = I/D , árboles = t , aves = b , aves omnívoras = o , aves fitófagas = f , aves zoófagas = z . Índice de heterogeneidad = H' , índice de uniformidad = J' , media del índice de forma = MIF , borde total = BT , y número de parches = NP . En negritas se señalan los valores de las variables que exceden el promedio para los seis sitios; todos los casos corresponden al sitio S6.

Var	S1	S2	S3	S4	S5	S6	Promedio \pm 1 EE	CV	R
S_t	53	48	51	63	48	57	53.3 ± 0.9	10.9	15
N_t	906	560	921	692	807	823	784.8 ± 22.8	17.5	361
I/D_t	6.5	12.7	3.1	17.5	6.7	7.5	9.0 ± 0.8	57.2	14.36
S_b	68	71	68	69	77	82	72.5 ± 0.9	7.9	14
N_b	660	788	983	820	838	821	818.3 ± 17.2	12.6	323
I/D_b	27.6	19.1	25.4	14.5	32.4	32.6	25.3 ± 1.2	28.6	6
S_o	23	23	26	26	25	29	25.3 ± 0.3	8.8	6
N_o	147	157	236	179	215	206	190 ± 5.8	18.3	89
S_f	15	14	12	14	15	18	14.6 ± 0.3	13.4	6
N_f	111	116	102	124	126	88	111.1 ± 2.3	12.9	38
S_z	30	34	30	29	37	35	32.5 ± 0.5	10.0	8
N_z	115	128	139	112	125	145	127.3 ± 2.1	10.1	33
H'	2.2	2.0	1.6	2.1	1.9	2.1	2.0 ± 0.0	10.5	0.6
J'	0.8	0.7	0.7	0.8	0.7	0.8	0.7 ± 0.0	7.4	0.1
MIF	2.2	2.0	2.6	2.3	2.4	2.1	2.2 ± 0.0	8.8	0.6
BT	61693	44722	56318	54370	56606	65756	56578.0 ± 1192.3	12.6	21035
NP	97	66	61	71	63	76	72.3 ± 2.2	18.3	36

Tabla 5. Resumen de correlaciones parciales ($P \leq 0.1$) entre variables del paisaje (H' , J' , MIF , BT , NP), variables de diversidad de: árboles (S_t , N_t , $1/D_t$), aves (S_b , N_b , $1/D_b$), y sus gremios alimenticios (S_o , N_o , S_f , N_f , S_z , N_z). H' = índice de heterogeneidad de Shannon, J' = índice de uniformidad de Shannon, MIF = promedio del índice de forma, BT = borde total, NP = número de parches, S = riqueza taxonómica, N = abundancia total, $1/D$ = índice inverso de diversidad de Simpson. Árboles (t), aves (b), aves omnívoras (o), aves zoófagas (z), aves fitófagas (f). * Los valores con una $P \leq 0.0004$ son significativos de acuerdo al criterio de Bonferroni.

	Variable		ρ de Spearman	P
Árboles	S_t	H'	0.2263	0.0559
	N_t	BT	0.4260	0.0002*
	N_t	NP	0.3887	0.0007
	N_t	MIF	0.3448	0.0030
	$1/D_t$	MIF	-0.3854	0.0008
Aves	S_b	S_t	0.4242	0.0002*
	N_b	S_t	0.4378	0.0001*
	N_b	$1/D_t$	0.2386	0.0435
	N_b	BT	0.2231	0.0596
	$1/D_b$	MIF	-0.2310	0.0509
Aves omnívoras	S_o	S_t	0.4380	0.0001*
	S_o	$1/D_b$	0.3202	0.0061
	S_o	N_t	0.2527	0.0322
	N_o	S_t	0.3785	0.0010
	N_o	N_t	0.3367	0.0038
	N_o	NP	0.2396	0.0426
	N_o	BT	0.2483	0.0355
Aves fitófagas	S_f	N_b	0.4181	0.0003*
	S_f	$1/D_t$	0.2655	0.0242
	S_f	N_o	0.2481	0.0356
	S_f	S_t	0.2229	0.0599

	N_f	S_b	0.2784	0.0179
	N_f	I/D_t	0.2714	0.0211
	N_f	S_t	0.2322	0.0497
	N_f	I/D_b	-0.3104	0.0080
Aves zoófagas	S_z	N_b	0.4176	0.0003*
	S_z	I/D_b	0.3423	0.0032
	S_z	S_o	0.2495	0.0346
	S_z	J'	0.2455	0.0376
	N_z	S_o	0.3672	0.0015
	N_z	I/D_b	0.2842	0.0155
	N_z	I/D_t	0.2404	0.0419

Tabla 6. Modelos con mejor ajuste y menor AIC que explican la riqueza taxonómica (S_b), abundancia total (N_b), y diversidad de especies (I/D_b) de aves a escala de las parcelas. Variables predictivas como en Tabla 1. K = número de parámetros, AICc = Criterio de información de Akaike corregido, Δ AICc = diferencia entre el AICc del modelo i y el modelo AICc más bajo, WAICc = probabilidad de que el modelo es el mejor de los modelos de la serie. O-O = ordenada al origen.

	Modelo	K	AICc	Δ AICc	WAICc		<i>t</i>
1	$S_b - S_t$	3	-10.79	0	0.96	O-O	42.852***
						S_t	4.192***
2	$N_b -$ $H' + J' + MIF +$ $BT + NP + S_t + N_t$ $+ I/D_t + AA +$ $AnA + VS + PL$	14	9.60	0	0.60	O-O	13.730***
						H'	1.286
						J'	-1.470
						MIF	-0.839
						BT	0.187
						NP	-0.659**
						S_t	2.76
						N_t	0.044
						I/D_t	-0.091*
						AA	1.249***
						AnA	1.916
VS	-2.276						
Pl	-3.894						
3	$I/D_b - BT$	3	561.66	0	0.46	O-O	10.590***
						BT	-2.93**

* = $P < 0.01$, ** = $P < 0.001$, *** = $P < 0.0001$.

Tabla 7. Modelos con mejor ajuste y menor AIC que explica la riqueza taxonómica (S) y abundancia total (N) de gremios alimenticios de aves a nivel parcela. H' = heterogeneidad, J' = uniformidad, MIF = promedio del índice de forma, NP = número de parches, S_t = riqueza de árboles, N_t = abundancia total de árboles, I/D_t = diversidad de especies de árboles, AA = área arbolada, AnA = área no arbolada, VS = vegetación secundaria, PL = plantaciones. K = número de parámetros, $AICc$ = Criterio de información de Akaike corregido; $\Delta AICc$ = diferencia entre el $AICc$ del modelo i y el modelo $AICc$ más bajo; $WAICc$ = Probabilidad de que el modelo es el mejor de los modelos de la serie; O-O = ordenada al origen. Aves omnívoras (o), aves zoófagas (z), aves fitófagas (f).

	Modelo	K	AICc	$\Delta AICc$	WAICc		t
1	$S_z - VS$	3	42.08	0	0.20	O-O	43.32***
						V_S	1.93 ^{0.05}
2	$N_z - S_t$	3	60.98	0	0.28	O-O	19.377***
						S_t	2.173*
3	$S_o - S_t$	3	67.21	0	0.94	O-O	14.96***
						S_t	4.13***
4	$N_o - H' + J' + MIF + BT$	14	86.26	0	0.50	O-O	5.467***
	+ $NP + S_t + N_t + I/D_t$					H'	0.284
	+ $AA + AnA + VS + PL$					J'	-1.274
						MIF	-1.168
						BT	0.811
						NP	-0.502
						S_t	2.701**
						N_t	0.687
						I/D_t	-1.086
						AA	1.345
						AnA	1.958
						VS	-2.11*
						PL	-3.403**

5	$S_f - I/D_t$	3	39.64	0	0.45	O-O	2537***
						I/D_t	2.52*
6	$N_f - I/D_t$	3	67.09	0	0.50	O-O	27.37***
						I/D_t	3.333**

• = $P < 0.01$, ** = $P < 0.001$, *** = $P < 0.0001$.