



El Colegio de la Frontera Sur

Avifauna en un Paisaje Antropizado en el  
Parque Estatal de la Sierra, Tabasco

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Doctor en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable

por

Stefan Louis Arriaga Weiss

2008

# CONTENIDO

DEDICATORIA.....	iv
AGRADECIMIENTOS.....	v
RESUMEN.....	vi
SUMMARY .....	vii
INTRODUCCIÓN .....	1
<i>El estudio de la fragmentación.....</i>	2
<i>Consecuencias de la fragmentación sobre las comunidades de aves.....</i>	8
<i>Reducción de tamaño.....</i>	9
<i>Efecto de Borde.....</i>	11
<i>Efectos sinérgicos de la fragmentación sobre las aves .....</i>	12
<i>Preguntas e Hipótesis.....</i>	13
<i>Objetivos.....</i>	16
LA ZONA DE ESTUDIO .....	16
<i>Caracterización de la zona de estudio.....</i>	16
<i>Descripción histórica de la configuración del paisaje en la zona de estudio.....</i>	20
MÉTODOS .....	26
<i>Descripción del Hábitat .....</i>	27
RESULTADOS.....	31
<i>Composición y Estructura de la Comunidad a Nivel de Paisaje .....</i>	31
<i>Especies Residentes de los Fragmentos.....</i>	38
<i>Caracterización del hábitat.....</i>	40
En general, cinco de las seis variables consideradas difirieron significativamente entre las clases de fragmentos: COBHE, COBARBO, ALTARB, DENARB, and GPH (KW: 4.3 - 64.0, todas $p < 0.05$ ; cuadro 7). .....	40
Cuadro 7. Media y desviación estandard (entre paréntesis) de los valores de las variables del hábitat en el fragmento grande (FG), fragmentos medianos (FM) y pequeños (FP). .....	41
<i>Respuestas de Gremios.....</i>	43
DISCUSIÓN .....	45
<i>La comunidad de aves del paisaje de la Sierra .....</i>	45
<i>Respuestas de los gremios a las variables del hábitat.....</i>	53
En general, los 11 gremios alimenticios identificados estuvieron representados por igual en todos las clases de fragmentos, excepto los carroñeros que solo estuvieron presentes en los fragmentos pequeños. Los datos de este estudio sugieren que la presencia de especies frugívoras arbóreas de distribución amplia (e. g. <i>Amazona autumnalis</i> , <i>A. albifrons</i> , <i>Aratinga nana</i> y <i>Ramphastos sulfuratus</i> ) dependió de árboles altos y de sitios menos perturbados y se relacionó con la densidad arbórea. Esta variable, que puede decrecer con los cambios microclimáticos asociados con los efectos de borde y la perturbación humana, se relaciona con la disponibilidad de frutos y puede influir en cambios en la abundancia de frugívoros (Restrepo y Gómez 1998). Más aun, frugívoros	

grandes, como los mencionados arriba, dependen de oquedades en los árboles para anidar (Forshaw y Cooper 1977) y, por lo tanto, directamente de la disponibilidad de árboles grandes. Alternativamente, los datos no sustentan la premisa de que estas especies no son afectadas por las condiciones del hábitat en una pequeña parte de sus rangos de distribución como sugiere Johns (1991)..... 53

*Implicaciones para la Conservación*..... 57

CONCLUSIONES ..... 60

LITERATURA CITADA..... 63

APÉNDICE 1..... 74

APÉNDICE 2..... 79

APÉNDICE 3..... 83

BIRD COMMUNITIES IN RAINFOREST FRAGMENTS: GUILD RESPONSES TO HABITAT VARIABLES IN TABASCO, MEXICO\* ..... 83

Dedico esta tesis a

*Arlette,  
mi amor, mi cómplice y todo ...*

*Emiliano, Camilo Mario y Stefan Louis,  
hijos maravillosos ...*

... por su compañía, paciencia  
y comprensión en este vuelo

## RESUMEN

La deforestación y alteración de los bosques tropicales es uno de los principales factores que causan riesgo de extinción a la diversidad biológica; y la fragmentación de hábitat es uno de los procesos resultantes. En el Parque Estatal de la Sierra, Tabasco, México, la selva alta perennifolia está siendo transformada en pastizales y cultivos, y los fragmentos son utilizados por los habitantes locales como fuente de diversos satisfactores. Este estudio examinó, por un lado, la composición y estructura de la avifauna asociada a fragmentos de selva y a la matriz pecuaria. Por otro lado, también se examinó la respuesta de gremios alimentarios de aves a las características del hábitat, incluyendo el grado de perturbación por actividades humanas. Para ello se realizaron muestreos de aves utilizando el método de conteo por puntos de radio fijo en cinco fragmentos de diferente tamaño (uno ~ 4500 ha, dos ~ 150 ha y dos ~ 80 ha), así como en matriz pecuaria situada a <500 m y > 500 del fragmento de selva más cercano. Se registraron 194 especies de aves en todos los elementos muestreados. Los fragmentos presentaron mayor riqueza de especialistas y generalistas de bosque; mientras que en la matriz pecuaria la mayor riqueza correspondió a especies generalistas de bosque y especialistas de áreas abiertas. En cuanto a gremios alimentarios, las aves frugívoras, nectarívoro/insectívoras, rapaces fueron más abundantes en los fragmentos; mientras que las omnívoras y granívoras lo fueron en la matriz pecuaria. Aparentemente, numerosas especies de bosque evitan la matriz pecuaria por lo que pudiera ser apropiado ver a los fragmentos como islas de hábitat rodeadas de un mar inhóspito de matriz. En el caso de la avifauna asociada a los fragmentos, se registró un total de 125 especies residentes que correspondieron a 11 gremios alimentarios. Como se esperaba, el fragmento de mayor tamaño presentó mayor riqueza y abundancia que los fragmentos más pequeños. Sin embargo, las características del hábitat fueron significativamente diferentes en las clases de fragmento, incluyendo la densidad arbórea, el número de tocones y de senderos. Por lo tanto, el fragmento grande también estaba menos perturbado. El tamaño del fragmento fue significativo para la riqueza de especies carroñeras y para la abundancia de insectívoros de corteza y para nectarívoro/insectívoros. Las rapaces fueron más diversas y abundantes en sitios menos perturbados y en el fragmento grande. Los frugívoros arbóreos y los insectívoros de follaje y los de corteza respondieron a los sitios menos perturbados y con árboles más altos. Se requiere un mejor entendimiento de los mecanismos que afectan la persistencia de las comunidades de aves para una mejor planificación de acciones de conservación.

## SUMMARY

Tropical rainforest deforestation and alteration are the main causes of biodiversity extinction risk; and habitat fragmentation is one of the resulting processes. In the state park La Sierra, in Tabasco, Mexico, the rainforest is being cleared for pasture, and fragments are being used by local inhabitants. This study examined the composition and structure of the the avian community in rainforest fragments and in the cattle ranching matrix. It also examined response of bird feeding guilds to habitat characteristics, including human disturbance. Bird surveys were conducted using the fixed radius point count method in five fragments of different sizes (one ~ 4500 ha, two ~ 150 ha, and two ~ 80 ha) and in the cattle ranching matrix (<500 m and >500 m from the nearest rainforest fragment). Overall, 194 bird species were registered. Fragments were richer in forest specialists and generalists, while the matrix was richer in forest generalists and open area specialists. Frugivores, nectarivore/insectivores, and raptor were more abundant in the fragments; omnivores and granivores were more abundant in the matrix. Apparently, numerous forest species avoid the matrix, thus it would be appropriate to consider fragments as habitat islands surrounded by a sea of cattle ranching matrix. In relation with the response of birds to habitat feautres in the fragments, 125 species were recorded and were grouped into 11 feeding guilds. As expected, the largest fragment had higher species richness and abundances than the smaller fragments. However, five habitat features differed significantly among fragment sizes, including tree density, the number of tree stumps and the number of trails. Thus the larger fragment was also less disturbed. Fragment size alone was significant only for scavenger species richness, and for the abundance of bark gleaning insectivores and insectivore/nectarivores. Raptors were more diverse and abundant in the large fragment and less disturbed sites. Arboreal frugivores and bark or foliage gleaning insectivores, depended on higher trees and less disturbed sites. A better understanding of the mechanisms that affect persistence is essential for the planning of conservation actions.

# Avifauna en un Paisaje Antropizado en el Parque Estatal de la Sierra, Tabasco

## INTRODUCCIÓN

El rápido desarrollo de la ecología del paisaje como fuente de conceptos, teoría y métodos ha revelado la importancia de los patrones espaciales sobre la dinámica de los ecosistemas (Forman 1995; Turner *et al.* 2001; Burel y Baudry 2002). Durante la última década, esta disciplina ha sido el marco para numerosos estudios motivados por la necesidad de conocer el impacto de los cambios ambientales que se producen a gran escala en todo el planeta. Así, por ejemplo, se reconoce que la configuración espacial de los elementos del paisaje juega un papel importante en los procesos ecológicos, y por lo tanto puede ser determinante en la composición y estructura de comunidades y en la dinámica de poblaciones.

La deforestación es uno de los factores que produce mayores cambios en los paisajes tropicales, lo cual tiene gran relevancia para la conservación de la biodiversidad (Mittermeier y Goettsch 2000). Como consecuencia de la destrucción de extensas superficies de bosques para la realización de actividades humanas (*e.g.* asentamientos, utilización de recursos y cambios de uso de suelo) se producen fragmentos de lo que una vez fue hábitat continuo. El paisaje resultante es una matriz formada de terrenos con diversos usos y grados de perturbación en la que quedan inmersos fragmentos aislados de hábitat original (Meffe y Carroll 1994).

## **El estudio de la fragmentación**

La fragmentación, entendida como un proceso de cambio ambiental que consiste en la reducción de la superficie de hábitat original y el incremento del aislamiento de los fragmentos remanentes (Saunders *et al.* 1991), constituye uno de los problemas más serios para la conservación de la biodiversidad (Noss y Csuti 1997). Esto a su vez es uno de los temas de mayor interés para la biología de la conservación, particularmente en los trópicos donde se encuentra la mayor biodiversidad del planeta y donde se presentan las mayores amenazas para la misma, derivadas de actividades humanas (Wilson 1992; Richards 1996).

La fragmentación de hábitat tiene como componentes principales (1) la reducción de la extensión y calidad del hábitat (*e.g.* selva) y (2) el aislamiento de los fragmentos o manchones del hábitat restante embebidos en una matriz de tierras de uso agropecuario, industrial y/o urbano (Saunders *et al.* 1991). Este proceso afecta a la biodiversidad asociada de varias formas. A nivel paisaje, se modifican las condiciones medioambientales y el funcionamiento de los ecosistemas, lo cual afecta al régimen hidrológico, a los ciclos biogeoquímicos, al microclima y a las propiedades de los suelos. A nivel de los fragmentos, hay alteración en la composición y estructura de las comunidades, así como cambios en los procesos de dispersión. A nivel genético, puede haber reducción en el tamaño y frecuencia génica de las poblaciones (Meffe y Carroll 1994). Existe un extenso cuerpo de literatura sobre los efectos de la fragmentación del hábitat sobre comunidades de plantas y animales en los trópicos (ver revisiones de Saunders *et al.* 1991; Andren 1994; Simberloff 1994; Wiens 1994; Turner 1996).

La fragmentación afecta a especies que tienen poca habilidad para dispersarse o que son reacias a cruzar áreas abiertas. En ese sentido, debido a su vagilidad, varias especies de aves no atraviesan áreas de hábitat inadecuado (Diamond 1975; Opdam *et al.* 1984; van Dorp y Opdam 1987; Bentley y Catterall 1997; Desrochers y Hannon 1997; Brooker *et al.* 1999; Bayne y Hobson 2001; Bélisle y St. Clair 2001; Norris y Stuchbury 2001, 2002; Gobeil y Villard 2002; Cale 2003). Otras especies vulnerables a la fragmentación son las que anidan en o cerca del suelo, ya que son más susceptibles a depredadores que abundan en fragmentos con una proporción borde - interior alta (Wilcove 1985; Porneluzi y Faaborg 1999; Estrada *et al.* 2002).

La fragmentación del hábitat también puede afectar la viabilidad poblacional de aves (Belisle y St. Clair 2001) ya que el aislamiento de los fragmentos altera los procesos de dispersión, reduce la (re)colonización de fragmentos, y restringe el rango de hogar y la ubicación de territorios. Por lo tanto, la conectividad es un aspecto importante en el entendimiento de los procesos relacionados con la fragmentación, ya que permite el flujo de individuos de una población local a otra (Merriam, 1984).

A continuación se presenta una breve descripción de los principales mecanismos e hipótesis propuestos para explicar los efectos de la fragmentación.

1. Teoría de biogeografía de islas – área y aislamiento. Algunos de los primeros estudios sobre fragmentación (Lynch y Whigham 1984; McColin 1993; Hinsley *et al.* 1995) encontraron que la riqueza de especies es una función del área y aislamiento de la isla o el fragmento y explicaron este patrón en el contexto de la

teoría de biogeografía de islas (Mac Arthur y Wilson 1967; Diamond 1975; Newmark 1991). Recientemente, Cook *et al.* (2002) sugirieron que esta teoría es un enfoque apropiado para el estudio de los patrones de diversidad en paisajes fragmentados, enfatizando que es necesario considerar la colonización de especies provenientes de la matriz. Debido a que la dinámica de extinción y colonización es una función del tamaño y posición relativa de los fragmentos, se esperaría que fragmentos grandes o cercanos a extensiones considerables de hábitat (e. g., selva) contengan un mayor número de especies que los fragmentos pequeños o aislados. Un mecanismo que puede causar una relación positiva entre la riqueza de especies y el área es la colonización aleatoria de los fragmentos, dependiendo de su superficie (Coleman *et al.* 1982) y/o su aislamiento (Hubbell 2001). Debido a que los fragmentos mayores pueden contener más individuos, se espera que tengan una mayor riqueza de especies debido al azar (Haila *et al.* 1993; Villard *et al.* 1995).

2. Teoría de metapoblaciones. El término metapoblación fue introducido por Levins (1969) para describir poblaciones compuestas por subpoblaciones, y enfatiza el concepto de conectividad y el intercambio entre poblaciones espacialmente separadas (Hanski y Simberloff 1997). Los primeros modelos de metapoblaciones asumían que todos los fragmentos de hábitat tenían la misma probabilidad de extinción y recolonización (Levins 1969). Por lo tanto, estos modelos excluyen la heterogeneidad del hábitat y el efecto de la extinción o de la colonización (procesos que dependen del tamaño poblacional, entre otros). Los modelos más recientes han incorporado la suposición más realista de que las poblaciones en los fragmentos más pequeños tienen una mayor probabilidad de

extinción porque típicamente son más pequeñas por lo que se encuentran en mayor riesgo de extinción local debido a la estocasticidad demográfica o ambiental (Verboom, Lankester y Metz 1991; Hanski 1994). Asimismo, hay evidencias de que la dispersión o la migración dependen de la distancia. Por tanto las tasas de dispersión/migración no son equivalentes en los fragmentos que intercambian individuos a tasas variables dependiendo de la distancia y disposición espacial de los fragmentos, así como de las características de los organismos. López y Pfister (2001) observaron que los supuestos de homogeneidad de hábitat de los fragmentos, la migración aleatoria entre fragmentos, la misma probabilidad de extinción en todos los fragmentos y un número grande de fragmentos pueden llevar a sobrestimaciones de la ocupación del hábitat. Al considerar explícitamente la dinámica poblacional en cada fragmento encontraron una fuerte correlación entre la proporción de fragmentos ocupados y el tamaño de la metapoblación. Hames *et al.* (2001) encontraron que las extinciones locales de especies del bosque se correlacionaron negativamente con el tamaño del fragmento y la presencia de bosque en el paisaje. Asimismo, encontraron una relación negativa entre la tasa de recolonización y el aislamiento del fragmento y, sorprendentemente, con la cantidad de borde en el paisaje. Esto sugiere que la estocasticidad puede influir en las extinciones, pero que la selección de hábitat puede jugar un papel importante en la recolonización.

Tanto los modelos de biogeografía de islas como los de metapoblaciones predicen que los fragmentos pequeños tienen más extinciones, pero en ambos modelos las poblaciones pueden ser rescatadas (Brown y Kodric-Brown 1977)

por la inmigración de individuos provenientes de otros fragmentos. Por lo tanto, a mayor disponibilidad de inmigrantes potenciales y menos aislamiento del parche, mayor probabilidad de recolonización (Newton 1998). Más aun, la calidad del hábitat puede jugar un papel importante (Moilanen y Hanski 1998), ya que si la calidad es baja (i. e., escasez de sustrato de anidación y/o de alimento) el fragmento tendrá más extinciones y menos probabilidad de recolonización (Newton 1998).

3. Calidad de hábitat. Los fragmentos no solo difieren en tamaño respecto los hábitats continuos previos a la fragmentación, pero un gran número de cambios en los hábitats ocurren debido al efecto de borde, a cambios microclimáticos y una mayor perturbación humana (Lovejoy *et al.* 1986; Saunders *et al.* 1991). Los remanentes también pueden carecer de ciertos microhábitats presentes solamente en áreas más extensas (Calmé y Desrochers 1999). Los cambios en la estructura del hábitat o la carencia de microhábitats específicos pueden estar más directamente involucrados que otros factores en la determinación de los patrones de ocurrencia y abundancia de especies en los fragmentos (Simberloff 1994, Calmé y Desrochers 1999). Se puede esperar que los sitios con estructura florística más similares al bosque primario contengan comunidades de aves similares (Raman *et al.* 1998).
4. Extinción diferencial – subconjuntos anidados. La extinción diferencial de especies puede generar la aparición de un patrón de ocurrencia de especies correspondiente a subconjuntos anidados, en el que los fragmentos más ricos contienen especies encontradas en todos los fragmentos menores, además de especies que solo se encuentran en ellos (Cutler 1991; Worthen 1996; Wright *et*

*al.* 1998). El patrón puede ser causado por vulnerabilidad diferencial a la extinción atribuible a la densidad (Bolger *et al.* 1991), por capacidades de colonización diferenciales (Cook y Quinn 1995), por efectos de área (Patterson 1987) o por la ocurrencia anidada de los microhábitats utilizados por las especies (Calmé y Desrochers 1999). Aunque numerosos autores han reportado patrones de ocurrencia de especies significativamente anidados (ver revisión por Wright *et al.* 1998), hay considerable debate sobre qué métodos son adecuados para evaluar la estructura de los subconjuntos anidados (Worthen 1996; Brauldi y Sanderson 1999; Cam *et al.* 2000). Adicionalmente, los subconjuntos anidados pueden tener patrones contrastantes en diferentes grupos ecológicos de especies (Kadmon 1995) o como respuesta a variables independientes diferentes, tal como riqueza de especies, área o aislamiento (Simberloff y Martin 1991; Kadmon 1995).

5. Influencia de la matriz del paisaje. A diferencia de las islas verdaderas (*i.e.*, oceánicas), los fragmentos de bosque no están rodeados de un ambiente inhóspito o ecológicamente neutro (Wiens 1994). Los elementos que circundan los fragmentos son una potencial fuente de colonizadores, además de que son el hábitat de especies que pueden persistir en ambientes alterados. Por lo tanto, la habilidad de las especies para sobrevivir en los fragmentos puede depender de los hábitats circundantes o de sí las especies utilizan tales elementos (Stouffer y Bierregaard 1995 a, b; Gascon *et al.* 1999; Renjifo 2001; Wethered y Lawes 2003; Luck y Daily 2003; Naidoo 2004; Antongiovanni y Metzger 2005; Estrada *et al.* 2005; Kupfer *et al.* 2006). Lo anterior sugiere que la composición y estructura de las comunidades asociadas a los fragmentos varía porque algunas

especies son más vulnerables que otras a la reducción de área, el aislamiento, el efecto de borde y demás factores que acompañan al proceso de fragmentación. Las especies que evitan la matriz tienden a declinar o desaparecer en los fragmentos, mientras que aquellas que toleran o explotan la matriz a menudo permanecen estables o incrementan su abundancia (Gascon *et al.* 1999).

6. Atributos de las especies. La respuesta de las aves a la fragmentación puede depender de atributos específicos de su historia de vida. Los grupos de especies particularmente sensibles incluyen a carnívoros y frugívoros de gran tamaño (Brash 1987; Thiollay 1989; Kattan *et al.* 1994; Turner 1996) y a insectívoros terrestres y del sotobosque (Stouffer y Bierregaard 1995 b; Canaday 1996; Stratford y Stouffer 1999; Şekercioğlu *et al.* 2002). La variabilidad poblacional (Karr 1982) y la distribución restringida (Simberloff 1994) son otros factores que incrementan la vulnerabilidad a la fragmentación.

### **Consecuencias de la fragmentación sobre las comunidades de aves**

Se reconoce que la fragmentación tiene efectos sobre la biodiversidad de aves como consecuencia de la división de un ecosistema o hábitat en parcelas más pequeñas (Turner *et al.* 2001). Entre las respuestas más comunes de los organismos a los cambios en los procesos espaciales hay incremento en el número de especies generalistas, *i.e.*, el número de especies que ocupan hábitats diversos (Brooks *et al.* 1999; Renjifo 1999, Robinson 1999; Raman 2001; Ribon *et al.* 2003) , el número de especies exóticas, la depredación de nidos (Estrada *et al.* 2002, Maina y Jackson 2003), el aislamiento de las poblaciones y por ende la extinción local de estas

poblaciones (Newmark 1991; Kattan *et al.* 1994; Stratford y Stouffer 1999; Şekercioğlu *et al.* 2002; Ribon *et al.* 2003). Como corolario, hay decrementos en el número de especies especialistas y en la riqueza de especies, además de que se dificulta la dispersión (Forman 1995). Considerando la generalidad de estos efectos, es entendible que tengan consecuencias en cascada sobre prácticamente todos los patrones y procesos ecológicos, como la disponibilidad de recursos (Robinson 1998), que a su vez pueden incidir sobre la composición de la comunidad avifaunística.

La dinámica de uso de los recursos alimenticios, es decir todo lo consumido por los organismos (Begon *et al.* 1999), es fundamental para el entendimiento de las interacciones de los seres vivos en cualquier nivel de organización. En el caso de las comunidades, la disponibilidad de estos recursos tiene influencia en la composición de las especies que las integran. En el contexto del efecto cascada delineado en el párrafo anterior, las comunidades de aves responden a la disponibilidad de recursos mediante cambios en la riqueza de especies, composición de gremios, abundancia, densidad, tiempo de apareamiento y de muda (Karr 1980; Wong 1986; Laiolo 2002; Sodhi 2002; Naka 2004; Sitompul *et al.* 2004).

#### *Reducción de tamaño*

De acuerdo con Begon *et al.* (1999) el espacio puede ser un factor que limita el número de individuos o especies, sobre todo en el caso de animales territoriales, como lo son muchas especies de aves. Con base en lo anterior, la reducción de la superficie (i. e., tamaño) inherente a la fragmentación afecta en primera instancia al recurso utilizado por las aves como hábitat (e.g., selva, bosque) para sus funciones básicas (i.e.,

alimentación, anidación, refugio). La reducción en el número de especies es uno de los efectos de la disminución del hábitat disponible sobre la composición de la comunidad avifaunística. Esto se debe a que los fragmentos no presentan condiciones y recursos adecuados en calidad ni cantidad para algunas especies. La disminución del hábitat como recurso limitante afecta la composición de las comunidades de aves eliminando a las especies de talla grande, cuyo riesgo de extinción como consecuencia de la insuficiente disponibilidad de alimento es mayor (Turner 1996) y porque la talla corporal de aves de bosque es proporcional al territorio (Brown y Sullivan 2005).

El tamaño del fragmento también tiene consecuencias sobre la disponibilidad de alimento y la composición de la comunidad avifaunística. Uno de los casos más notables es la extinción local de especies de aves que se alimentan exclusivamente de hormigas arrieras - que son de los primeros organismos en desaparecer de fragmentos pequeños - porque sólo encuentran suficiente alimento en fragmentos mayores a 30 ha (Kattan *et al.* 1994, Stouffer y Bierregaard 1995b). Algunos artrópodos de la hojarasca también son menos abundantes en fragmentos que en el bosque continuo (Stratford y Stouffer 1999), lo cual puede causar cambios en la composición y abundancia de la avifauna, incluso la extinción local de las aves especializadas en este recurso. La producción de frutos en los fragmentos pequeños probablemente es menor por unidad de área porque muchos árboles grandes mueren o son derribados por el viento (Stouffer y Bierregaard 1993). En los fragmentos, las especies de árboles grandes que producen frutos comúnmente también están sujetas a explotación por parte de las poblaciones humanas (Rivera y Calmé 2006). Además, los árboles tropicales longevos se encuentran generalmente en densidades bajas; por lo tanto, es

probable que en el contexto de la fragmentación sus poblaciones estén sujetas a procesos como la deriva génica y la endogamia (Hall *et al.* 1996), sobre todo en fragmentos pequeños, por lo que disminuye su viabilidad e incrementa el riesgo de extinción. Esto a su vez incide en la cantidad y calidad de alimento disponible. Sitompul *et al.* (2004) sugieren que los fragmentos pequeños simplemente pueden ser tan pequeños como para impedir que haya una producción constante de frutos, además que la riqueza de árboles (y frutos) en los fragmentos pequeños es menor que en fragmentos más grandes.

#### *Efecto de Borde*

En términos generales, los fragmentos son heterogéneos en cuanto a los recursos que ofrecen a las aves como respuesta a las condiciones prevalecientes en el borde y en el interior del fragmento. Esos recursos favorecen a algunas especies y afectan a otras. Por ejemplo, los cambios microclimáticos y en la demografía de las plantas que resultan del incremento de los efectos de borde asociados con la fragmentación pueden influir en disponibilidad de frutos (Sitompul *et al.* 2004). Los árboles que persisten en el borde de los fragmentos están sujetos a daños estructurales y mortalidad por efecto del viento (Ferreira y Laurance 1997), lo que reduce el tamaño poblacional y por lo tanto la disponibilidad y abundancia de frutos. Esto puede incidir en la composición de la comunidad avifaunística, particularmente en la composición de gremios alimentarios, y provocar la disminución de la riqueza y abundancia de especies frugívoras que tienden a encontrarse en el interior de los fragmentos (Restrepo y Gómez 1998). La disponibilidad de artrópodos como recurso también puede variar en riqueza y abundancia en el borde con respecto al interior de los fragmentos, por lo que

aves insectívoras de sotobosque son menos abundantes cerca del borde (Stouffer y Bierregaard 1995b). Por el contrario, los bordes parecen favorecer la presencia de especies nectarívoras debido a una mayor abundancia de flores que en el interior de los bosques, por lo que riqueza y abundancia de especies de este gremio son mayores en el borde (Stouffer y Bierregaard 1995a). Watson *et al.* (2004a) registraron un efecto de borde significativo ya que 68% de las especies del interior no fueron registradas cerca del borde de los fragmentos.

#### *Efectos sinérgicos de la fragmentación sobre las aves*

Una de las consecuencias más rápidas y evidentes de la fragmentación de hábitat es la disminución y/o extinción de especies de aves sensibles que solo ocurren en las porciones del paisaje no alteradas por la actividad humana (Andren 1994; Barrett *et al.* 1994; Kattan *et al.* 1994; Stouffer y Bierregaard 1995 a, b; Canaday 1996; Hagan *et al.* 1996; Estades y Temple 1997; Estrada *et al.* 1997; Fahrig 1997; Arnold y Weeldenburg 1998; Weinberg y Roth 1998; Brooks *et al.* 1999; Jacobs y Walker 1999; Robinson y Robinson 1999; Stratford y Stouffer 1999; Villard *et al.* 1999; Cornelius *et al.* 2000; Daily *et al.* 2001; Robinson 2001; Beier *et al.* 2002; Hughes *et al.* 2002; Pattanavibool y Dearden 2002; Wethered y Lawes 2003; Watson *et al.* 2004b). Entre otras razones, esto se debe a la relación especies - área (Connor y McCoy 1979) y porque los fragmentos no presentan condiciones y recursos adecuados en calidad ni cantidad para estas especies. Esto es particularmente evidente en el caso de especies naturalmente raras (Terborgh y Winter 1980) y de depredadores (*i.e.* aves rapaces) que requieren de territorios extensos para encontrar suficientes presas o sitios de anidación (Hunter 1995; Jullien y Thiollay 1996; Keyser *et al.* 1998; Maina y Jackson 2003). Sin embargo,

se ha encontrado que algunas especies con rangos de hogar pequeños no utilizan fragmentos pequeños (Robbins *et al.* 1989).

Aunque la intensidad y tipo de respuesta depende de la historia natural y ecología de las especies (Simberloff 1994), las aves residentes y naturalmente raras (poco abundantes) son particularmente sensibles a la fragmentación, ya que no toleran condiciones de perturbación de hábitat (Turner 1996), generalmente tienen estrategias de forrajeo especializadas, utilizan hábitats y microhábitats especializados (*v. gr.*, nidos en oquedades de árboles) y mantienen territorios extensos (Stouffer y Bierregaard 1995 a, Brooks *et al.* 1999, Raman 2001). Otros factores que influyen en la vulnerabilidad de las aves a la fragmentación incluyen el gremio alimenticio, el tamaño corporal y el estrato de forrajeo (Brash 1987, Kattan *et al.* 1994, Castelletta *et al.* 2000, Ribon *et al.* 2003, Anjos 2006). Por ejemplo, de acuerdo con Tabarelli *et al.* (1999), se puede esperar un decremento de la riqueza de frugívoros relacionado con la disminución de la disponibilidad de frutos por la mortandad de árboles. Por otro lado, aún las especies insectívoras son sensibles, no obstante su tamaño relativamente pequeño y que no tienen presión de cacería (Kattan *et al.* 1994; Stouffer y Bierregaard 1995, Renjifo 1999, 2001, Şekercioğlu *et al.* 2002). Esto podría deberse a que la tala selectiva reduce el hábitat de forrajeo de estas especies (Raman y Sukumar 2002).

### **Preguntas e Hipótesis**

Con base en lo que se conoce sobre los efectos de la fragmentación se puede generalizar que los cambios en la composición de la comunidad avifaunística por el efecto de borde y la reducción de hábitat están determinados por la competencia entre

las especies que pueden vivir de los recursos disponibles. En este sentido, las especies más competitivas persistirán en los fragmentos a costa de especies menos competitivas. De acuerdo con Karr (1980) y Wong (1986) la disponibilidad de alimento se refleja en el número de individuos en cada gremio y el número de especies en cada gremio es un indicio de la forma en que se distribuyen los recursos entre las especies. Holmes y Recher (1986) plantearon que la estructura de la vegetación, en conjunto con la disponibilidad y abundancia de alimento, proporcionan combinaciones particulares de oportunidades de forrajeo que a su vez determinan qué especies pueden forrajear exitosamente y sobrevivir ahí. Por lo tanto, los recursos pueden ser considerados como determinantes primarios de la composición de la comunidad de aves. En otros términos, la composición de la comunidad de aves varía de sitio a sitio y se correlaciona con características particulares del hábitat y la disponibilidad de recursos.

Con base en lo anterior, la pregunta central que se buscó responder con este estudio fue: ¿Cuál es el efecto de la reducción y aislamiento del hábitat original sobre la composición y estructura de la comunidad de aves asociadas al interior de selva alta y mediana perennifolia de la Sierra de Tabasco? Esta pregunta, a su vez, llevó al planteamiento de las siguientes ¿Cuál es la composición de especies de aves en el paisaje, caracterizado por la presencia de fragmentos de selva alta perennifolia en una matriz formada por potreros? ¿Cuál es la influencia de las características del hábitat sobre los gremios alimentarios de especies de aves asociadas a fragmentos de selva alta perennifolia de diferentes tamaños?

La revisión de literatura proporciona evidencia de que la fragmentación del hábitat afecta a los organismos de manera gremial según el grupo de especies al que pertenezcan. Por tanto, es importante conocer el papel de la calidad del hábitat y el contexto del paisaje con relación a los grupos de especies. Es probable que la respuesta de las especies de aves se deba a una combinación de factores a nivel de paisaje y de las características de cada fragmento debido a que los factores abióticos y los recursos utilizados por las especies tienen una distribución espacial no uniforme (Graham y Blake 2001). En ese sentido, se espera un efecto multifactorial de los elementos del paisaje (aislamiento y matriz) y del fragmento (tamaño, forma y estructura de la vegetación). Con base en lo anterior, se planteó la siguiente hipótesis de trabajo:

La riqueza y la composición de especies de aves asociadas al interior de la selva alta y mediana perennifolia están significativamente correlacionadas con las características del fragmento (tamaño, estructura y composición de la vegetación). Se espera que las especies de aves asociadas al interior de selva y con hábitos alimenticios especializados estén más influenciadas por factores a nivel de fragmento, debido a que están limitadas por la calidad de hábitat. La composición específica de los gremios alimenticios de aves residentes variará en relación con las características del hábitat; de ahí se espera que las comunidades de aves en sitios menos perturbados sean distintas en cuanto a la composición de gremios. Por otra parte, se espera que las especies de aves asociadas al interior de selva que son de hábitos alimenticios generalistas estén influenciadas tanto por factores del paisaje como del hábitat.

## **Objetivos**

1. Caracterizar a la comunidad de aves asociada a fragmentos de selva alta perennifolia y a la matriz pecuaria en el Parque Estatal de la Sierra.
2. Determinar la influencia de las características del hábitat, incluyendo el grado de perturbación humana, sobre los gremios alimenticios de aves residentes en fragmentos de selva alta perennifolia diferente tamaño.

## **LA ZONA DE ESTUDIO**

El paisaje donde se llevó a cabo este estudio se encuentra en el Parque Estatal de la Sierra (PES) localizado en los municipios de Teapa y Tacotalpa en la subregión de la Sierra en el sur del estado de Tabasco, entre los 17° 25' y 17° 40' de latitud norte y los 92° 37' y 92° 52' de longitud oeste (Figura 1.). El PES tiene una extensión aproximada de 16,000 ha y forma parte del Sistema de Áreas Naturales Protegidas del Estado de Tabasco (SEDESPA 1998, 1999). Con base en su riqueza de especies de aves, la zona de estudio está considerada como un Área de Importancia para la Conservación de las Aves (AICA) por el Consejo Mexicano para la Conservación de las Aves (CIPAMEX) (Arriaga-Weiss *et al.* 2000).

### *Caracterización de la zona de estudio*

El PES se caracteriza por presentar un paisaje fuertemente degradado en el que predominan elementos de origen antrópico. La configuración del paisaje de estudio constituye un mosaico heterogéneo coherente con el modelo parche-corredor-matriz (Forman 1995). Los fragmentos corresponden a fragmentos de vegetación primaria (selva alta y mediana subperennifolia). Los corredores son franjas de vegetación

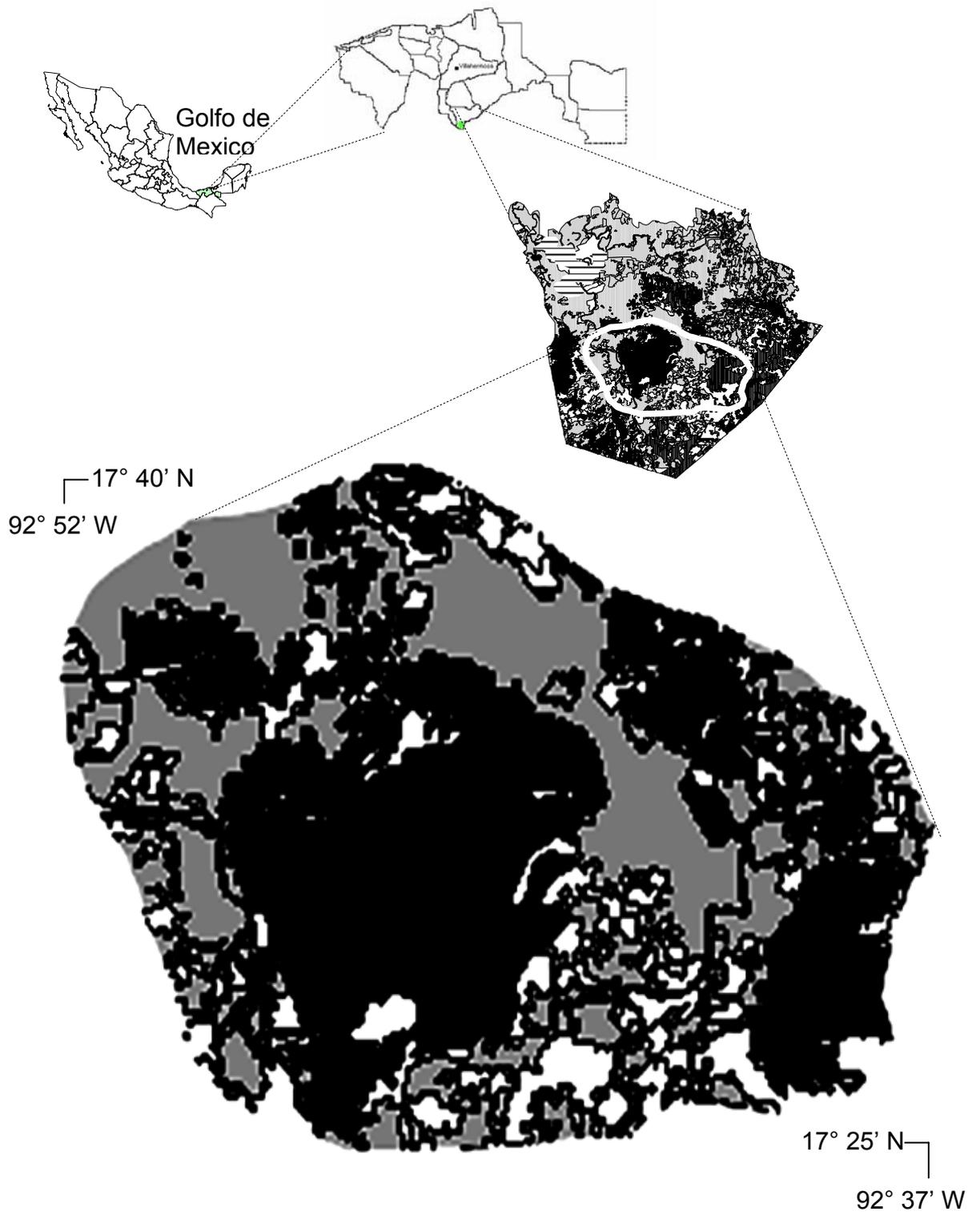


Figura 1. Localización y composición del paisaje de estudio. ■ Selva alta y mediana subperennifolia, □ Vegetación secundaria, ■ Pastizales, ▨ Agricultura.

primaria que se ubican en las cañadas y a lo largo de arroyos. Los cercos vivos, de origen antrópico, también pueden funcionar como corredores. La matriz está constituida por elementos antrópicos, predominantemente pastizales inducidos para uso ganadero, pero también cultivos de temporal y vegetación secundaria (acahuales) en diversas etapas de sucesión; además de asentamientos humanos. Esta configuración del paisaje ha resultado de la variabilidad e interacción de factores abióticos y bióticos, uso de suelo y perturbaciones (López-Hernández 1994, Galindo *et al.* 2004; Salazar-Conde *et al.* 2004).

Los principales factores abióticos que influyen sobre los patrones del paisaje son el clima y las geoformas, que en conjunto forman lo que Turner *et al.* (2001) denominan el “templete sobre el cual se desarrollan los factores bióticos de una región”. El clima está compuesto por las condiciones atmosféricas prevaletentes en una región y determina los patrones de la biota mediante la distribución de agua y energía. Las geoformas son resultado de procesos geológicos que determinan los rasgos topográficos y edáficos.

En el caso particular del paisaje estudio, el templete abiótico es el siguiente. El clima es cálido húmedo con abundantes lluvias todo el año (AF(m)w”(i)g). La temperatura media anual oscila entre 23 y 26° C. El mes más caluroso es abril y el de menor temperatura es diciembre. El área es de las más lluviosas del país, registrando precipitaciones anuales entre 2900 y 3600 mm. La temporada seca es de marzo a mayo; la mayor precipitación se presenta de agosto a octubre. Generalmente, se presenta una sequía interestival (canícula) en el verano. Geológicamente, la zona está constituida por afloramientos de rocas calizas sedimentarias de origen marino

correspondientes al Cretácico Medio y Superior, por lutitas del Eoceno y rocas ígneas. El relieve es muy accidentado, con pendientes de hasta 70%, lo cual es característico del sistema de la Sierra Norte de Chiapas, cuyas estribaciones se encuentran en la zona. La mayoría de los fragmentos de selva remanentes se encuentran sobre las elevaciones, las cuales oscilan entre 380 y 1620 msnm y forman parte de las Sierras del Madrigal, Nava, Poaná y Tapijulapa. Los suelos dominantes están constituidos por gleysoles eútricos, acrisoles húmicos, acrisoles órticos y luvisoles crómicos, de textura arcillosa, con exceso de humedad por drenaje deficiente. (García 1973, Cardoso 1979, Contreras 1979, Galindo-Alcántara *et al.* 2004).

Los organismos (poblaciones y comunidades) en interacción con los factores abióticos y entre sí son los factores bióticos que intervienen en la configuración del paisaje. Así, los patrones de vegetación están influidos por los suelos, la temperatura y precipitación y por las tasas de reclutamiento, crecimiento, mortalidad, así como por la competencia inter e intraespecífica. Además, la vegetación es el aspecto biótico más evidente en un paisaje y constituye el templete sobre el que se desarrolla la fauna, particularmente las aves.

La vegetación primaria en el paisaje de estudio está constituida por selva alta subperennifolia y selva mediana subperennifolia de ramón (*Brosimum alicastrum*) y huapaque (*Dialium guianense*), que son tipos de vegetación que se desarrollan principalmente sobre suelos calcáreos. En el estrato alto, además del ramón y huapaque, sobresalen árboles de chicozapote (*Manilkara zapota*), amate de montaña (*Ficus insipida*), tinco (*Vatairea lundellii*), molinillo (*Quararibea funebris*), y algunos árboles de zopo (*Guatteria anomala*). En el estrato bajo abundan la chapaya

(*Astrocaryum mexicanum*) y el xate (*Chamedorea* sp.; López-Hernández 1994, Salazar-Conde *et al.* 2004).

#### *Descripción histórica de la configuración del paisaje en la zona de estudio*

Las diferentes formas de uso del suelo también intervienen en la configuración del paisaje (Turner *et al.* 2001). En el caso del paisaje de estudio, la ganadería extensiva es el uso de suelo predominante y es el factor que determina la presencia de pastizales. Otra forma de uso del suelo es la agricultura de temporal, principalmente maíz-frijol-calabaza, que se practica con el método de roza-tumba-quema en áreas con vegetación primaria o secundaria; asimismo, hay terrenos de cultivo intercalados en los pastizales. En el paisaje de estudio hay una extensa red de cercos vivos compuestos principalmente de cocohite (*Gliricidia sepium*), madre de cacao (*Erythrina* spp.), palo mulato (*Bursera simaruba*), maculís (*Tabebuia rosea*; Maldonado *et al.* 1997) que, si bien no es una forma de uso de suelo propia, está estrechamente relacionada con la ganadería.

Las perturbaciones son eventos discretos que inciden sobre la configuración del paisaje al alterar la estructura de una población, comunidad o ecosistema mediante cambios en la disponibilidad de recursos, sustrato o condiciones ambientales (Turner *et al.* 2001). En el caso de la zona de estudio, la deforestación es la perturbación más evidente en el paisaje, ya que todas las formas de uso de suelo ocupan terrenos que originalmente estaban cubiertos por vegetación primaria y actualmente componen la matriz agropecuaria. Cabe señalar que los cambios inducidos por la deforestación por lo general son permanentes ya que no hay recuperación de la vegetación original.

La comprensión de los procesos que ocurren a escala de paisaje es más integral si se tiene conocimiento de eventos que han determinado su configuración. En el caso del paisaje de estudio, no se cuenta con información precisa al respecto por lo que intentaré establecer una secuencia de los eventos que considero han determinado sus características a partir de un paisaje tropical prístino. No omito señalar que la secuencia está elaborada utilizando información general sobre Tabasco y el trópico mexicano, pero es aplicable al paisaje de estudio.

Antes, es importante revisar los cinco procesos que intervienen en la transformación espacial de un paisaje según Forman (1995). Estos procesos son: la *perforación* o formación de claros en la vegetación original; la *disección* o división del paisaje en secciones; la *fragmentación* o subdivisión en parcelas más pequeñas; la *contracción* o reducción en tamaño de los elementos del paisaje y el *abatimiento* o desaparición de elementos. Los tres primeros procesos pueden actuar a nivel del paisaje como tal o a nivel de un parche dentro de él, mientras que los dos últimos actúan a nivel de elementos individuales.

El inicio de la transformación espacial de la zona de estudio se remonta a la época prehispánica, ya que hay indicios de que estaba habitada por indígenas choles y zoques (West *et al.* 1976). La subsistencia de estos pobladores se basó en la agricultura de roza-tumba-quema, complementada con la cacería y la recolección (Challenger 1998). Como consecuencia de estas actividades, principalmente la agrícola, se creaban claros de diferentes extensiones, por lo que el paisaje comenzó a

ser perforado. Considerando la configuración actual del paisaje de estudio, el peso relativo de este proceso es bajo, porque es probable que en esa época el número de parcelas fuera reducido debido a la baja densidad poblacional, y que los únicos claros permanentes fueran los escasos asentamientos humanos.

Después de la conquista, y hasta mediados del siglo XX, la mayor parte de las selvas húmedas de México, y por ende la zona de estudio, permanecieron sin transformaciones mayores (Challenger 1998). El área de estudio siguió poblada por indígenas choles y zoques y, en menor grado, por españoles y criollos (West *et al.* 1976). La principal forma de alteración del paisaje seguía siendo la *perforación*, que debió disminuir como consecuencia de un descenso considerable en la población indígena entre finales del siglo XVI y mediados del XVII (West *et al.* 1976). La presión sobre los recursos debió incrementarse entre fines del siglo XVII y del siglo XVIII, ya que la población de la subregión Sierra aumentó al grado de concentrar la mayor densidad del estado (West *et al.* 1976, Tudela 1989). En este período se puede identificar otro proceso, la *disección* del paisaje, mediante la construcción del camino entre Tapijulapa y Oxolotán, así como de caminos secundarios. Durante el siglo XIX, la *perforación* del paisaje se incrementó no solo porque se practicaba la roza-tumba-quema, sino porque comenzó la explotación intensiva de maderas preciosas y de chicle, aunque es importante señalar que a fines del siglo XIX hubo un descenso importante en la población de la subregión Sierra (Tudela 1989). En general, a lo largo de este período los procesos de transformación del paisaje tienen un peso relativo bajo en el contexto de la configuración actual del paisaje.

A partir de 1940 las selvas de México comenzaron a ser fragmentadas mediante talas masivas como consecuencia de políticas gubernamentales orientadas al fomento de la ganadería extensiva (Challenger 1998). La expansión de la frontera pecuaria fue promovida mediante el establecimiento de pastizales en áreas ocupadas por selvas. Esto provocó cambios permanentes en la configuración del paisaje al reducir la vegetación original a fragmentos de diferente tamaño y grado de aislamiento dispersos en la matriz de pastizales. En Tabasco, la cobertura de selvas disminuyó de 49% a 12.7% de la superficie total del estado durante la fase más intensa de deforestación entre 1940 y 1970 (Tudela 1989). Esto coincide con información recabada en entrevistas informales con habitantes locales, que refiere que la mayoría de los potreros más antiguos en la zona de estudio fueron establecidos entre 1945 y 1955. A partir de entonces, el proceso de fragmentación ha sido continuo, al grado que la tasa de deforestación en Tabasco es de las más altas de México, entre 1 y 2% anual (Aguilar *et al.* 2000). Datos correspondientes al municipio de Tacotalpa (al que pertenece el paisaje de estudio) señalan que la superficie actual ocupada por selva es de 24.7% (Galindo-Alcántara *et al.* 2004). En la Sierra Madrigal, a escasos 20 km de la zona de estudio, la selva alta perennifolia perdió 80% de su extensión entre 1973 y 2003 (Salazar-Conde *et al.* 2004). La figura 2 no solo muestra la reducción de la superficie de selva en parcelas más pequeñas, sino también los procesos concomitantes de contracción y abatimiento de los fragmentos. No es remoto que algo similar esté sucediendo en el paisaje de estudio por su cercanía y similitud de condiciones ecológicas y sociales con la Sierra Madrigal. Todo lo anterior permite afirmar que la fragmentación de la vegetación primaria es el proceso de mayor peso relativo en la configuración del paisaje de estudio.

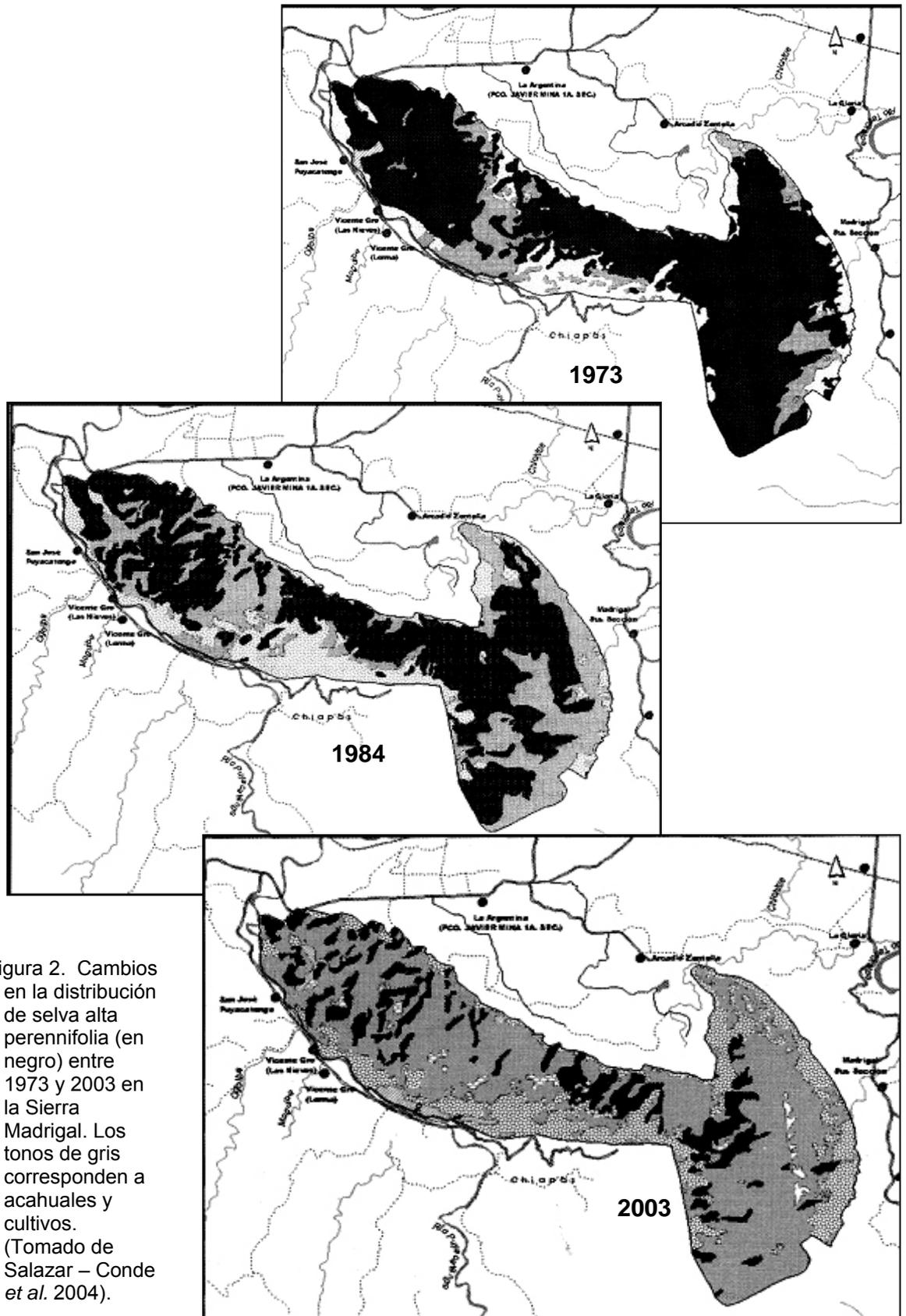


Figura 2. Cambios en la distribución de selva alta perennifolia (en negro) entre 1973 y 2003 en la Sierra Madrigal. Los tonos de gris corresponden a acahuales y cultivos. (Tomado de Salazar – Conde *et al.* 2004).

No obstante el gran peso relativo de la fragmentación en el paisaje de estudio, es denotar que también se presentan los demás procesos. Por ejemplo, en un fragmento de ~ 5000 ha se observa el proceso de perforación. Hay cultivos dispersos en el área y se extrae madera. Incluso una comunidad (100 habitantes aproximadamente) tuvo que ser reubicada por la falta de agua hace cinco años, después de estar asentada ahí por 15 años. La mayoría de los terrenos utilizados por esta comunidad fueron abandonados y ha comenzado el proceso de sucesión. Además del crecimiento de la red de caminos, algunos fragmentos han sido disecados por líneas eléctricas de alta tensión. En otras áreas del paisaje de estudio hemos constatado la contracción y abatimiento de fragmentos para ampliar la frontera agropecuaria.

A pesar de su condición de área natural protegida, los remanentes de selva alta perennifolia en la zona de estudio están sujetos a una continua transformación, principalmente a pastizales y cultivos de temporal. Como consecuencia de ello, el paisaje actual consiste de una combinación de coberturas naturales y antropogénicas. Las actividades humanas abarcan el 71.2% de la superficie de la zona de estudio. El análisis del paisaje muestra que la selva alta perennifolia comprende 24.7 %, la vegetación secundaria 20.1%, los pastizales 43.4%, agricultura de temporal 5.5%, áreas sin vegetación y sistemas acuáticos 4.3% y asentamientos humanos 2.0 % (Galindo – Alcántara *et al.* 2004). Los remanentes de selva alta perennifolia están muy fragmentados y restringidos principalmente a las cimas de las montañas y en pendientes muy inclinadas. La biodiversidad del Parque Estatal de la Sierra no solo es afectada por la fragmentación y alteración del hábitat sino por otras actividades humanas como la cacería de subsistencia y la extracción selectiva de madera.

## MÉTODOS

### *Selección de sitios de muestreo*

Los sitios de muestreo, fragmentos de selva y matriz agropecuaria, se ubicaron en un mapa de vegetación y uso de suelo<sup>1</sup> (Figura 1). La selección de fragmentos fue limitada por la escasez de fragmentos menores a 80 ha poco perturbados, es decir sin la presencia significativa de perturbación humana (e. g., senderos, tocones, trampas para animales). A partir del mapa se identificaron los siguientes elementos del paisaje: a) un fragmento grande (>4000 ha; b) dos fragmentos medianos (~ 150 ha); c) dos fragmentos pequeños (~ 80 ha); d) matriz agropecuaria a menos de 500 m del fragmento de selva más cercano (MAG<500) y e) matriz agropecuaria a más de 500 m del fragmento de selva más cercano (MAG>500). Todos los sitios se localizaron entre 60 y 400 msnm. Los sitios potenciales a mayor altitud no fueron considerados debido a que las comunidades de plantas y de aves incluirían especies submontanas. Una vez ubicados en el mapa, se realizaron recorridos de campo para corroborar las características de los sitios.

### *Muestreo de la comunidad de aves*

En cada uno de los cinco elementos del paisaje se ubicaron 40 puntos de muestreo. Los puntos de muestreo dentro de los fragmentos se encontraban por lo menos a 100 m del borde y con una separación mínima de 150 m entre sí. Los puntos localizados en la matriz pecuaria tenían una separación mínima de 300 m entre sí. En cada punto se cuantificó la presencia de aves, visual y auditivamente, durante 10 minutos. Todos los

---

<sup>1</sup> Basado en fotografías aéreas 1:75,000 y desarrollado por el Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica de la División Académica de Ciencias Biológicas de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.

conteos fueron conducidos por el autor para minimizar el “efecto de “observador” (Ralph *et al.* 1995). En los conteos solo se registró a las aves que estaban utilizando el hábitat (e. g., forrajeando, perchando, etc.). Cada elemento fue muestreado 3 veces entre febrero 2004 y enero 2005, para un total de 600 conteos. Los conteos se llevaron a cabo durante 3 horas después del amanecer.

De manera visual, las aves fueron identificadas con la ayuda de las guías de campo Peterson y Chalif (1989), Howell y Webb (1995), National Geographic (2000) y Sibley (2000). Se siguió la nomenclatura de la American Ornithologists' Union (2002) para la integración de listados y manejo de resultados. Cada especie fue asignada a un gremio alimentario con base en Johns (1991) y Howell y Webb (1995). Cada especie fue asignada a una categoría de preferencia de hábitat con base en Howell y Webb (1995) y Hughes *et al.* (2002), identificándose las siguientes categorías: Especialistas de bosque (EB); generalistas de bosque (GB) registradas principalmente en bosque, pero también en áreas abiertas y vegetación secundaria; y especialistas de áreas abiertas (EAA) registradas únicamente en la matriz pecuaria.

#### *Descripción del Hábitat*

En el caso de los fragmentos, se predijo que la composición de la comunidad de aves variaría con la estructura de la vegetación y el grado de perturbación humana, por lo que cada punto de muestreo se caracterizó un conjunto de variables. Estas variables fueron seleccionadas porque representan un rango de medidas de la estructura

vertical, la densidad de árboles y la complejidad del hábitat que son afectadas por las actividades humanas (Bentley y Catteral 1997).

La cobertura de los tres estratos de vegetación, explícitamente la herbácea (COBHE), la arbustiva (COBAR) y la arbórea (COBARBO) fue cuantificada como el porcentaje de suelo cubierto en un radio de 25 m. Los valores asignados a todos los datos de cobertura fueron los siguientes 1, < 25%; 2, 25–50%; 3, 50-75%; y 4, 75–100%. La altura de los árboles (ALTARB) fue categorizada utilizando las siguientes clases de altura: 1, 15-20m; 2, 20-30m; 3, 30-40m; y 4, >40 m. La densidad de árboles (DENARB) fue obtenida del número de árboles >20 cm DAP (diámetro a la altura del pecho) en el círculo de 25 m de radio (1,963.5 m<sup>2</sup>). Esta variable fue seleccionada porque los árboles grandes son dominantes en un bosque maduro. Los valores de esta variable fueron: 1, <15 árboles; 2, 16–30 árboles; 3, 31-45 árboles; y 4, >45 árboles. Otra variable, el grado de perturbación humana (GPH) fue evaluada en cada punto de conteo con base en la presencia de señales de perturbación humana como tocones y senderos recientes o abandonados. Esta variable fue cuantificada como sigue: 1, muy alta (> 5 tocones y/o senderos recientes en el círculo de 25 m de radio; 2, (3 - 5 tocones y/o senderos abandonados); 3, media (1-2 tocones y/o senderos abandonados) y 4, bajo (sin señales de perturbación humana).

### *Análisis*

Para estimar la riqueza esperada en cada uno de los elementos muestreados, se utilizó el estimador no paramétrico Jackknife de primer orden. La similitud de especies entre elementos fue medida con el Índice de Chao – Jaccard que se basa en la incidencia de especies y es menos sesgado que los índices clásicos cuando falta una proporción

sustancial de especies en las muestras (Chao *et al.* 2005). Estos análisis se llevaron a cabo con el programa EstimateS 8.0 (Colwell 2006).

Se aplicó un análisis multivariado NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) para obtener la mejor representación espacial de la similitud entre las muestras. NMDS se ha utilizado recientemente con comunidades de aves tropicales (Luck y Daily 2003) y es el método de ordenación seleccionado para la mayoría de las comunidades ecológicas (McCune y Grace 2002). Este análisis se llevó a cabo con la matriz de datos transformados (raíz cuadrada) utilizando el programa PC-ORD versión 4.34 (McCune and Mefford 1999). En el caso de la comunidad a nivel de paisaje se consideró la similitud de especies registradas para examinar los patrones de agrupación de los gremios en cada punto de muestreo. En el caso de los fragmentos, se consideró la similitud entre los sitios en cada clase de fragmento en función de las características del hábitat. Las muestras en los sitios menos perturbados (MeP) fueron separadas de las muestras en los sitios más perturbados (MaP) y se analizaron con las pruebas de Kruskal – Wallis y de Wilcoxon para determinar diferencias basadas en la riqueza de especies y abundancia.

Para estimar la capacidad predictiva de las variables del hábitat en los fragmentos (COBHE, COBAR, COBARBO, ALTARB, DENARB y GPH), así como el tamaño de los mismos para explicar la presencia de los gremios alimenticios, se corrieron regresiones logísticas con el paquete STATGRAPHICS Plus 4.0. Se utilizó una selección paso a paso hacia atrás de variables significativas porque es una manera efectiva de filtrar variables, especialmente cuando no se conocen sus asociaciones con

la variable dependiente (Hosmer y Lemeshow 2000). Las variables estuvieron ligera pero no significativamente correlacionadas (Spearman = 0.05 – 0.48): todas  $p \geq 0.64$ ). Las variables explicativas fueron removidas del modelo cuando explicaban menos de 20% de la varianza. Los modelos resultantes también fueron los más parsimoniosos según tuvieron los valores más bajos del Criterio de Información de Akaike (AIC) después de probarlo con el paquete estadístico R (R Development Core Team 2006).

## RESULTADOS

### Composición y Estructura de la Comunidad a Nivel de Paisaje

Durante los muestreos se registró un total de 6030 individuos correspondientes a 194 especies y 35 familias de aves. De ellas, 151 son residentes y las demás (43) son migratorias (Anexo 1). Con base en el Jackknife de primer orden obtenido con el programa EstimateS (Colwell 2006), la muestra total tiene una representatividad de 86%. La representatividad de las muestras en cada elemento varió entre 72% y 84% (Cuadro 1).

Cuadro 1. Riqueza de especies observada y esperada en los elementos muestreados del paisaje. Ver métodos para descripción de elementos.

Elemento	S <sub>Observada</sub>	S <sub>Jackknife</sub>	Representatividad
			(%)
MAG < 500 M	100	119	84
MAG > 500 M	98	127	77
FG	114	159	72
FM	94	126	74
FP	93	117	80
TOTAL	194	225	86

El Cuadro 2 muestra la distribución de la riqueza y el número de individuos registrados en los cinco elementos del paisaje muestreados. Considerando el total de especies, no hubo diferencia significativa entre los fragmentos ( $KW = 2.2$ ;  $p = 0.3$ ) ni entre las clases de matriz agropecuaria ( $KW = 0.3$ ;  $p = 0.6$ ). Al agrupar los fragmentos en una sola clase y compararlos con las clases de matriz hubo diferencia significativa ( $KW = 29.3$ ;  $p = 0.0002$ ). Asimismo, hubo diferencia significativa entre la riqueza de especies registrada en los fragmentos y  $MAG < 500$  (Mann-Whitney = 14065,  $p = 0.0002$ ) y  $MAG > 500$  (Mann-Whitney = 13302,  $p = 0.0006$ ); mientras que no hubo diferencia significativa entre las dos clases de matriz ((Mann-Whitney = 19225,  $p = 0.6$ ).

Cuadro 2. Riqueza\* (S) y abundancia (N) de especies en los elementos del paisaje muestreados. Ver métodos para descripción de elementos.

Elemento	Residentes		Migratorias		Total	
	S	N	S	N	S	N
MAG < 500	71	1871	29	262	100	2133
MAG > 500	74	1422	25	232	98	1654
FG	98	754	16	72	114	826
FM	78	580	16	69	94	649
FP	76	651	17	117	93	768
TOTAL	150	5278	44	752	194	6030

\* Excluye acuáticas y golondrinas y vencejos (9 spp, 518 individuos)

La mayor riqueza de especies y abundancia de individuos se registró en los fragmentos de selva, aunque a nivel de punto de conteo el elemento con mayor promedio de especies e individuos fue MAG<500 (Cuadro 3). Las comunidades de aves en MAG<500 y MAG>500 tuvieron mayor similitud entre sí que con los fragmentos. Se observó diferencia significativa en la proporción de especialistas de bosque – especialistas de áreas abiertas en cada uno de los elementos muestreados. Las especies generalistas de bosque fueron las dominantes en los elementos muestreados.

Cuadro 3. Parámetros generales de la comunidad de aves asociada a los elementos del paisaje muestreados. Los valores entre paréntesis corresponden al número de especies. Ver métodos para descripción de elementos.

	Fragmentos	MAG < 500	MAG > 500
Especies residentes	151	100	98
Promedio de especies por punto	9.2 ± 3.8	15.4 ± 4.7	10.5 ± 4.8
Individuos	2243	2091	1696
Promedio de individuos por punto	18.9 ± 11.3	52.3 ± 24.0	42.4 ± 25.9
% de similitud con fragmentos *	1	0.31	0.27
% de similitud con MAG < 500 *	0.31	1	0.87
% de similitud con MAG > 500 *	0.27	0.87	1
Especies compartidas con fragmentos	--	65	63
Especies compartidas con MAG < 500	65	--	73
Especies compartidas con MAG > 500	63	73	--
% especialistas de bosque	24.5 (N= 37)	8.0 (N= 8)	6.1 (N= 6)
% generalistas de bosque	74.9 (N= 112)	71.0 (N= 71)	71.4 (N= 70)
% especialistas de áreas abiertas	0.6 (N= 1)	21.0 (N= 21)	22.5 (N= 23)

\* Índice de Chao-Jaccard, donde 0 = disimilitud total y 1 = idéntico

### *Estructura de la comunidad*

El análisis de NMDS produjo una solución de tres ejes (Figura 3) que explicó 76% de la varianza en el conjunto de datos. El estrés final fue 16.9, dentro del rango de 10 – 20 encontrado en los datos de la mayoría de comunidades ecológicas (McCune y Grace 2002) y no se debió al azar (prueba Monte Carlo,  $p = 0.02$ ). Esta ordenación espacial agrupó a los sitios en función de las especies de aves registradas. Así, a mayor cercanía entre puntos, mayor similitud en la composición de especies.

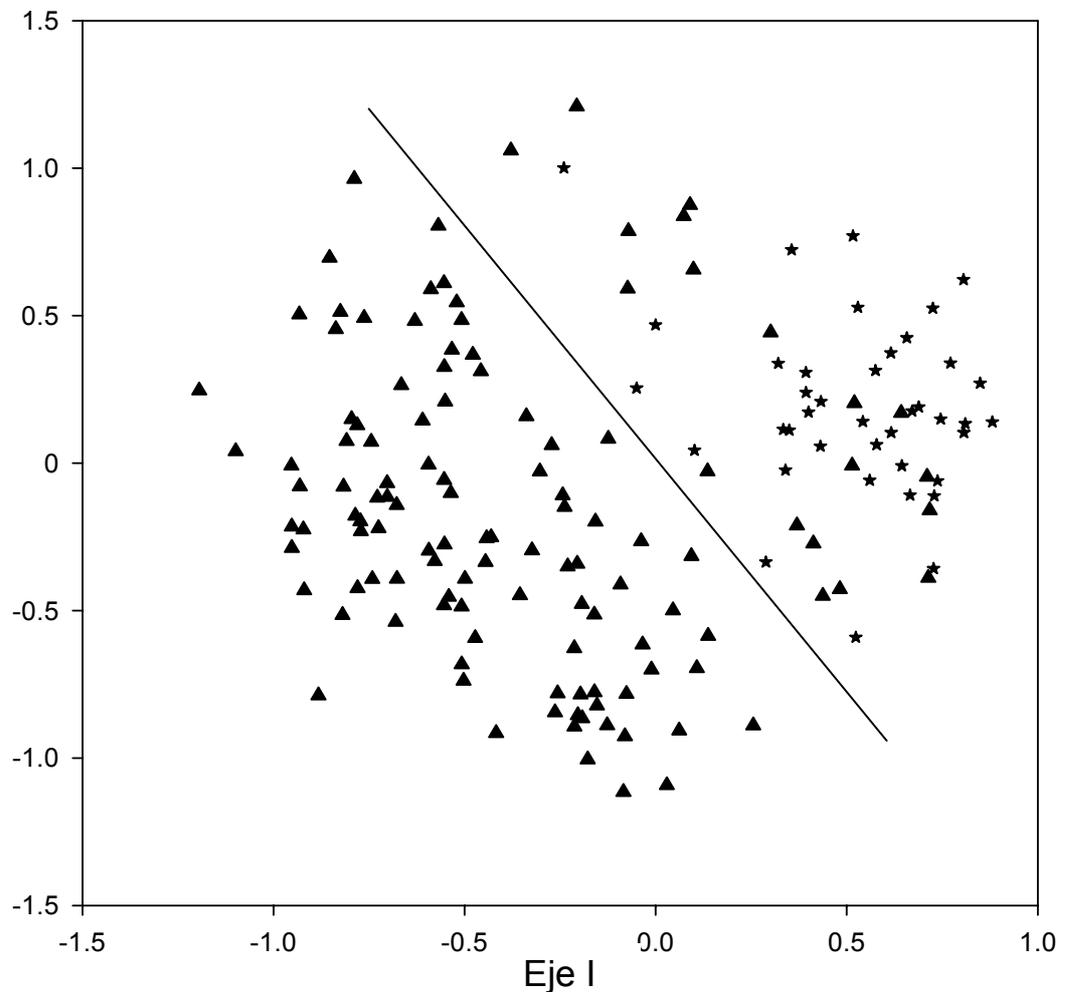


Figura 3. Representación espacial, obtenida en NMDS, de la similitud de especies de aves registradas en los 200 sitios de muestreo. ▲, fragmento de selva; \*, matriz pecuaria.

En la figura se distinguen dos grupos: uno formado por los sitios localizados en fragmentos de selva y otro formado por los sitios ubicados en la matriz agropecuaria. Esta disposición espacial es clara, a excepción de diecisiete sitios de fragmentos que se ubicaron entre los sitios de la matriz agropecuaria. El eje I representa un gradiente de características del hábitat que indica menor grado de perturbación hacia los valores negativos y mayor grado de perturbación hacia los valores positivos. La distribución de la muestra a lo largo del gradiente del Eje I indica que la composición de las especies asociadas a fragmentos difiere de las asociadas a la matriz agropecuaria.

#### *Fragmentos de Selva*

Los conteos en fragmentos de selva incluyeron 2243 individuos correspondientes a 151 especies. El número de especies por punto de muestreo varió entre 2 y 24; y el número de individuos varió entre 4 y 73. El promedio de especies y el número de individuos registrados por punto fue  $9.2 \pm 3.8$  y  $18.9 \pm 11.3$ , respectivamente (Cuadro 3). Las 10 especies más abundantes en estos elementos del paisaje en conjunto comprendieron 41% de los registros (Cuadro 4). Todas estas especies son generalistas de bosque.

Cuadro 4. Las diez especies más abundantes en cada tipo de elementos del paisaje. Ver métodos para descripción de elementos.

Fragmentos		MAG < 500 m		MAG > 500 m	
Especies	N	Especies	N	Especies	N
<i>Psarocolius montezuma</i> <sup>c</sup>	201	<i>Sporophila torqueola</i> <sup>a</sup>	272	<i>Quiscalus mexicanus</i> <sup>a</sup>	250
<i>Amazona autumnalis</i> <sup>c</sup>	152	<i>Quiscalus mexicanus</i> <sup>a</sup>	196	<i>Sporophila torqueola</i> <sup>a</sup>	168
<i>Phaethornis longirostris</i> <sup>c</sup>	84	<i>Volatinia jacarina</i> <sup>a</sup>	163	<i>Volatinia jacarina</i> <sup>a</sup>	106
<i>Cyanocorax morio</i> <sup>c</sup>	83	<i>Sporophila aurita</i> <sup>a</sup>	145	<i>Sturnella magna</i> <sup>a</sup>	92
<i>Thryothorus maculipectus</i> <sup>c</sup>	80	<i>Sturnella magna</i> <sup>a</sup>	137	<i>Cyanocorax morio</i> <sup>c</sup>	86
<i>Ortalis vetula</i> <sup>c</sup>	76	<i>Bubulcus ibis</i> <sup>a</sup>	103	<i>Dendroica petechia</i> <sup>a*</sup>	67
<i>Pionus senilis</i> <sup>c</sup>	68	<i>Dendroica petechia</i> <sup>a*</sup>	91	<i>Ortalis vetula</i> <sup>c</sup>	62
<i>Trogon melanocephalus</i> <sup>c</sup>	58	<i>Cyanocorax morio</i> <sup>c</sup>	86	<i>Bubulcus ibis</i> <sup>a</sup>	55
<i>Setophaga ruticilla</i> <sup>c*</sup>	57	<i>Pyrocephalus rubinus</i> <sup>a</sup>	74	<i>Sporophila aurita</i> <sup>a</sup>	45
<i>Aratinga nana</i> <sup>c</sup>	56	<i>Ortalis vetula</i> <sup>c</sup>	56	<i>Crotophaga sulcirostris</i> <sup>a</sup>	43
Total	915	Total	1323	Total	974

<sup>a</sup> Especialista de áreas abiertas; <sup>b</sup> especialista de bosque; <sup>c</sup> generalista de bosque; \* migratoria

#### *Matriz agropecuaria < 500 m*

Los conteos en este elemento del paisaje comprendieron 2091 individuos correspondientes a 100 especies. El número de especies por punto de muestreo varió entre 7 y 25 y el número de individuos varió entre 12 y 123. El promedio de especies y el número de individuos registrados por punto fue  $15.4 \pm 4.7$  y  $52.3 \pm 24$ , respectivamente (Cuadro 3). Las 10 especies más abundantes en este elemento del paisaje en conjunto comprendieron 62% de los registros (Cuadro 4). Ocho de estas especies son especialistas de áreas abiertas y las restantes (*Cyanocorax morio*, y *Ortalis vetula*) son generalistas de bosque.

#### *Matriz agropecuaria > 500 m*

Los conteos en este elemento del paisaje comprendieron 1693 individuos correspondientes a 98 especies. El número de especies por punto de muestreo varió entre 1 y 22 y el número de individuos varió entre 4 y 120. El promedio de especies y el número de individuos registrados por punto fue  $10.5 \pm 4.8$  y  $42.4 \pm 25.9$ , respectivamente (Cuadro 3). Las 10 especies más abundantes en este elemento del paisaje en conjunto comprendieron 59 % de los registros (Cuadro 4). Ocho de estas especies son especialistas de áreas abiertas y las restantes (*Cyanocorax morio*, y *Ortalis vetula*) son generalistas de bosque.

#### *Detección de especies y gremios*

La detección de especies no frugívoras fue significativamente mayor ( $KW > 10.7$ ,  $p < 0.001$ ) que la de frugívoras en cada uno de los elementos muestreados (Cuadro 5). Asimismo, hubo diferencia significativa al comparar la detección de frugívoros y no

frugívoros (KW = 46.26;  $p = 0.0007$ ) en la muestra total. La detección de especies asociadas al estrato bajo en la matriz fue significativamente mayor que las asociadas al estrato alto (MAG<500: KW = 19.8;  $p = 0.009$ ; MAG>500: KW = 11.1;  $p = 0.008$ ); en el caso de los fragmentos, no hubo diferencia en la distribución vertical de las especies registradas. Se registró la presencia de especies más grandes en los fragmentos que en la matriz (media de la masa 164.5 g *versus* 113.4 g). Este efecto fue dependiente del gremio alimentario, ya que la masa de los frugívoros fue significativamente mayor que la masa de las especies no frugívoras (media de log masa = 1.78 para frugívoros *versus* 1.48 para no frugívoros,  $F = 4.10$ ,  $p = 0.04$ ).

Cuadro 5. Efecto de características de la historia natural sobre diferencias en la detección.

Característica	% de detección en fragmentos	% de detección en MAG < 500	% de detección en MAG > 500
Gremio alimentario			
Frugívoro	45.0	24.1	26.1
No frugívoro	55.0	75.9	73.9
Estrato de forrajeo			
Alto	40.3 <sup>a</sup>	34.5 <sup>b</sup>	23.6 <sup>b</sup>
Bajo	59.7 <sup>c</sup>	65.5 <sup>d</sup>	59.7 <sup>d</sup>
Especialista de área abierta	0.1	62.2	37.7
Especialista de bosque	84.6	9.7	5.2
Generalista de bosque	57.5	24.4	18.1

<sup>a</sup> Dosel; <sup>b</sup> árbol aislado; <sup>c</sup> sotobosque y suelo; <sup>d</sup> cerco vivo, arbustos y suelo

\*  $p < 0.05$

Al analizar los gremios alimentarios con un NMDS, se obtuvo una solución de tres ejes que explicó 81 % de la varianza en el conjunto de datos. El estrés final fue 18.9, dentro del rango de 10 – 20 encontrado en los datos de la mayoría de comunidades ecológicas (McCune y Grace 2002) y no se debió al azar (prueba Monte Carlo,  $p = 0.02$ ). En la Figura 4 se observa que los gremios que incluyen frutos en su dieta, aunados a los insectívoros de corteza, los nectarívoro/insectívoros y las rapaces, forman un grupo que está asociado a los sitios ubicados en los fragmentos.

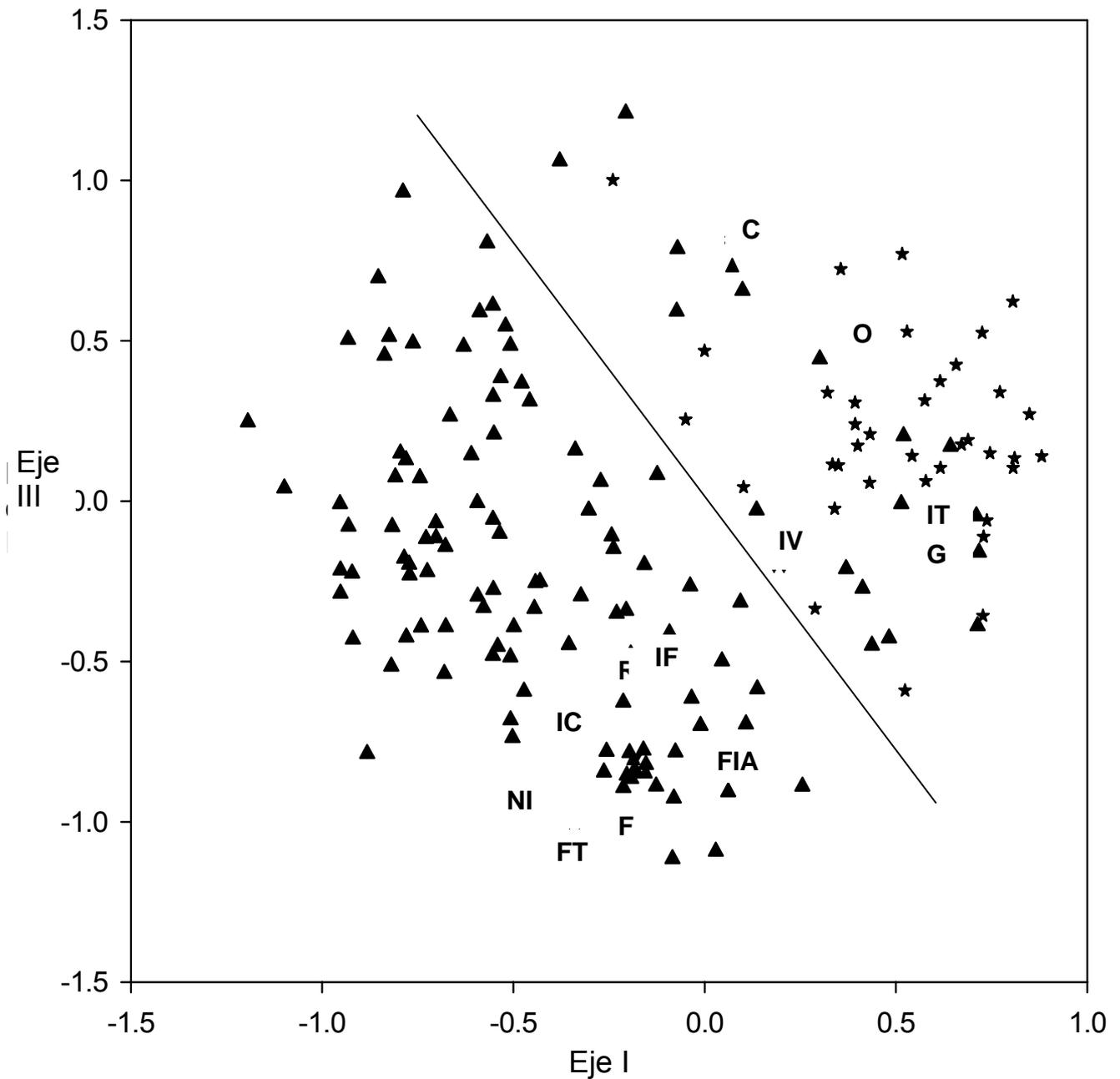


Figura 4. NMDS de gremios alimenticios sobrepuesta a la ordenación espacial de los sitios de muestreo. C: Carroñero; FA: frugívoro arbóreo; FIA: frugívoro/insectívoro arbóreo; FT: frugívoro terrestre; IC: insectívoro de corteza; IF: insectívoro de follaje; IT: insectívoro terrestre; IV: insectívoro al vuelo; G: granívoro; NI: nectarívoro/insectívoro; O: omnívoro; R: rapaz; ▲, fragmento de selva; \*, matriz pecuaria

#### *Preferencia de hábitat*

La composición de la comunidad de aves asociada a los elementos del paisaje

estudiados, de acuerdo con la preferencia de hábitat, corresponde a 18.6 % (N = 36) de

especialistas de bosque; 13.4 % (N = 26) de especialistas de áreas abiertas y 68 % (N = 132) de generalistas de bosque (Apéndice 1). La distribución de cada categoría fue significativamente diferente (KW > 22.0;  $p < 0.05$ ) en cada elemento muestreado (Cuadro 3). Los fragmentos presentaron mayor riqueza de especialistas y generalistas de bosque. En la matriz pecuaria, las categorías con mayor riqueza fueron las generalistas de bosque y las especialistas de áreas abiertas.

### **Especies Residentes de los Fragmentos**

Se registró un total de 2,065 individuos representantes de 125 especies de aves residentes (Apéndice 2); de las cuales 123 fueron registradas visualmente y dos sólo fueron detectadas por sus cantos. La amplitud de la muestra (i.e., el porcentaje de la riqueza observada en relación con la estimada) en los fragmentos varió entre 72.6 y 77% de acuerdo con el Jackknife de primer orden. La representatividad de la muestra total fue de 81.7%.

Setenta y ocho por ciento ( $n = 98$ ) de las especies fueron registradas en los sitios del fragmento grande (FG), 62 % ( $n = 78$ ) en sitios de los fragmentos medianos (FM) y 61% ( $n = 77$ ) en los sitios de los fragmentos pequeños (FP). Treinta y ocho por ciento de los individuos fueron registrados en los sitios FG, 28% en los sitios FM y 34% en los sitios FP. La mayor similitud entre los ensambles de aves ocurrió entre FG y FM que compartieron 60 especies (88%). Las otras comparaciones mostraron coeficientes muy similares: FG – FP compartieron 63 especies (86%) y FM – FP compartieron 52 especies (85%). La única comparación significativamente diferentes fue FG – FP (KW = 6658,  $p = 0.04$ ; las demás  $p > 0.15$ ).

### *Gremios alimenticios*

Las especies registradas en todas las clases de fragmentos correspondieron a 11 gremios alimenticios (Ver Apéndice 2 para la descripción de gremios). El gremio predominante fue el de insectívoros/frugívoros arbóreos (IFA) con 24.8% de las especies registradas (Cuadro 6)

Cuadro 6. Frecuencia de distribución de gremios alimenticios expresada como el porcentaje de la riqueza de especies observada en fragmentos de bosque tropical. Los valores entre paréntesis corresponden a la riqueza y abundancia de las especies. FG: fragmento grande; FM: fragmentos medianos y FP: fragmentos pequeños.

Gremio	FG (n=40)	FM (n=40)	FP (n=40)	Total (n=120)
Frugívoros Arbóreos	16.3 (16; 180)	16.7 (13; 187)	16.9 (13; 176)	13.6 (17; 543)
Insectívoros/Frugívoros Arbóreos	22.4 (22; 265)	26.9 (21; 201)	26.0 (20; 263)	24.8 (31; 729)
Insectívoros de Corteza	11.2 (11; 52)	11.5 (9; 33)	9.1 (7; 27)	10.4 (13; 112)
Insectívoros de Follaje	15.3 (15; 107)	14.1 (11; 100)	16.9 (13; 144)	13.6 (17; 351)
Nectarívoros – insectívoros	9.2 (9; 73)	9.0 (7; 37)	6.5 (5; 26)	8.8 (11; 136)
Rapaces	8.2 (8; 13)	3.8 (3; 3)	3.9 (3; 4)	8.8 (11; 20)
Insectívoros Saltarines	14.3 (14; 50)	15.4 (12; 29)	15.6 (12; 45)	15.2 (1; 124)
Carroñeros	0 (0; 0)	0 (0; 0)	2.6 (2; 9)	1.6 (2; 9)
Insectívoros Barredores	1.0 (1; 35)	0 (0; 0)	0 (0; 0)	0.8 (1; 35)
Frugívoros Terrestres	1.0 (1; 1)	1.3 (1; 1)	1.3 (1; 1)	1.6 (2; 3)
Insectívoros Terrestres	1.0 (1; 1)	1.3 (1; 1)	1.3 (1; 1)	0.8 (1; 3)
<b>TOTAL</b>	<b>(98; 777)</b>	<b>(78; 592)</b>	<b>(77; 696)</b>	<b>(125; 2065)</b>

Cuatro gremios más, Insectívoros saltarines (IS), frugívoros arbóreos (FA), insectívoros de follaje (IF) e insectívoros de corteza (IC) correspondieron a 52.8% de las especies. Los nectarívoros - insectívoros y rapaces comprendieron 8.8% de las especies cada uno. La composición de gremios no varió con el tamaño del fragmento con excepción de los carroñeros que solo estuvieron presentes en los fragmentos pequeños (rapaces:  $G = 5.71$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0.057$ ; los demás  $G < 2.30$ ,  $gl = 2$ ,  $p \geq 0.317$ ). La abundancia de gremios varió con el tamaño del fragmento sólo para los insectívoros de corteza ( $KW = 7.3$ ,  $p = 0.04$ ) y nectarívoros – insectívoros ( $KW = 11.99$ ,  $p = 0.002$ ; Cuadro 6). Las especies carroñeras e insectívoras barredoras fueron excluidas de análisis subsecuentes debido a que sus registros fueron muy escasos y porque no son habitantes del interior del bosque.

#### *Caracterización del hábitat*

En general, cinco de las seis variables consideradas difirieron significativamente entre las clases de fragmentos: COBHE, COBARBO, ALTARB, DENARB, and GPH ( $KW: 4.3 - 64.0$ , todas  $p < 0.05$ ; cuadro 7).

Los sitios en el fragmento grande tuvieron los valores más altos para todas las variables, excepto por la cobertura arbórea. Los sitios en los fragmentos medianos tuvieron la mayor cobertura arbórea y la menor cobertura herbácea y densidad arbórea. Los sitios en los fragmentos pequeños tuvieron la menor cobertura herbácea y arbórea, la menor altura de árboles y estaban más perturbados que los sitios en las otras clases de fragmentos.

Cuadro 7. Media y desviación estandar (entre paréntesis) de los valores de las variables del hábitat en el fragmento grande (FG), fragmentos medianos (FM) y pequeños (FP).

Variable	FG	FM	FP	Total
Cobertura herbácea	2.22 (0.58)	1.63 (0.59)	1.75 (0.71)	1.87 (0.067)
Cobertura arbustiva	2.22 (0.70)	2.25 (0.44)	2.05 (0.32)	2.18 (0.51)
Cobertura arbórea	1.42 (0.50)	1.73 (0.75)	1.32 (0.53)	1.49 (0.62)
Altura de árboles	2.53 (0.51)	1.70 (0.46)	1.27 (0.45)	1.83 (0.70)
Densidad arbórea	2.10 (0.67)	1.27 (0.51)	1.37 (0.63)	1.58 (0.71)
Grado de perturbación humana	3.65 (0.48)	3.10 (0.90)	3.07 (1.00)	3.28 (0.86)

El NMDS produjo una solución óptima de 3 ejes que explicó 88.8% de la variación en el conjunto de datos. El estrés final fue 12.7, dentro del rango 10 – 20 encontrado para la mayoría de datos de comunidades ecológicas (McCune y Grace 2002), y no se debió al azar (prueba Monte Carlo,  $p = 0.019$ ). La gráfica de ordenación reveló un agrupamiento de sitios por tamaño del fragmento (Figura 5).

Los sitios en el fragmento grande y en los medianos formaron grupos distintos a los de los sitios en los fragmentos pequeños, sin embargo mostraron algunos traslapes y estuvieron más cercanos entre sí. El Eje I representó un gradiente de características del hábitat con valores positivos indicadores de bosque menos perturbado y/o de bosque maduro y valores negativos indicadores de sitios con un mayor grado de perturbación humana. Por lo tanto, este eje corresponde a un gradiente de bosque joven/perturbado a bosque maduro/no perturbado. La mayoría de los sitios en el fragmento grande se agruparon hacia la derecha de la gráfica de ordenación debido a

altos valores individuales en la densidad arbórea, la cobertura arbórea y bajos valores para el grado de perturbación humana. Los sitios en los fragmentos medianos y pequeños tuvieron una ordenación difusa principalmente por la variación en el grado de perturbación humana en esos sitios.

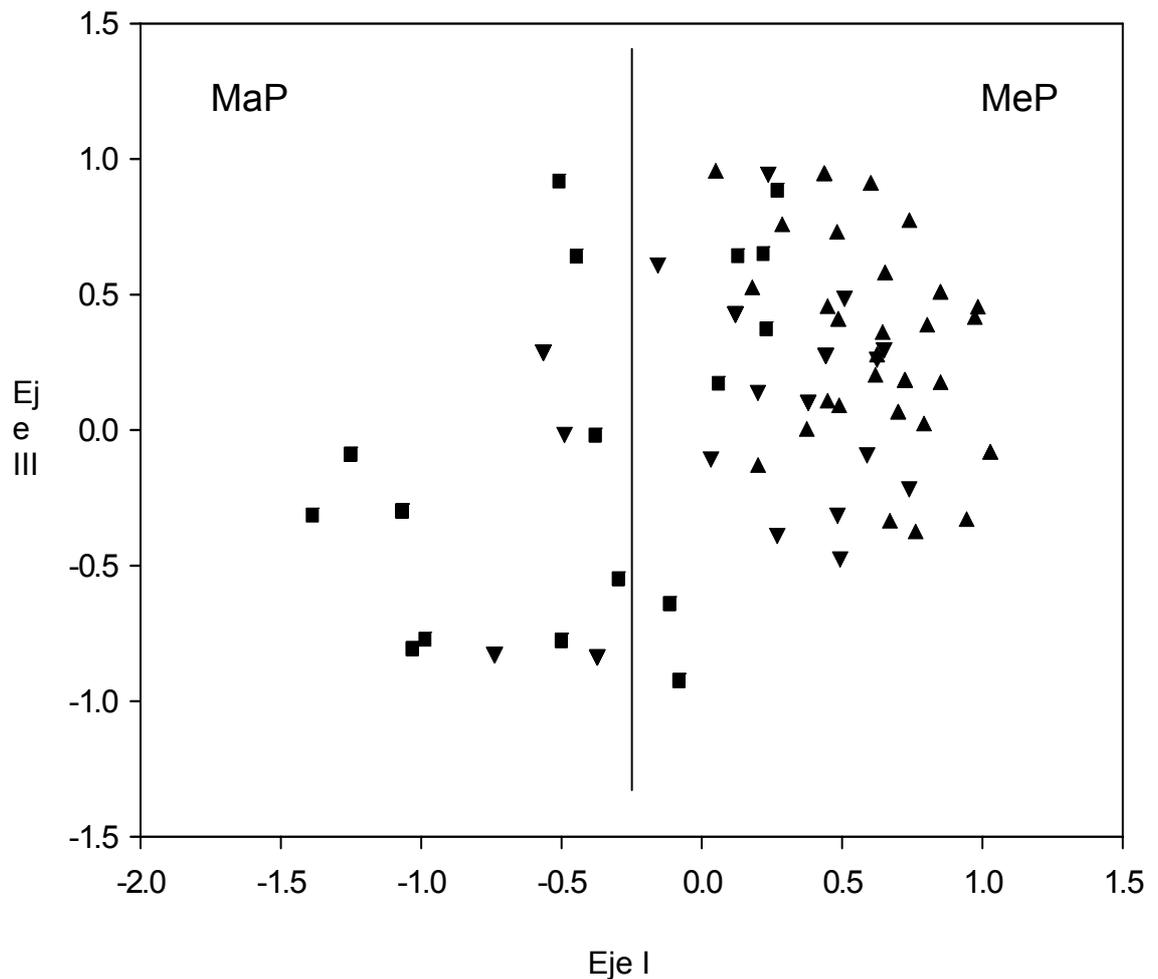


Figura 5. Representación especial de las similitudes entre características del hábitat de los sitios muestreados obtenida con NMDS. El número de puntos menor a 120 se debe al traslape de sitios con condiciones idénticas de hábitat. La línea que separa los sitios menos perturbados (MeP) de los más perturbados (MaP) fue definida visualmente. ▲ Fragmento Grande; ▼, Fragmento Mediano; ■, Fragmento Pequeño. Ver métodos para la descripción de las variables del hábitat.

La distribución de muestras a lo largo del eje del gradiente de distribución del hábitat en el Eje I de la Figura 5 mostró que 54 (45%) sitios estaban en el grupo más perturbado (MaP) y 66 (55%) sitios estaban en el grupo menos perturbado (MeP). La riqueza y abundancia de especies de todos los gremios fue más abundante en los sitios más conservados (Cuadro 8). Los sitios más perturbados y menos perturbados compartieron 77 especies (Índice de Chao – Jaccard = 63%).

Cuadro 8. Distribución de gremios en las muestras de fragmentos con diferente grado de perturbación humana y tamaño (FG = fragmento pequeño; FM = fragmento mediano; FP = fragmento pequeño,  $n$  = tamaño de muestra,  $s$  = riqueza de especies,  $N$  = abundancia).

Gremio alimenticio		Más Perturbado (MaP)				Menos Perturbado (MeP)			
		FG	FM	FP	Total MP	FG	FM	FP	Total MP
		( $n=1$ )	( $n=18$ )	( $n=35$ )	( $n=54$ )	( $n=39$ )	( $n=22$ )	( $n=5$ )	( $n=66$ )
FA	$s$	0	11	12	12	16	12	4	17
	$N$	0	82	151	233	180	105	25	310
IFA	$s$	2	19	19	26	23	13	14	26
	$N$	8	89	215	312	257	112	48	417
IC	$s$	0	7	7	9	11	8	5	12
	$N$	0	8	18	36	52	15	9	76
IF	$s$	2	10	12	14	15	8	12	17
	$N$	3	50	104	157	104	54	40	194
IN	$s$	1	6	5	8	9	5	3	10
	$N$	1	16	21	38	72	21	5	98
R	$s$	0	1	2	2	8	2	2	10
	$N$	0	1	2	3	13	2	2	17
IS	$s$	1	10	8	14	14	5	6	17
	$N$	2	21	31	54	48	8	14	70
FT	$s$	0	0	0	0	1	1	1	2
	$N$	0	0	0	0	1	1	1	3

### Respuestas de Gremios

Cuatro de las seis variables del hábitat (ALTARB, GPH, DENARB, y tamaño del fragmento) explicaron la presencia de todos los gremios alimenticios, excepto los

frugívoros/insectívoros arbóreos que no estuvieron relacionados con ninguna de las variables del hábitat consideradas (Cuadro 9).

Cuadro 9. Relaciones entre la ocurrencia de gremios alimenticios y las variables del hábitat, obtenidas de la regresión logística. Sólo se presentan las variables significativas; n = riqueza de especies en el gremio.

Gremio	<i>P</i> Modelo	G.F.*	RD/GL **	Variables significativas, $p < 0.05$
FA (n = 17)	0.019	0.9	0.99	DENARB, ALTARB, GPH
IC (n = 13)	0.01	0.3	0.98	ALTARB
IN (n = 11)	0.002	0.6	1.2	Tamaño
R (n = 11)	0.005	0.06	0.76	GPH
IF (n = 17)	0.05	0.9	0.85	ALTARB , GPH
IS (n = 19)	0.03	0.6	1.3	GPH
IFA (n = 31)	---			
FT (n = 3)	0.02	--	0.26	DENARB, ALTARB

\* G.F.: Prueba de bondad de ajuste; \*\* RD/GL: Relación Residuo de Desviación/Grados de Libertad

## DISCUSIÓN

### *La comunidad de aves del paisaje de la Sierra*

El número de especies en los elementos del paisaje estudiado corresponde a 67% de las especies previamente registradas ( $n = 293$ ) en recorridos por la zona de estudio entre 1998 y 2000 (Arriaga-Weiss *et al.* 2000). La diferencia entre la riqueza registrada previamente y la de este estudio se debe a que la primera fue obtenida en una escala temporal más amplia: casi cuatro años. Además en ese tiempo se muestrearon elementos no considerados en este estudio: ríos, lagunas y plantaciones de plátano y de hule. Es importante resaltar que se registró la presencia de dos especies (*Melanerpes pucherani* y *Arremonops rufivirgatus*) por primera vez en la zona y que la presencia de *Cardelina rubrifrons* constituye un registro nuevo para Tabasco.

La diferencia en la riqueza de especies entre los fragmentos y las clases de matriz fue coherente con estudios previos que muestran que los bosques tropicales tienen mayor riqueza que los elementos del paisaje circundantes (Andrade y Rubio-Torgler 1994; Warkentin *et al.* 1995; Thiollay 1999; Naidoo 2004). Asimismo, los resultados coinciden con estudios similares que indican que muchas especies de aves que habitan en los remanentes de bosque también utilizan la matriz circundante como fuente de alimento y otros recursos, tales como materiales para nidos (Bayne y Hobson 1997; Renjifo 2001). Algunos gremios (*e. g.*, nectarívoro/insectívoro) no fueron afectados, o lo fueron en menor grado, por la fragmentación debido a su habilidad para usar la matriz circundante (Stouffer y Bierregaard 1995a; Bierregaard y Stouffer 1997).

Renjifo (2001) y Wethered y Lawes (2003) también encontraron que la naturaleza de la matriz era muy importante en la determinación de las comunidades de aves en fragmentos de bosques tropicales de América del Sur y Sudáfrica. En este estudio, la matriz pecuaria aparentemente es muy hostil para especialistas de bosque ya que está dominada por pastizales con escasos árboles aislados y la avifauna asociada está constituida principalmente por especies especialistas de áreas abiertas.

Además de determinar qué especies utilizaban la matriz y cuáles no, traté de determinar cuáles especies eran “especialistas de bosque”. Se registraron 37 especies que, con base en Howell y Webb (1995), son especialistas de bosque (*e. g.*, *Henichorina leucosticta*, *Basileuterus culicivorus*, *Crax rubra*, *Pipra mentalis*, *Penelope purpurascens*, *Hylophilus decurtatus*, *Dendrocincla homochroa*, *Microrhoptias quixensis*, *Myiodynastes luteiventris*). El 83% (N = 322) de los individuos de esas especies fue registrado en el interior de los fragmentos. Los individuos restantes (N = 69) fueron detectados en árboles aislados en la matriz pecuaria, lo cual es un indicio de que ciertas especies (*e. g.*, *Basileuterus culicivorus*, *Oporornis formosus*, *Celeus castaneus*, *Cyanerpes cyaneus*, *Dendrocincla anabatina*, *Lanio aurantius*, *Myiopagis viridicata*) se pueden desplazar entre fragmentos y utilizan la matriz.

El uso diferencial de los elementos del paisaje por parte de los grupos funcionales se observó en relación con la composición de los gremios alimentarios. En general, las especies que incluyen frutos en sus dietas fueron más comunes en los fragmentos. Otros estudios han encontrado resultados similares (Johns 1991; Lambert 1992; Kattan *et al.* 1994; Restrepo y Gómez 1998; Beier *et al.* 2002). Las diferencias

entre la abundancia de frugívoros en los fragmentos y la matriz se pueden explicar por cambios en la disponibilidad de frutos como consecuencia de la fragmentación y la deforestación, (Restrepo *et al.* 1999; Githiru *et al.* 2002). En este estudio, se registró la presencia de 36 especies de árboles aislados en la matriz pecuaria; de ellos 12 producen frutos carnosos. Sin embargo, es importante señalar que cinco de esas especies (*Mangifera indica*, *Citrus limetta*, *C. limon*, *C. nobilis* y *C. sinensis*) son sembradas por los dueños de los potreros.

No obstante que 11 de las 12 especies nectarívoras/insectívoras fueron detectadas en los tres elementos muestreados, 84% (N = 136) de los individuos fueron registrados en los fragmentos; 11.6 % (N = 19) en MAG<500 m y solo 4.4 % (N = 8) en MAG>500 m. Esto contrasta con los resultados de otros estudios que señalan que este gremio es poco afectado por la fragmentación debido a su capacidad para utilizar la matriz circundante (Stouffer y Bierregaard 1995b; Bierregaard y Stouffer 1997). En el caso de la Amazonía, esto pudiera deberse a que la matriz no tenía uso pecuario y por lo tanto tendría especies herbáceas con flores abundantes, mientras que en este estudio las plantas dominantes no constituyen recursos para el gremio de las especies nectarívoras/insectívoras.

Doce de las 15 especies de rapaces fueron registradas dentro de los fragmentos; de ellas 9 solo fueron detectadas en este elemento (*Chondrohierax uncinatus*, *Leucopternis albicollis*, *Buteogallus anthracinus*, *Buteo platypterus*, *Spizaetus tyrannus*, *Caracara cheriwayi*, *Micrastur semitorquatus*, *Strix nigrolineata* y *Pulsatrix perspicillata*). Todas estas especies requieren de hábitats boscosos para la

captura de sus presas y/o como perchas para el avistamiento de presas en áreas abiertas y cuatro de ellas son especialistas de bosque (Howell y Webb 1995), por lo que su presencia en los fragmentos corresponde a lo esperado. Este gremio es influido por el grado de perturbación humana en los bosques (Arriaga-Weiss *et al.* 2007) y es bien conocido que algunas especies de rapaces son muy sensibles a la fragmentación y perturbación del hábitat (Thiollay 1989; Renjifo 1999). Por otro lado, dos de las tres especies que solo fueron registradas en la matriz pecuaria (*Elanus leucurus* y *Falco sparverius*) son especialistas de áreas abiertas; la otra (*Falco ruficularis*), es una generalista de bosque que utiliza árboles aislados en la matriz pecuaria como sitios de anidación o percha para descanso. Cabe mencionar el caso de un registro de *Buteo magnirostris*, especialista de áreas abiertas, en un sitio en fragmento pequeño mientras el resto, 19 individuos, fueron detectados en la matriz pecuaria.

Estos resultados resaltan la importancia de los fragmentos de selva tropical para la conservación de las aves en la zona de estudio. Sin embargo, el papel de los elementos del paisaje que circundan a los fragmentos no debe ser subestimado en tanto que proporcionan recursos a especies especialistas de áreas abiertas y generalistas de bosque. En este estudio, muchas de las especies generalistas de bosque fueron registradas tanto cerca del bosque (MAG<500 m) como lejos (MAG>500 m) (e. g., *Psaracolius montezuma*, *Dryocopus lineatus*, *Euphonia hirundinacea*, *Cyanocorax morio*, *Piaya cayana*, *Ramphastos sulphuratus*). Aunque en menor número, también se registró la presencia de especialistas de bosque en ambos tipos de matriz pecuaria (*Celeus castaneus*, *Pachyramphus aglaiae*, *Basileuterus culicivorus*, *Myiodynastes luteiventris*, *Myiopagis viridicata*, *Cyanerpes cyaneus*, *Oporornis*

*formosus*, *Lanio aurantius*). Todos los individuos de ambos grupos fueron registrados en árboles aislados en la matriz y en cercos vivos, lo que indica que estas plantas proporcionan recursos no sólo a especies de áreas abiertas (Luck y Daily 2003). De hecho, la presencia de especies generalistas y especialistas de bosque en la matriz puede ser considerado como evidencia de conectividad, porque indica que esas especies no evitan la matriz y son capaces de atravesarla. Además, los resultados sugieren que los corredores lineales formados por los cercos vivos son de gran importancia para las aves. Noventa y cuatro (48%) de las especies registradas en la matriz pecuaria estaban utilizando los cercos vivos para forrajeo, descanso e incluso anidación (i. e., *Columbina talpacoti*)

Se ha reconocido ampliamente que especies generalistas de bosque y especialistas de áreas abiertas pueden ocurrir en la periferia de los fragmentos debido al efecto de borde, particularmente hasta 100 m hacia el interior (Lovejoy *et al.* 1986, Malcolm 1994, Murcia 1995, Restrepo y Gómez 1998, Watson *et al.* 2004b). En este estudio, no obstante que los puntos de conteo se encontraban por lo menos a 100 m del borde, no solo se registraron especies generalistas de bosque sino que fueron las especies dominantes en los fragmentos. El proceso de influjo de especies generalistas que reemplazan a especies especialistas en comunidades locales puede denominarse *infiltración biológica* (Raman 2001) en referencia a la presencia de especies colonizadoras en el interior de los fragmentos. Debido a que involucra especies nativas que se establecen en hábitats atípicos, la infiltración biológica difiere de la invasión biológica que generalmente involucra especies exóticas.

A pesar del uso que varias especies de bosque hacen de la matriz agropecuaria, la riqueza de especies registradas en los fragmentos de selva es significativamente más alta que en la matriz agropecuaria y muchas especies que dependen del bosque aparentemente evitan la matriz agropecuaria. Desde una perspectiva de conservación, se podría argumentar que las especies identificadas como habitantes de bosque y las afectadas por la degradación del hábitat deben recibir más atención. Los fragmentos de selva muestreados fueron los elementos del paisaje con mayor riqueza de especies, lo cual sugiere que la conservación de estos remanentes de vegetación primaria debe ser la base para la conservación de la biodiversidad de aves. Además es importante considerar el establecimiento y mantenimiento de una red de cercos vivos que contribuyan a la conectividad entre los fragmentos de selva.

Los resultados de este estudio muestran que para muchas especies especialistas de bosque es apropiado ver a los fragmentos como “islas” de hábitat rodeadas de un “mar” inhóspito de matriz (Whittaker 1998). De acuerdo con MacArthur y Wilson (1967), las poblaciones de algunas aves especialistas de bosque en esas islas deben estar reguladas por factores como tiempo desde el aislamiento, distancia entre fragmentos, así como el tamaño del fragmento. Sin embargo, con base en lo planteado por Kupfer *et al.* (2006), al mismo tiempo que se reconoce la importancia de los cambios asociados con los fragmentos mismos (*e. g.*, reducción en la superficie del bosque y el incremento en el aislamiento de los fragmentos) se debe reconocer que la extensión, intensidad y permanencia de las alteraciones a la matriz tendrán una influencia muy importante sobre los efectos del área y el aislamiento y, por lo tanto, enfatizar el papel potencial de la matriz no sólo como una barrera, sino un hábitat, un

conducto y una fuente. Asimismo, se debe reconocer que los niveles de conectividad pueden o no satisfacer los requerimientos de una especie determinada, dependiendo de su capacidad de movimiento, potencial demográfico, requerimientos mínimos de área y hábitat (Tischendorf y Fahrig, 2000). En los procesos de fragmentación, hay un umbral crítico en donde el grado de conectividad decrece repentinamente y, consecuentemente, los requerimientos de muchas especies pueden no ser satisfechos y las tasas de extinción pueden aumentar rápidamente (Metzger y Décamps, 1997). La conectividad es una propiedad crucial para la supervivencia de una metapoblación en un paisaje fragmentado porque refuerza la viabilidad poblacional de muchas especies (Beier y Noss, 1998). Debido al acuerdo generalizado de que la conectividad del paisaje tiene el potencial de incrementar la viabilidad poblacional, es importante determinar si la conectividad es funcional además de estructural (Dreschler y Wissel, 1998; Tischendorf y Fahrig, 2000).

Aun si muchas especies de aves se reproducen en el área de estudio, en ausencia de estudios poblacionales detallados no se puede asegurar que dichas poblaciones son sustentables, i. e., si son poblaciones fuente o vertedero (Pulliam 1988) y, por lo tanto, si la ornitofauna del lugar está en declinación. Brooks *et al.* (1999) muestran que la diversidad de aves en fragmentos de selva tropical aún puede estar declinando 50 años después del aislamiento, pero se desconoce lo que sucede a nivel de paisaje. Aquí es importante señalar que muchos otros factores, además de la pérdida de hábitat, pueden afectar la persistencia de especies de aves en paisajes agropecuarios incluyendo la depredación (Bayne y Hobson 1997) y la aplicación de pesticidas y herbicidas (Campbell *et al.* 1997; Boutin *et al.* 1999).

El mantenimiento de poblaciones de especies de aves nativas en la zona de estudio tiene varios beneficios. En primer lugar, la diversidad proporciona valiosos servicios ambientales como polinización, control de plagas y dispersión de semillas que ayudan al mantenimiento de la cobertura vegetal y sus beneficios asociados, incluyendo valores estéticos (Balvanera *et al.* 2001). Además, mientras que para muchas especies no habrá sustituto de los hábitats extensos, el paisaje antropizado en la zona de estudio puede proporcionar oportunidades de conservación para otras. Esta oportunidad se perderá a medida que las presiones incrementen, a menos que la conservación de la biodiversidad sea integrada explícitamente a las políticas agropecuarias.

#### *Aves Residentes en los Fragmentos*

Los fragmentos muestreados en este estudio tuvieron una riqueza de especies correspondiente a 61.6% de la riqueza de especies residentes conocida ( $n = 203$ ) en los principales elementos del paisaje (i.e, selva, vegetación secundaria y pastizales) del Parque Estatal de la Sierra (Arriaga-Weiss *et al.* 2004).

Con un esfuerzo de muestreo similar en cada clase de fragmento, por lo tanto controlando el efecto del muestreo pasivo, se registró una mayor riqueza y abundancia de especies en el fragmento grande. Otros estudios en fragmentos de bosque tropical (Beier *et al.* 2002; Newmark 2006) han encontrado una relación entre el tamaño del fragmento y la riqueza y abundancia de especies. De hecho, 24 especies (30% de la riqueza total) fueron registradas exclusivamente en el fragmento grande (e.g.,

*Leucopternis albicollis*, *Micrastur semitorquatus*, *Pionopsitta haematotis*, *Campephilus guatemalensis*, *Pipra mentalis*, *Euphonia gouldi*). La mayoría de estas especies son consideradas especialistas de selva porque dependen de bosques poco perturbados (Howell y Webb 1995). Aunque otras especies fueron registradas en todas las clases de fragmento, la abundancia fue mayor en el fragmento grande. Por ejemplo, *Phaethornis longirostris*, un colibrí de selva, fue tres veces más abundante en el fragmento grande que en los demás. *Henichorina leucosticta*, un insectívoro de follaje y especialista de selva, fue registrada cuatro veces más en el fragmento grande que en los demás.

Más de 80% de las especies registradas en este estudio tuvieron frecuencias menores a 10%, lo cual sugiere bajas densidades poblacionales, aunque esto pudiera ser un artificio de la técnica de muestreo. No obstante la posibilidad de que los muestreos por conteo de puntos puede excluir o subestimar especies como frugívoros terrestres y a insectívoros secretivos del sotobosques, los datos concuerdan con la predominancia general de especies raras en ensamblajes de aves en los trópicos (Oriens 1969), en parte debido a su distribución agregada (Karr 1977; Terborgh et al. 1990). Por lo tanto, es probable que las distribuciones en paisajes tropicales perturbados estén aun más restringidas ya que cada especie se concentra en las áreas más adecuadas del mosaico de hábitats.

#### *Respuestas de los gremios a las variables del hábitat*

En general, los 11 gremios alimenticios identificados estuvieron representados por igual en todos las clases de fragmentos, excepto los carroñeros que solo estuvieron

presentes en los fragmentos pequeños. Los datos de este estudio sugieren que la presencia de especies frugívoras arbóreas de distribución amplia (e. g. *Amazona autumnalis*, *A. albifrons*, *Aratinga nana* y *Ramphastos sulfuratus*) dependió de árboles altos y de sitios menos perturbados y se relacionó con la densidad arbórea. Esta variable, que puede decrecer con los cambios microclimáticos asociados con los efectos de borde y la perturbación humana, se relaciona con la disponibilidad de frutos y puede influir en cambios en la abundancia de frugívoros (Restrepo y Gómez 1998). Más aun, frugívoros grandes, como los mencionados arriba, dependen de oquedades en los árboles para anidar (Forshaw y Cooper 1977) y, por lo tanto, directamente de la disponibilidad de árboles grandes. Alternativamente, los datos no sustentan la premisa de que estas especies no son afectadas por las condiciones del hábitat en una pequeña parte de sus rangos de distribución como sugiere Johns (1991).

Se encontró que el gremio de insectívoros/frugívoros arbóreos no se relacionó con ninguna de las variables del hábitat consideradas en este estudio, lo cual es coherente con estudios previos que encontraron que especies de este gremio generalmente se asocian con la vegetación secundaria y toleran un amplio rango de condiciones microclimáticas. Por ejemplo, las tángaras del género *Ramphocelus* combinan frutos e insectos en varias formas, mientras utilizan diferentes alturas de forrajeo y presentan diferentes patrones estacionales de consumo (Keast 1985).

En este estudio, el gremio de nectarívoros – insectívoros no mostró una relación significativa entre la riqueza de especies y las variables del hábitat, excepto el tamaño del fragmento. La mayor riqueza y abundancia de colibríes fue registrada en el

fragmento grande, como se ha encontrado en otros estudios en la Amazonía (Stouffer y Bierregaard 1995a; Pearman 2002). La cobertura de árboles fue relativamente rala en la mayoría de los sitios donde se registraron las aves nectarívoras – insectívoras, y la mayoría de los colibríes fueron encontrados en sitios con arbustos en floración (e. g., *Heliconia* spp.), que generalmente se encuentran en los bordes o en claros dentro del bosque. El único colibrí abundante en este estudio fue *Phaethornis longirostris* que es un especialista en *Heliconia* (Snow and Texeira 2005). Ninguna de las demás especies de este gremio fueron detectadas en grandes números y se sabe que varias de ellas son especialistas de borde (Johns 1991). Esta evidencia sugiere que la mayoría de los colibríes no son afectadas severamente por la fragmentación de la selva, aunque deben ser afectadas por la pérdida del hábitat, lo cual incluso comenzará a reducir el hábitat de borde (Kattan et al. 1994; Renjifo 1999; Pearman 2002; Ribon et al. 2003).

Los insectívoros de corteza en general se adaptan a cambios microclimáticos asociados con la perturbación de la estructura del bosque porque forrajean en los árboles y arbustos del sotobosque, así como en el dosel (Johns 1991). Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que estas aves dependen del tamaño de los árboles (altura y diámetro) y en el grado de perturbación humana de su hábitat. Por lo tanto este gremio es favorecido por árboles más altos (i. e., troncos más gruesos) debido a una mayor superficie para forrajear. Otros estudios han sugerido que los forrajeadores de corteza (principalmente Picidae y Dendrocolaptidae) son afectados negativamente por una densidad arbórea baja (Thiollay 1994; Raman et al. 1998), que también es un indicador de la reducción en la superficie disponible para forrajear.

La ocurrencia de insectívoros de follaje estuvo significativamente relacionada con un grado de perturbación humana bajo y a una menor altura de árboles. Los insectívoros son particularmente susceptibles a la fragmentación no obstante su tamaño relativamente pequeño y una baja presión de cacería (Kattan et al. 1994; Stouffer y Bierregaard 1995b; Renjifo 1999, 2001), ya que aun la tala selectiva puede reducir su hábitat de forrajeo (Raman and Sukumar 2002). Su abundancia también refleja la cantidad de vegetación de sotobosque y sus insectos asociados, así como las condiciones microclimáticas (Johns 1991). Particularmente, las condiciones microclimáticas tienen una fuerte influencia sobre las aves del sotobosque (Karr and Freemark 1983). En este estudio, la vegetación del sotobosque era muy rala, especialmente en los fragmentos medianos y pequeños como lo indican los valores bajos de cobertura arbustiva y herbácea. Esta condición puede ser atribuida a la inclinación de la pendiente, la ausencia casi total de capas de suelo y a la perturbación humana. Estas condiciones microclimáticas del sotobosque influyeron en la distribución de los insectívoros de follaje: mientras que sus abundancias fueron similares en el dosel en todas las clases de fragmento ( $G = 0.64$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0.72$ ) se registró un mayor número de especies en el sotobosque del fragmento grande, que estaba mejor desarrollado que el de los fragmentos medianos y pequeños (FG = 50 vs. FM = 33 vs. FP = 28:  $G = 6.95$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0.03$ ).

La mayor riqueza y abundancia de especies de rapaces se registró en el fragmento grande y en los sitios menos perturbados. Este gremio es influido por el grado de perturbación humana, como lo indican los resultados de la regresión logística. Es bien conocido que las rapaces que habitan en la selva son especialmente sensibles

a la fragmentación y perturbación del bosque (Thiollay 1989; Renjifo 1999). Más aun, si sensibilidad a la fragmentación del hábitat se relaciona con su necesidad de territorios extensos, por lo que sus densidades tiendes a ser relativamente bajas (Ribon et al. 2003).

La presencia de especies frugívoras terrestres (v.gr., *Crax rubra*, *Penelope purpurascens*) fue influida por la densidad y altura de los árboles. Por lo tanto, considerando que este gremio esta constituido por especies del interior de la selva, se esperaba una mayor abundancia, si no una mayor riqueza, en los sitios menos perturbados en los que la densidad arbórea era alta. Sin embargo, tanto la riqueza como la abundancia fueron bajas. La ausencia de especies de la familia Tinamidae fue notable, ya que otros autores (Johns 1991; Estrada et al. 1997; Thiollay 1999; Lindell et al. 2004) han registrado su presencia en fragmentos poco perturbados. Una posible explicación de este resultado es que este gremio pudo haber sido impactado por la cacería por la demanda que tienen localmente. De hecho, en uno de los muestreos en el fragmento grande encontré un cazador con un *Crax rubra* recién capturado.

#### *Implicaciones para la Conservación*

Con base en los resultados de este estudio se identifican cuatro implicaciones para la conservación. Primero, el fragmento grande albergó un mayor número de especies de aves, y los sitios menos perturbados (valores altos de DENARB y COBARBO, valores bajos para GPH), tuvieron mayor riqueza que los fragmentos pequeños y/o sitios más perturbados. Segundo, las especies con atributos ecológicos restringidos (e. g., especies del interior y especialistas del sotobosque) fueron más sensibles a la

perturbación (e. g., *Amazona autumnalis*, *Trogon melanocephalus*, *Celeus castaneus*, *Henichorina leucosticta*, *Thryothorus maculipectus*, and *Cercomacra tyrannina*) y por lo tanto deben recibir una mayor prioridad de conservación que las especies generalistas. Esto implica que los fragmentos grandes deben recibir mayor prioridad en la toma de decisiones de conservación. Tercero, las características del hábitat, como la cobertura y densidad arbórea, deben ser mantenidas ya que son significativas para la preservación de especies residentes. Cuarto, la sensibilidad de insectívoros de corteza y de follaje a la perturbación local los hace útiles como indicadores ecológicos de la degradación del bosque.

A escala regional, la declinación de especies habitantes del bosque ha sido relacionada con el nivel de reducción y aislamiento del hábitat original (Renjifo 2001). La disrupción del hábitat por actividades humanas puede reducir el espacio ocupado por ensambles de especies similares y tiene un efecto sobre la disponibilidad de alimento (Wong 1986; Turner 1996; Sodhi 2002). En consecuencia, menos especies pueden ocupar el hábitat y solo las extensiones grandes de bosque pueden contener un ensamble completo de especies residentes. Una prioridad para su conservación debe ser la garantía de protección contra la alteración humana. Con la permanente presión de desarrollo sobre los remanentes de bosque en Tabasco, así como en otras regiones tropicales, urgen acciones de conservación para la preservación de sus biotas. Esto hace imperativo prevenir mayor fragmentación si es posible. En todo caso, se espera que el escenario futuro para las especies residentes del bosque tienda a la extinción, especialmente en los fragmentos más pequeños.



## CONCLUSIONES

Este estudio constituye una de las primeras aproximaciones al entendimiento de los efectos de las variables locales del hábitat y del contexto paisajístico sobre la composición de las comunidades de aves de bosque tropical húmedo en el sureste de México. Los principales resultados de este estudio sugieren que:

- Hay una diferencia significativa entre la riqueza de especies de aves en la matriz pecuaria y en los fragmentos de selva, debido a que numerosas especies que dependen de bosques evitan la matriz.
- Los fragmentos de selva en la zona de estudio aún contienen ensambles de aves característicos de este hábitat que está amenazado por la deforestación y degradación.
- Los patrones de riqueza de especies se relacionaron con el elemento del paisaje en que fueron registrados.
- La composición de la comunidad estuvo relacionada con el sitio y las características del hábitat. Por ejemplo, las especies frugívoras fueron más comunes en los fragmentos, mientras que las insectívoras lo fueron en la matriz.
- La estructura de la vegetación en los fragmentos de selva tuvo efectos positivos sobre las especies especialistas y las generalistas de bosque y negativos sobre las especies especialistas de áreas abiertas.
- Los gremios alimentarios también mostraron respuestas a la fragmentación, particularmente los frugívoros y las rapaces.
- La diversidad de respuestas indica que los efectos observados son consecuencia de diversos factores y mecanismos subyacentes.

- La infiltración de especies es motivo de preocupación para la conservación ya que especies generalistas reemplazan a especialistas de bosque, a menudo raras y/o en algún estatus de riesgo.

La conservación de las aves requiere de una estrategia con enfoque de paisaje, ya que la planificación de la conservación de fragmentos estará incompleta si no se consideran acciones en los elementos resultado de las actividades humanas (i. e., potreros, cultivos anuales y plantaciones). Con la tendencia a la expansión de la frontera agropecuaria, es altamente probable que incremente la fragmentación en la zona de estudio. En este contexto, es importante considerar que la matriz y los cercos vivos pueden jugar un papel fundamental para facilitar el flujo de aves de bosque en el paisaje, sobre todo en áreas donde los fragmentos de selva son muy pequeños. Además, donde existan las condiciones para lograrlo, se requiere evitar y/o revertir la alteración de la vegetación primaria mediante la protección y/o restauración para mantener la estructura de la comunidad de aves de selva. El mantenimiento de una matriz permeable y de alta calidad (i. e., con la mayor densidad de árboles posible) puede ayudar a mitigar algunos de los efectos adversos de la fragmentación. Para ello se podría promover un programa la conservación de árboles en los potreros.

Numerosas preguntas deberán ser respondidas para un mejor entendimiento de la fragmentación sobre aves de selva y, por lo tanto, una mejor planeación de estrategias de manejo y conservación. Esto incluye aspectos que se sabe tienen influencia significativa en otros sitios fragmentados: efectos de borde, tendencias poblacionales y demografía de especies de aves en fragmentos grandes y pequeños,

estructura de la comunidad en fragmentos rodeados por diferentes tipos de matriz, dispersión de especies de bosque para determinar conectividad funcional de la matriz y cercos vivos, así como la recuperación de comunidades de aves en áreas restauradas

## LITERATURA CITADA

- Aguilar, C., E. Martínez y L. Arriaga. 2000. Deforestación y fragmentación de ecosistemas: ¿Qué tan grave es el problema en México? *Biodiversitas* 30: 7 – 11
- American Ornithologists' Union (A.O.U.). 2002. Checklist of North American Birds. American Ornithologists' Union. <http://www.aou.org/checklist/index.php3>
- Andrade, G. I. y H. Rubio-Torgler. 1994. Sustainable use of the tropical rain forest: evidence from the avifauna in a shifting cultivation mosaic in the Colombian Amazon. *Conservation Biology* 8: 545 – 554
- Andren, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat – a review. *Oikos* 71: 355 – 366
- Antongiovanni, M. y J. P. Metzger. 2005. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 122: 441 – 451
- Arnold, G. W. y J. R. Weeldenburg. 1998. The effects of isolation, habitat fragmentation and degradation by livestock grazing on the use by birds of patches of Gimlet *Eucalyptus salubris* woodland in the wheatbelt of Western Australia. *Pacific Conservation Biology* 4:155 – 163
- Arriaga-Weiss S., Trejo-Pérez L. y O. Escobar P. 2000. Sierra de Tabasco. In: Arizmendi M. S. y L. Márquez Valdelamar (ed.) Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves en México. México, D F
- Arriaga-Weiss, S., S. Calmé y C. Kampichler. 2007. Bird communities in rainforest fragments: guild responses to habitat variables in Tabasco, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, en prensa.
- Balvanera, P. G. C. Daily, P. R. Ehrlich, T. H. Ricketts, S. A. Bailey, S. Kark, C. Kremen y H. Pereira. 2001. Conserving biodiversity and ecosystem services. *Science* 291: 2047
- Barrett, G. W H. A. Ford y H. F. Recher. 1994. Conservation of woodland birds in a fragmented rural landscape. *Pacific Conservation Biology* 1: 245 – 256.
- Bayne, E. M. y K. A. Hobson. 1997. Comparing the effects of landscape fragmentation by forestry and agriculture on artificial nests. *Conservation Biology* 11: 1418 – 1429
- Bayne, E. M. y K. A. Hobson. 2001. Movement patterns of adult male ovenbirds during post-fledgling period in fragmented landscapes and forested boreal landscapes. *The Condor* 103: 343 – 351
- Begon, M., J. L. Harper y C.R. Townsend. 1999. *Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Ed. Omega, Barcelona, España. p. 96
- Beier, P. y R. F. Noss. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12: 1241 – 1252
- Beier P, M. V. Drielen y B.O.Kankam. 2002. Avifaunal collapse in West African forest fragments. *Conservation Biology* 16:1097 – 1111
- Bélisle, M. y C. C. St Clair. 2001. Cumulative effects of barriers on the movements of forest birds. *Conservation Ecology* 5: 9. <http://www.consecol.org/vol5/iss2/art9>

- Bélisle, M. y A. Desrochers. 2002. Gap-crossing decisions by forest birds: an empirical basis for parametrizing spatially-explicit, individual-based models. *Landscape Ecology* 17: 219 – 231
- Bentley, J. M. y C. Catterall. 1997. The use of bushland corridors, and linear remnants by birds on southeastern Queensland, Australia. *Conservation Biology* 11: 1173 – 1189
- Bierregaard, R. O. y P. C. Stouffer. 1997. Understorey birds and dynamic habitat mosaics in Amazonian rainforests. In: Laurance W. F. y R. O. Bierregaard (eds.) *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 138 – 155
- Bolger, D. T., A. C. Alberts y M. E. Soulé. 1991. Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinction, and nested species subsets. *American Naturalist* 137: 155 -166
- Boutin, C, K. E. Freemark y D. A. Kirk. 1999. Farmland birds in southern Ontario: field use, activity patterns and vulnerability to pesticide use. *Agricultural Ecosystems and Environment* 72: 239 – 254
- Brash, A. R. 1987. The history of avian extinction and forest conversion on Puerto Rico. *Biological Conservation* 39: 97 – 111
- Brauldi, R. A. y J. G. Sanderson. 1999. Nested species subsets, gaps, and discrepancy. *Oecologia* 119: 256 – 264
- Brooker, L., M. Brooker y P. Cale. 1999. Animal dispersal in fragmented habitat: measuring habitat connectivity, corridor use, and dispersal mortality. *Conservation Ecology* (online) 3: 4. <http://www.consecol.org/vol3/iss1/art4>
- Brown, J.H. y A. Kodric – Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445 – 449
- Brooks, T. M., S. L. Pimm y J. O. Oyugi. 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 13: 1140 – 1150
- Brown, J. H. y M.V. Lomolino. 2000. Concluding remarks: historical perspective and the future of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 9: 87 – 92
- Brown, W.P. y P.J. Sullivan. 2005. Avian community composition in isolated fragment forests: a conceptual revision. *Oikos* 111: 1 – 8
- Burel, F. y J. Baudry. 2002. *Ecología del Paisaje. Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Ediciones Mundi-Prensa,. Madrid, España.
- Cale, P. G. 2003. The influence of social behaviour, dispersal and landscape fragmentation on population structure in a sedentary bird. *Biological Conservation* 109: 237 – 248
- Calmé, S. y A. Desrochers. 1999. Nested bird and micro-habitat assemblages in a peatland archipelago. *Oecologia* 118: 361 – 370
- Calmé, S. y, A. Desrochers y J. P. L. Savard. 2002. Regional significance of peatlands for avifaunal diversity in southern Québec. *Biological Conservation* 107: 273 – 281
- Cam, E., J. D. Nichols, J. E. Hines y J. R. Sauer. 2000. Inferences about nested subsets structure when not all species are detected. *Oikos* 91: 428 - 434
- Campbell, L. H., M. I. Avery, P. Donald, A. D. Evans, R. E. Green y J. D. Wilson. 1997. *A Review of Indirect Effect of Pesticides on Birds*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, U. K.

- Canaday, C. 1996. Loss of insectivorous birds along a gradient of human impact in Amazonia. *Biological Conservation* 77: 63 – 77
- Cardoso, M. 1979. El clima de Chiapas y Tabasco. Instituto de Ingeniería, UNAM. México, D.F.
- Castelletta, M. N., S. Sodhi, y R. Subaraj. 2000. Heavy extinctions of forest avifauna in Singapore: lessons for conservation on southeast Asia. *Conservation Biology*: 14: 1870 – 1880
- Challenger, A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Pasado, Presente y Futuro. CONABIO, UNAM, Agrupación Sierra Madre, México. p. 95-97, 297 – 299
- Chao A., R. L. Chazlon, R. K. Colwell y T. J. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:148 – 159
- Coleman, B. D., M. A. Mares, M. R. Willig y Y. H. Hsieh. 1982. Randomness, area, and species richness. *Ecology* 63: 1121 – 1133
- Collinge, S. K. 2001. Spatial distribution and biological conservation. *Biological Conservation* 100: 1 – 2
- Colwell, R. K. 2006 EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0. Persistent URL <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>
- Connor, E. F. y E. D. Mc Coy. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113: 791 – 833
- Contreras M. de E., M. 1979. Clima. Publicaciones del CRTP 4 - 5. U. de Chapingo, Teapa, Tabasco, México
- Cook, R. R. y J. Quinn. 1995. The influence of colonization in nested species subsets. *Oecologia* 102: 413 – 424
- Cook, W., K. T. Lane, B. L. Foster y R. D. Holt. 2002. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* 5: 619 – 623
- Cornelius, C. H. Cofre y P. Marquet. 2000. Effects of habitat fragmentation on bird species in a relict temperate forest in semiarid Chile. *Conservation Biology* 14:534 – 543
- Cutler, A. 1991. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. *Conservation Biology* 5: 496 – 505
- Da Silva, J. M. C., C. Uhl y G. Murria. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10: 491 – 503
- Daily, G. C., P. R. Ehrlich y G. A. Sánchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11: 1 – 13
- Dale, S., K. Mork, R. Solvang y A. J. Plumptre. 2000. Edge effects on the understory bird community in a logged forest in Uganda. *Conservation Biology* 14: 265 – 276
- Debinski, D. M. y R. D. Holt. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14:342-355
- Desrochers, A. y S. J. Hannon. 1997. Gap crossing decisions by forest songbirds during the post-fledging period. *Conservation Biology* 11:1204 – 1210
- Diamond, J. M. 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural preserves. *Biological Conservation* 7: 129 – 146

- dos Anjos, L. 2006. Bird species sensitivity in a fragmented landscape of the Atlantic Forest in Southern Brazil. *Biotropica* 38: 229 – 234
- Dreschler, M. y C. Wissel 1998. Tradeoffs between local and regional scale management of metapopulations. *Biological Conservation* 83: 31 – 41
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y J. Dennis A. Meritt. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 6: 19 – 43
- Estades, C. F. y S. A. Temple. 1997. Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecological Applications* 9: 573 – 585
- Estrada, A., A. Rivera y R. Coates-Estrada. 2002. Predation of artificial nests in a fragmented landscape in the tropical region of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 106: 199 – 209
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2005. Diversity of Neotropical migratory landbird species assemblages in forest fragments and man-made vegetation in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 14: 1719 – 1734
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* 61:603 – 610
- Ferreira, L. V. y W. F. Laurance. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conservation Biology* 11: 797 – 801
- Forman, R. T. T. 1995. *Land MoIscs. The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge University Press. Cambridge, U. K. pp. 4 – 7, 405 – 412
- Forshaw, J. M. y W.T- Cooper. 1977. *Parrots of the World*. T.H.F. Publications, Inc. NJ.
- Galindo-Alcántara, A, C. Chiappy-Jones, M.A. Salcedo-Meza, C. Zequeira-Larios, C. Rullán-Silva, L. Gama-Campillo y C. Rodríguez-Leal. 2004. *Ordenamiento Ecológico de la Región Sierra del Estado de Tabasco*. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Memoria Técnica. 230 pp
- García, E. 1973. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Instituto de Ingeniería, UNAM. México, D. F.
- Gascon, C., T. E. Lovejoy, R. O. Bierregaard, J. R. Malcolm, P. C. Stouffer, H. L. Vasconcelos, W. F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher y S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 223 – 229
- Gobeil, J. F. y M. A. Villard. 2002. Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations. *Oikos* 98(3): 447 - 458
- Guithiru, M., L. Lens, A Benmur y C. P. K. O. Ogol. 2002. Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented afro-tropical forest. *Oikos* 96: 320 – 330
- Haas, C. A. 1995. Dispersal and use of corridors by birds in wooded patches on an agricultural landscape. *Conservation Biology* 9: 845 – 854
- Hagan J. M., M. Vander Haegen, y P.S. McKinley. 1996. The early development of forest fragmentation effects on birds. *Conservation Biology* 10: 188 – 202
- Haila, Y., I. Hanski, I. y S. Raivio. 1993. Turnover of breeding birds in small forest fragments: the “sampling” colonization hypothesis corroborated. *Ecology* 74: 714 – 725

- Hall, P., S. Walke y K. Bawa. 1996. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pythecellobium elegans*. *Conservation Biology* 10: 757 – 768
- Hamann, A. y E. Curio. 1999. Interactions among frugivores and fleshy fruit trees in a Phillipine submontane rainforest. *Conservation Biology* 13: 766 – 773
- Hames, R. S., K. V. Rossenberg, J. D. Lowe y A. A. Dhondt. 2001. Site reoccupation in fragmented landscapes: testing predictions of metapopulation theory. *Journal of Animal Ecology* 70: 182 – 190
- Hanski, I. 1994. Patch – occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 131 – 135
- Hanski, I. y D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En I.Hanski y M. Gilpin (Eds.). *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, EUA, pp. 5-26.
- Harvey, C. A. y W. A. Haber. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* 44: 37 – 68
- Hietz-Sierfert, U. P. Hietz y S. Guevara. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 75: 103 – 111
- Hinsley, S.A., P. E Bellamy, I. Newton y T. H. Sparks. 1995. Bird species turnover and stochastic extinction in woodland fragments. *Ecography*, 18, 41 – 50
- Holmes, R. T. y H. F. Recher. 1986. Determinants of guild structure in forest bird communities: an intercontinental comparison. *Condor* 88: 427 - 439
- Hosmer, D. W., Jr. y S. Lemeshow. 2000. *Applied Logistic Regression*. John Wiley & Sons, Inc. NY. p 116
- Howell, N. G. y S. Webb. 1995. *The Birds of Mexico and Central America*. Oxford University Press. E. U. A. 851 pp
- Hubbell, S. P. 2001. *A Unified Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Hughes, J. B., G. C. Daily y P. R. Ehrlich. 2002. Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. *Ecology Letters* 5: 121 – 129
- Hughes, J. B., G. C. Daily y P. R. Ehrlich. 2002. Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. *Ecology Letters* 5: 121 – 129
- Hunter, M. L. 1995. *Fundamentals of Conservation Biology*. Blackwell Science, Inc. E. U. A. p. 185
- Jacobs, M. D. y J. S. Walker. 1999. Density estimates of birds inhabiting fragments of cloud forest in Southern Ecuador. *Bird Conservation International* 9:73 – 89
- Johns, A. D. 1991. Responses of Amazonian rain forest birds to habitat modification. *Journal of Tropical Ecology* 7: 417 – 437
- Jullien, M. y J. M. Thiollay. 1996. Effects of rain forest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human-made gradients in French Guiana. *Journal of Biogeography* 23: 7 – 25
- Kadmon, R. 1995. Nested species subsets and geographic isolation: a case study. *Ecology* 76: 458- 465
- Karr, J. R. 1977. Ecological correlates of rarity in a tropical forest bird community. *Auk* 94: 240 – 247

- Karr, J. R. 1980. Geographic variation in the avifauna of tropical forest undergrowth. *Auk* 97: 283 – 298
- Karr, J. R. 1982. Population variability and extinction of the avifauna of a tropical land-bridge island. *Ecology* 63: 1975 – 1978
- Karr, J. R. y K. E. Freemark. 1983. Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the “stable” tropics. *Ecology* 64:1481 – 1494
- Kattan, G. H., H. Álvarez-López y M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8: 138 – 146
- Keast, A. 1985. Tropical rain forest avifaunas: an introductory conspectus. In: Diamond A W, Lovejoy T E (ed) *Conservation of Tropical Forest Birds*. ICBP Technical Publication 4, Cambridge, UK
- Keyser, A. J., G. E. Hill y E. C. Soehren. 1998. Effects of forest fragment size, nest density, and proximity to edge on the risk of predation to ground-nesting passerine birds. *Conservation Biology* 12: 986 – 994
- Kupfer, J. A., G. P. Malanson, S. B. Franklin. 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography* 15: 8 – 20
- Laiolo, P. 2002. Effects of forest structure, floral composition and diversity on a forest bird community in north-western Italy. *Folia Zoologica* 51: 121 – 128
- Lambert, F. R. 1992. The consequences of selective logging for Bornean lowland forest birds. *Transactions of the Royal Society* 335: 443 – 457
- Laurance, W. F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91:109 – 117
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 213 – 239
- Lindell, C. A., W. H. Chomentowski y J. R. Zook. 2004. Characteristics of bird species using forest and agricultural land covers in southern Costa Rica, *Biodiversity Conservation* 13:2419 – 2441
- Lindenmayer, D. B., R. B. Cunningham, C. F. Donnelly, H. Nix y B. D. Lindenmayer. 2002. Effects of forest fragmentation on birds assemblages in a novel landscape context. *Ecological Monographs* 72: 1 – 18
- Lomolino, M. V. y D. R. Perault. 2001. Island biogeography and landscape of mammals inhabiting fragmented, temperate forests. *Global Ecology and Biogeography* 10: 113 – 132
- López- Hernández, E. S. 1994. *La Vegetación y la Flora de la Sierra de Tabasco (Municipios de Tacotalpa y Teapa), México*. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco. 88 p
- López, J. E. y C. A. Pfister 2001. Local population dynamics in metapopulation models: implications for conservation. *Conservation Biology* 15: 1700 – 1709
- Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard y A. B. Rylands. 1986. Edge and other effects of isolation in Amazon forest fragments. In M. Soulé (ed.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Rarity*. Sinauer, Sunderland Massachusetts. pp. 257 – 285
- Luck, G. W. y G. C. Daily 2003. Tropical countryside bird assemblages: richness, composition, and foraging differ by landscape context. *Ecological Applications* 13: 235 – 247

- Lynch, J.F. y D. F. Whigham. 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, USA. *Biological Conservation*, 74, 287 – 324
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton NJ
- Maina, G. G. y W. M. Jackson. 2003. Effects of fragmentation on artificial nest predation in a tropical forest in Kenya. *Biological Conservation* 111: 161 – 169
- Malcolm, J. R. 1994. Edge effects in Central Amazonian forest fragments. *Ecology* 75: 2438 – 2445
- Maldonado M., F., G. Vargas y R. F. Molina Martínez. 1997. *Los Cercos Vivos del Estado de Tabasco*. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. 71 pp.
- McCollin, D. 1993. Avian distribution patterns in a fragmented wooded landscape (North-Humberside, UK) – the role of between-patch and within-patch structure. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 3: 48 – 62
- McCune, B. y M. J. Mefford. 1999. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Ver. 4.34. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, U S A
- McCune, B. y J. B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities* MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, U S A
- Meffe, G. K. y R. C. Carroll. 1994. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates. Inc., Sunderland, MA. p. 237
- Merriam, G. 1984. Connectivity: a fundamental characteristic of landscape pattern. In Barndt, J. Y P. Agger (eds), *Proceedings of the 1st international seminar on methodology oin landscape ecological research and planning*. Roskilde Univ. Denmark. p. 5 – 15
- Metzger, J. P. y H. Décamps 1997. The structural connectivity threshold: an hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Oecologica* 18: 1 – 12
- Mittermeier, R., N. Myers y C. Goettsch Mittermeier. 2000. *Hotspots: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. Conservation International Publications
- Moilanen, A. e I. Hanski. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79: 2503 – 2515
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58 – 62
- Naidoo, R. 2004. Species richness and community composition of songbirds in a tropical forest-agricultural landscape. *Animal Conservation* 7: 93 – 105
- Naka, L.N. 2004. Structure and organization of canopy bird assemblages in Central Amazonia. *Auk* 121: 88-102
- National Geographic Society. 2000. *Field Guide to the Birds of North America*. Nat. Geog. Society, Washington, D. C., E. U. A.
- Newton, I. 1998. *Population Limitation in Birds*. Academic Press, London.
- Newmark, W. D. 1991. Tropical forest fragmentation and the local extinction of understory birds in the eastern Usambara mountains, Tanzania. *Conservation Biology* 5: 67 – 78
- Newmark, W. D. 2006. A 16-year study of forest disturbance and understory bird community structure and composition in Tanzania. *Conservation Biology* 20:122–134

- Norris, D. J. y B. J. M. Stutchbury. 2001. Extraterritorial movements of a forest songbird in a fragmented landscape. *Conservation Biology* 15: 729 – 736
- Norris, D. R. y B. J. M. Stutchbury. 2002. Sexual differences in gap-crossing ability of a forest songbird in a fragmented landscape revealed through radiotracking. *The Auk* 119: 528 – 532
- Noss, R. F. y B. Csuti. 1997. Habitat Fragmentation. In G. K. Meffe, C. R. Carroll and Contributors. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. Pp 269 – 304
- Opdam, P., D. van Dorp y C. J. F. ter Braak. 1984. The effect of isolation on the number of woodland birds in small woods in the Netherlands. *Journal of Biogeography* 11: 473 – 478
- Orians, G. H. 1969. The number of bird species in some tropical forests. *Ecology* 50: 783 – 801
- Pattanavibool, A y P. Dearden. 2002. Fragmentation and wildlife in montane evergreen forests, northern Thailand. *Biological Conservation* 107: 155 – 164
- Patterson, B. D. 1987. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. *Conservation Biology* 1: 323 – 334
- Pearman, P. B. 2002. The scale of community structure: habitat variation and avian guilds in tropical forest understory. *Ecological Monographs* 72:19–39
- Pérez, L. A., S. M. Sousa, A. M. Hanan, F. Chiang y P. Tenorio. 2005. Vegetación Terrestre. In: J. Bueno, F. Álvarez, *et al.* (ed) *Biodiversidad del Estado de Tabasco*. UNAM-CONABIO, México
- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1989. *Aves de México. Guía de Campo*. Ed. Diana. México, D. F. 473 pp
- Porneluzi, P. y J. Faaborg. 1999. Season-long fecundity, survival, and viability of ovenbirds in fragmented and unfragmented landscapes. *Conservation Biology* 13:1151 – 1161
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, links, and population regulation. *American Naturalist* 132: 652 – 661
- R Development Core Team. 2006. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org>
- Ralph, J. C., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. DeSante y B. Milá. 1995. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. General Technical Report. Pacific Southwest Station, USDA Forest Service, Albany, California, U S A
- Raman, T. R. S. 2001. Effect of slash-and-burn shifting cultivation on rainforest birds on Mizoram, northeast India. *Conservation Biology* 15: 685 – 698
- Raman, T. R. S. y R. Sukumar. 2002. Responses of tropical rainforest birds to abandoned plantations, edges and logged forest in the Western Ghats, India. *Animal Conservation* 5: 201 – 216
- Raman, T. R. S., G. S. Rawat y A. J. T. Johnsingh. 1998. Recovery of tropical rainforest avifauna in relation to vegetation succession following shifting cultivation in Mizoram, north-east India. *Journal of Applied Ecology* 35: 214 – 231
- Raman, T.R.S. 2001. Impact of fragmentation and plantations on rainforest birds in the Anamalai Hills, southern Western Ghats, India. CERC Technical Report # 5, Centre for Ecological Research and Conservation, Mysore, 50 pp.

- Renjifo, L. M. 1999. Composition changes in a Subandean avifauna After long-term forest fragmentation. *Conservation Biology* 13: 1124 – 1139
- Renjifo, L. M. 2001. Effect of natural and anthropogenic landscape matrices in a Neotropical montane forest. *Ecological Applications* 11: 14 – 31
- Restrepo, C. y N. Gómez. 1998. Responses of understory birds to anthropogenic edges in a neotropical montane forest. *Ecological Applications* 8: 170 – 183
- Restrepo, C., N. Gómez y S. Heredia. 2002. Anthropogenic edges, treefall caps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. *Ecology* 80: 668 – 685
- Ribon, R., J. E. Simon y G.T. de Mattos. 2003. Bird Extinctions in Atlantic Forest Fragments of the Viçosa Region, Southeastern Brazil. *Conservation Biology* 17:1827 – 1836
- Richards, P. W. 1996. *The Tropical Rainforest: An Ecological Study*. Cambridge University Press, Cambridge Massachusetts
- Rivera, A. y S. Calmé. 2006. Forest fragmentation and the changes in the feeding ecology of the Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*) in Calakmul region. En: Estrada A., Garber P., Pavelka M., Luecke L. (eds.). *New perspectives on the distribution, ecology and conservation of Mesoamerican Primates*. Springer, New York. Pp. 189 – 213
- Robbins, C. S., D. K. Dawson y B. A. Dowell. 1989. Habitat area requirements of breeding forest birds of the Middle Atlantic states. *Wildlife Monographs* 103: 1 – 34
- Robinson, S.K. 1998. Another threat posed by forest fragmentation: reduced food supply. *Auk* 115: 1 – 3
- Robinson, W. D. 2001. Changes in the abundance of birds in a Neotropical forest fragment over 25 years: a review. *Animal Biodiversity and Conservation* 24: 51 – 65
- Robinson, W. D. y S. K. Robinson. 1999. Effects of selective logging on forest bird populations in a fragmented landscape. *Conservation Biology* 13: 58 – 66.
- Salazar- Conde, E., J. Zavala-Cruz, O. Castillo-Acosta y R. Cámara-Artigas. 2004. Evaluación espacial y temporal de la vegetación de la Sierra Madrigal, Tabasco, México (1973-2003). *Investigaciones Geográficas* 54: 7 – 23
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5:18 – 32
- SEDESPA. 1998. Estudio Socioeconómico de la Comunidades Dentro y Alrededor del Parque Estatal de la Sierra. Gobierno del Estado de Tabasco. 55 p
- SEDESPA. 1999. Plan de Gestión del Parque Estatal de la Sierra (1999-2001). Gobierno del Estado de Tabasco. 55 pp
- Şekercioğlu Ç, P. R. Ehrlich, G. C. Daily, D. Aygen, D. Goehring y R. F. Sandi. 2002. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proceedings National Academy of Sciences* 99: 263 – 267
- Sibley, D. A. 2000. National Audubon Society. *The Sibley Guide to Birds*. Chanticleer Press. New York, E. U. A. 544 pp
- Siegel, R. B. y M. V. Centeno. 1996. Neotropical migrants in marginal habitats on a Guatemalan cattle ranch. *The Wilson Bulletin* 108: 166-170
- Sieving, K. E., M. F. Willson y T. De Santo. 1996. Habitat barriers to movements of understory birds in fragmented south-temperate rainforest. *Auk* 113: 944 – 949

- Simberloff, D. 1994. Habitat fragmentation and population extinction of birds. *Ibis* 127: 105 – 111
- Simberloff, D. y J. L. Martin. 1991. Nestedness of insular avifaunas: simple summary statistics masking complex species patterns. *Ornis Fennica* 68: 178 - 192
- Sisk, T. D., N. M. Haddad y P. R. Ehrlich. 1997. Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix habitats. *Ecological Applications* 7: 1170 – 1180
- Sitompul, A.F., M. F. Kinnaird y T. G. O. Brien. 2004. Size matters: the effects of forest fragmentation and resource availability on the endemic Sumba Hornbill *Aceros everetti*. *Bird Conservation International* 14: 23 – 37
- Snow, D. W. y D. L. Texeira. 2005. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazilian *Journal of Ornithology* 123: 446 – 450
- Sodhi, N.S. 2002. The effects of food-supply on Southeast Asian forest birds. *Ornithological Science* 1: 89 – 93
- Stouffer, P.C. y R. O. Bierregaard. 1993. Spatial and temporal abundance patterns of Ruddy Quail Doves (*Geotrygon Montana*) near Manaus, Brasil. *Condor* 95: 896 – 903
- Stouffer, P.C. y R. O. Bierregaard. 1995a. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology* 9: 1085 – 1094
- Stouffer, P.C. y R.O. Bierregaard. 1995b. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76: 2429 – 2445
- Stratford, J. A. y P.C. Stouffer. 1999. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil. *Conservation Biology* 13:1416–1423
- Tabarelli, M., J.M. Cardoso da Silva y C. Gascon. 2004. Forest fragmentation, and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 1419 – 1425
- Terborgh, J. y B. Winter. 1980. Some causes of extinction. In M. E. Soulé y B. A. Wilcox (Eds.) *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*, pp. 119 – 134. Sinauer Associates Inc., Sunderland MA
- Terborgh, J. y S. K. Robinson. 1986) Guilds and their utility in ecology. In: J. Kikkawa y D. J. Anderson (ed). *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, London, U K
- Terborgh, J., S. K. Robinson, T. A. Parker, C. A. Munn y N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecol Monographs* 60: 213 – 238
- Thiollay, J. M. 1989. Area requirements for the conservation of rain forest raptors and game birds in French Guiana. *Conservation Biology* 3: 128 – 137
- Thiollay, J. M. 1994. Structure, density and rarity in an Amazonian rain forest bird community. *Journal of Tropical Ecology* 10: 449 – 481
- Thiollay, J.M. 1999. Responses of an avian community to rain forest degradation. *Biodiversity and Conservation* 8: 513 – 534
- Tischendorf, L. y L. Fahrig. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90: 7 – 19
- Tudela, F. 1989. Modernización Forzada del Trópico Mexicano. El Caso de Tabasco, Proyecto Integrado del Golfo. El Colegio de México. México, D.F.

- Turner, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33(3): 200 – 209
- Turner, M. G., R. H. Gardner y R. V. O'Neill. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice. Pattern and Process*. Springer-Verlag, New, York. 401 pp
- van Dorp, D. y P. F. M. Opdam. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* 1: 59 – 73
- Verboom, J., K. Lankester y J.A. J. Metz. 1991. Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 39 – 56
- Villard, M., G. Merriam y B. A. Maurer. 1995. Dynamics in subdivided populations of neotropical migratory birds in a fragmented temperate forest. *Ecology* 76: 27 – 40
- Warkentin, I. G., R. Greenberg y J. S. Ortiz. 1995. Songbird use of gallery woodlands in recently cleared and older settled landscapes of the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 9: 1095 – 1106
- Watson, J. E. M., R. J. Whittaker y T. P. Dawson. 2004a. Avifaunal responses to habitat fragmentation in the threatened littoral forests of south-eastern Madagascar. *Journal of Biogeography* 31: 1791 – 1807
- Watson, J. E. M., R. J. Whittaker y T. P. Dawson. 2004b. Habitat structure and proximity to forest edge affect the abundance and distribution of forest dependent birds on tropical coastal forests of southeastern Madagascar. *Biological Conservation* 120: 311 – 327
- Weinberg, H. J. y R. R. Roth. 1998. Forest area and habitat quality for nesting Wood Thrush. *Auk* 115: 879 – 889
- West, R.C., N.P. Psuty y B.G. Thom. 1976. *Las Tierras Bajas de Tabasco en el Sureste de México*. Gobierno del Estado de Tabasco.
- Wethered, R. y M. J. Lawes. 2003. Matrix effects on bird assemblages in fragmented FArontane forests in South Africa. *Biological Conservation* 114: 327 – 340
- Whittaker, R. J. 1998. *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford University Press, Oxford
- Wiens, J. A. 1994. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* 137: 97 – 104
- Wilcove, D. S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66:1211 – 1214
- Wilcox, B. D. y D. D. Murphy. 1985. Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* 125: 870 – 887
- Willis, E. O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs* 44: 153 – 169
- Wilson, E. O. 1992. *The Diversity of Life*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts
- Wong, M. 1986. Trophic organization of understory birds in a Malaysian dipterocarp forest. *Auk* 103: 100 – 116
- Worthen, W. B. 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos* 76: 417 - 426
- Wright, D. H., B. D. Patterson, G. M. Mikkelsen, A. Cutler y W. Atmar. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113: 1 – 20

## APÉNDICE 1.

Lista de especies registradas en los elementos del paisaje muestreados. EAA = Especialista de áreas abiertas; EB = Especialista de bosque; GB = generalista de bosque; \* = migratorio.

Gremios alimenticios: FA = frugívoro arbóreo; IFA = insectívoro/frugívoro arbóreo; IC = insectívoro de corteza; IF = insectívoro de follaje; IN = insectívoro - nectarívoro; R = rapaz; IS = insectívoro saltarín; C = carroñero; TF = frugívoro terrestre; TI = insectívoro terrestre.

Especie	Preferencia de hábitat	Gremio	FRAG	MAG <500	MAG >500
<b>Ardeidae</b>					
<i>Bubulcus ibis</i> (Linnaeus, 1758)	EAA	IT		61	97
<b>Cathartidae</b>					
<i>Coragyps atratus</i> (Bechstein, 1793)	EAA	C	4	22	43
<i>Cathartes aura</i> (Linnaeus, 1758)	EAA	C	5	10	
<i>Cathartes burrovianus</i> (Cassin, 1845)	GB	C			1
<b>Accipitridae</b>					
<i>Chondrohierax uncinatus</i> (Temminck, 1822)	EB	R	1		
<i>Elanus leucurus</i> (Vieillot, 1818)	EAA	R		6	
<i>Leucopternis albicollis</i> (Latham, 1790)	EB	R	1		
<i>Buteogallus anthracinus</i> (Deppe, 1830)	GB	R	1		
<i>Buteo magnirostris</i> (Gmelin, 1788)	EAA	R	1	9	10
<i>Buteo platypterus</i> (Vieillot, 1812)	GB	R	20		
<i>Spizaetus tyrannus</i> (Wied, 1820)	EB	R	1		
<i>Caracara cheriway</i> (Miller, 1777)	GB	R	2		
<b>Falconidae</b>					
<i>Micrastur semitorquatus</i> Vieillot, 1817)	EB	R	2		
<i>Herpetotheres cachinnans</i> (Linnaeus, 1758)	GB	R	4	1	3
<i>Falco sparverius</i> (Linnaeus, 1758)	EAA	R			9
<i>Falco ruficularis</i> (Daudin, 1800)	GB	R		1	1
<b>Cracidae</b>					
<i>Ortalis vetula</i> (Wagler, 1830)	GB	FA	76	56	62
<i>Penelope purpurascens</i> (Wagler, 1830)	EB	FT	1		
<i>Crax rubra</i> (Linnaeus, 1758)	EB	FT	3		
<b>Columbidae</b>					
<i>Patagioenas cayennensis</i> (Bonnaterre, 1792)	GB	FA	8		
<i>Patagioenas flavirostris</i> (Wagler, 1831)	GB	FA	2		
<i>Patagioenas nigrirostris</i> (Sclater, 1859)	GB	FA	5		
<i>Zenaida asiatica</i> (Linnaeus, 1758)	GB	GR		30	12
<i>Columbina inca</i> (Lesson, 1847)	GB	GR			3
<i>Columbina talpacoti</i> (Temminck, 1810)	EAA	GR		5	19
<i>Leptotila verreauxi</i> (Bonaparte, 1855)	GB	FA	15		
<i>Leptotila plumbeiceps</i> (Sclater & Salvin, 1868)	GB	FA	9	7	2
<b>Psittacidae</b>					
<i>Aratinga nana</i> (Vigors, 1830)	GB	FA	56		10
<i>Pionopsitta haematotis</i> (Sclater & Salvin, 1860)	GB	FA	2		
<i>Pionus senilis</i> (Spix, 1824)	GB	FA	68	12	6
<i>Amazona albifrons</i> (Sparrman, 1788)	GB	FA	46	32	15
<i>Amazona autumnalis</i> (Linnaeus, 1758)	GB	FA	152	5	2
<i>Amazona oratrix</i> (Ridgway, 1887)	GB	FA	3		

Especie	Preferencia de hábitat	Gremio	FRAG	MAG <500	MAG >500
<b>Cuculidae</b>					
<i>Coccyzus americanus</i> (Linnaeus, 1758) *	GB	IF	3	1	
<i>Piaya cayana</i> (Linnaeus, 1766)	GB	IF	13	7	6
<i>Crotophaga sulcirostris</i> (Swainson, 1827)	EAA	IT		22	38
<b>Strigidae</b>					
<i>Pulsatrix perspicillata</i> (Latham, 1790)	GB	R	2		
<i>Glaucidium brasilianum</i> (Gmelin, 1788)	GB	R	3	2	1
<i>Strix nigrolineata</i> (Sclater, 1859)	GB	R	3		
<b>Caprimulgidae</b>					
<i>Nyctidromus albicollis</i> (Gmelin, 1789)	GB	IS	2	1	2
<b>Trochilidae</b>					
<i>Phaethornis longirostris</i> (DeLattre, 1843)	GB	NI	84	4	1
<i>Campylopterus curvipennis</i> (Deppe, 1830)	GB	NI	1		
<i>Campylopterus hemileucurus</i> (Deppe, 1830)	GB	NI	6		4
<i>Florisuga mellivora</i> (Linnaeus, 1758)	GB	NI	6	5	
<i>Anthracothorax prevostii</i> (Lesson, 1832)	GB	NI	5		1
<i>Hylocharis eliciae</i> (Bourcier & Mulsant, 1846)	GB	NI	5		
<i>Amazilia candida</i> (Bourcier & Mulsant, 1846)	GB	NI	10	1	
<i>Amazilia beryllina</i> (Deppe, 1830)	GB	NI	3		2
<i>Amazilia tzacatl</i> (De la Llave, 1833)	GB	NI	2	6	
<i>Amazilia yucatanensis</i> (Cabot, 1845)	GB	NI	2	3	
<i>Heliomaster longirostris</i> (Audebert & Vieillot, 1801)	GB	NI	12		
<b>Trogonidae</b>					
<i>Trogon melanocephalus</i> (Gould, 1836)	GB	FA	58	20	3
<i>Trogon massena</i> (Gould, 1838)	EB	IFA	1		
<b>Momotidae</b>					
<i>Momotus momota</i> (Linnaeus, 1766)	GB	IFA	55	6	2
<i>Electron carinatum</i> (Du Bus de Gisignies, 1847)	EB	IFA	2		
<b>Bucconidae</b>					
<i>Notarchus macrorhynchos</i> (Gmelin, 1788)	EB	IS	1		
<i>Malacoptila panamensis</i> (Lafresnaye, 1847)	EB	IS	1		
<b>Galbulidae</b>					
<i>Galbula ruficauda</i> (Cuvier, 1816)	GB	IS	2		
<b>Ramphastidae</b>					
<i>Pteroglossus torquatus</i> (Gmelin, 1788)	GB	IFA	6	13	
<i>Ramphastos suFGuratus</i> (Lesson, 1830)	GB	FA	48	5	4
<b>Picidae</b>					
<i>Melanerpes pucherani</i> (Malherbe, 1849)	EB	IC	2		
<i>Melanerpes aurifrons</i> (Wagler, 1829)	GB	IC	8	32	14
<i>Veniliornis fumigatus</i> (d'Orbigny, 1840)	GB	IC	1		
<i>Piculus rubiginosus</i> (Swainson, 1820)	GB	IC	2		
<i>Celeus castaneus</i> (Wagler, 1829)	EB	IC	43	4	16
<i>Dryocopus lineatus</i> (Linnaeus, 1766)	GB	IS	8	9	5
<i>Campephilus guatemalensis</i> (Hartlaub, 1844)	GB	IC	2		
<b>Furnariidae</b>					
<i>Synallaxis erythrothorax</i> (Sclater, 1855)	GB	IF	21	4	
<i>Automolus ochrolaemus</i> (Tschudi, 1844)	GB	IFA	8	3	

Especie	Preferencia de hábitat	Gremio	FRAG	MAG <500	MAG >500
<b>Dendrocolaptidae</b>					
<i>Dendrocincla anabatina</i> (Sclater, 1859)	EB	IC	4	2	2
<i>Dendrocincla homochroa</i> (Sclater, 1859)	EB	IC	17		
<i>Sittasomus griseicapillus</i> (Vieillot, 1818)	GB	IF	2		
<i>Dendrocolaptes certhia</i> (Boddaert, 1783)	EB	IC	10		
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i> (Swainson, 1827)	GB	IC	21		
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i> (Des Murs, 1849)	GB	IC	7		
<b>Thamnophilidae</b>					
<i>Thamnophilus doliatus</i> (Linnaeus, 1764)	GB	IF	5		
<i>Microrhophias quixensis</i> (Cornalia, 1849)	EB	IF	8		
<i>Cercomacra tyrannina</i> (Sclater, 1855)	GB	IF	13		6
<b>Tyrannidae</b>					
<i>Ornithion semiflavum</i> (Sclater & Salvin, 1860)	EB	IS	4		
<i>Myiopagis viridicata</i> (Vieillot, 1817)	EB	IS	4	2	1
<i>Elaenia flavogaster</i> (Thunberg, 1822)	EAA	IS		6	2
<i>Mionectes oleagineus</i> (Lichtenstein, 1823)	GB	IS	3		
<i>Todirostrum cinereum</i> (Linnaeus, 1766)	GB	IS			11
<i>Tolmomyias sulphurescens</i> (Spix, 1825)	GB	IS	6		
<i>Onychorhynchus coronatus</i> (Muller, 1776)	EB	IF	6		
<i>Myiobius sulphureipygius</i> (Sclater, 1857)	EB	IS	3		
<i>Contopus virens</i> (Linnaeus, 1766) *	GB	IS	10		1
<i>Contopus cinereus</i> (Spix, 1825)	GB	IS		2	3
<i>Empidonax flaviventris</i> (Baird & Baird, 1843) *	EAA	IS		4	
<i>Pyrocephalus rubinus</i> (Boddaert, 1783)	EAA	IS		74	29
<i>Attila spadiceus</i> (Gmelin, 1789)	GB	IS	32	12	7
<i>Myiarchus tuberculifer</i> (d'Orbigny & Lafresnaye, 1837)	GB	IS	5		
<i>Pitangus sulphuratus</i> (Linnaeus, 1766)	GB	IS		26	28
<i>Megarynchus pitangua</i> (Linnaeus, 1766)	GB	IS	7	1	
<i>Myiodynastes luteiventris</i> (Sclater, 1859) *	EB	IFA	10		1
<i>Tyrannus melancholicus</i> (Vieillot, 1819)	GB	IS		56	24
<i>Lipaugus unirufus</i> (Sclater, 1859)	EB	IS	2		
<i>Pachyramphus cinnamomeus</i> (Lawrence, 1861)	GB	IS	6		1
<i>Pachyramphus aglaiae</i> (Lafresnaye, 1839)	EB	IS	6		1
<i>Tityra semifasciata</i> (Spix, 1825)	GB	IS	29		12
<i>Tityra inquisitor</i> (Lichtenstein, 1823)	GB	IS		5	1
<b>Pipridae</b>					
<i>Manacus candei</i> (Parzudaki, 1841)	GB	IFA	4		
<i>Pipra mentalis</i> (Sclater, 1857)	EB	IFA	8		
<b>Vireonidae</b>					
<i>Vireo griseus</i> (Boddaert, 1783) *	GB	IF	29		
<i>Vireo solitarius</i> (Wilson, 1810) *	GB	IF			3
<i>Vireo philadelphicus</i> (Cassin, 1851) *	GB	IF	4		
<i>Vireo olivaceus</i> (Linnaeus, 1766) *	GB	IF	13	3	7
<i>Vireo flavoviridis</i> (Cassin, 1851) *	GB	IF	10	3	5
<i>Hylophilus ochraceiceps</i> (Sclater, 1859)	EB	IF	4		
<i>Hylophilus decurtatus</i> (Bonaparte, 1838)	EB	IF	21		
<b>Corvidae</b>					

Especie	Preferencia de hábitat	Gremio	FRAG	MAG <500	MAG >500
<i>Cyanocorax yncas</i> (Boddaert, 1783)	GB	IFA	10		1
<i>Cyanocorax morio</i> (Wagler, 1829)	GB	IFA	83	86	86
<b>Troglodytidae</b>					
<i>Campylorhynchus zonatus</i> (Lesson, 1832)	GB	IF	54		4
<i>Thryothorus maculipectus</i> (Lafresnaye, 1845)	GB	IF	80	6	2
<i>Thryothorus modestus</i> (Cabanis, 1861)	GB	IF	2		
<i>Uropsila leucogastra</i> (Gould, 1837)	GB	IF	1		
<i>Henichorina leucosticta</i> (Cabanis, 1847)	EB	IF	54		
<i>Microcerculus philomela</i> (Salvin, 1861)	EB	IT	3		
<b>Sylviidae</b>					
<i>Ramphocaenus melanurus</i> (Vieillot, 1819)	GB	IF	1		
<i>Polioptila caerulea</i> (Linnaeus, 1766)	GB	IF	23	8	6
<i>Polioptila plumbea</i> (Gmelin, 1788)	GB	IF	2	9	2
<b>Turdidae</b>					
<i>Catharus ustulatus</i> (Nuttall, 1840) *	GB	IFA		10	
<i>Hylocichla mustelina</i> (Gmelin, 1789) *	GB	IT	10		
<b>Mimidae</b>					
<i>Dumetella carolinensis</i> (Linnaeus, 1766) *	EAA	IF		4	6
<i>Mimus gilvus</i> (Vieillot, 1808)	GB	IF	7	5	2
<b>Parulidae</b>					
<i>Vermivora chrysoptera</i> (Linnaeus, 1766) *	GB	IF	10		
<i>Vermivora peregrina</i> (Wilson, 1811) *	GB	IF	18	2	4
<i>Parula americana</i> (Linnaeus, 1758) *	GB	IF		7	4
<i>Parula pitayumi</i> (Vieillot, 1817) *	GB	IF	9	3	1
<i>Dendroica petechia</i> (Linnaeus, 1766) *	EAA	IF		91	67
<i>Dendroica pensylvanica</i> (Linnaeus, 1766) *	EAA	IF			3
<i>Dendroica magnolia</i> (Wilson, 1811) *	EAA	IF		35	17
<i>Dendroica virens</i> (Gmelin, 1789) *	EAA	IF		2	
<i>Dendroica dominica</i> (Linnaeus, 1766) *	EAA	IF		3	4
<i>Dendroica castanea</i> (Wilson, 1810) *	EAA	IF		1	
<i>Mniotilta varia</i> (Linnaeus, 1766) *	GB	IFA	9	6	4
<i>Setophaga ruticilla</i> (Linnaeus, 1758) *	GB	IF	57	25	18
<i>Seiurus aurocapillus</i> (Linnaeus, 1766) *	GB	IF	10		
<i>Seiurus noveboracensis</i> (Gmelin, 1789) *	GB	IFA	1		
<i>Oporornis formosus</i> (Wilson, 1811) *	EB	IF	7	6	
<i>Oporornis philadelphia</i> (Wilson, 1810) *	EB	IF	6		
<i>Geothlypis trichas</i> (Linnaeus, 1766) *	EAA	IF		2	6
<i>Geothlypis poliocephala</i> (Baird, 1865) *	EAA	IF			8
<i>Wilsonia citrina</i> (Boddaert, 1783) *	GB	IF		2	
<i>Wilsonia pusilla</i> (Wilson, 1811) *	GB	IF	14	3	6
<i>Basileuterus culicivorus</i> (Deppe, 1830)	EB	IF	39	26	2
<i>Basileuterus rufifrons</i> (Swainson, 1838)	GB	IF		2	3
<i>Cardellina rufifrons</i> (Giraud, 1841)	GB	IFA	5		
<i>Icteria virens</i> (Linnaeus, 1758)	EAA	IF		3	2
<b>Coerebidae</b>					
<i>Coereba flaveola</i> (Linnaeus, 1758)	GB	IF	13		18
<b>Thraupidae</b>					

Especie	Preferencia de hábitat	Gremio	FRAG	MAG <500	MAG >500
<i>Eucometis penicillata</i> (Spix, 1825)	EB	IFA	1		
<i>Lanio aurantius</i> (Lafresnaye, 1846)	EB	IFA	5	2	
<i>Habia rubica</i> (Vieillot, 1817)	EB	IFA	29		
<i>Piranga rubra</i> (Linnaeus, 1758) *	GB	IF		6	
<i>Piranga olivacea</i> (Gmelin, 1789) *	GB	IFA	1	3	
<i>Piranga ludoviciana</i> (Wilson, 1811)*	GB	IFA		3	3
<i>Piranga bidentata</i> (Swainson, 1827) *	GB	IFA	13	4	
<i>Ramphocelus sanguinolentus</i> (Lesson, 1831)	GB	IFA	6	2	13
<i>Ramphocelus passerinii</i> (Bonaparte, 1831)	GB	IFA	16	7	22
<i>Thraupis episcopus</i> (Linnaeus, 1766)	GB	FA	3		2
<i>Thraupis abbas</i> (Deppe, 1830)	GB	FA	7	8	
<i>Euphonia FAfinis</i> (Lesson, 1842)	GB	FA	19	6	
<i>Euphonia hirundinacea</i> (Bonaparte 1838)	GB	FA	19	16	43
<i>Euphonia gouldi</i> (Sclater, 1857)	GB	FA	7	1	1
<i>Chlorophanes spiza</i> (Linnaeus, 1758)	GB	IFA	5		
<i>Cyanerpes cyaneus</i> (Linnaeus, 1766)	EB	IFA	11	4	
Emberizidae					
<i>Volatinia jacarina</i> (Linnaeus, 1766)	EAA	GR		163	106
<i>Sporophila aurita</i> (Bonaparte, 1850)	EAA	GR		145	45
<i>Sporophila torqueola</i> (Bonaparte, 1850)	EAA	GR		272	168
<i>Tiaris olivacea</i> (Linnaeus, 1766)	GB	FA	3		
<i>Arremon aurantirostris</i> (FGAresnaye, 1847)	GB	IFA	11		8
<i>Arremonops rufivirgatus</i> (Lawrence, 1851)	GB	IFA	10		1
<i>Arremonops chloronotus</i> (Salvin, 1861)	GB	IFA	6		
<i>Aimophila rufescens</i> (Swainson, 1827)	GB	IFA	4		
Cardinalidae					
<i>Passerina ciris</i> (Linnaeus, 1758) *	GB	GR			3
<i>Saltator coerulescens</i> (Vieillot, 1817)	GB	IFA	27	14	6
<i>Saltator atriceps</i> (Lesson, 1832)	GB	IFA	2	22	10
<i>Caryothraustes poliogaster</i> (Du Bus de Gisignies, 1847)	GB	IFA	7		
<i>Cardinalis cardinalis</i> (Linnaeus, 1758)	GB	IFA	2	1	3
<i>Pheuticus ludovicianus</i> (Linnaeus, 1766) *	GB	IFA	2		
<i>Cyanocompsa cyanooides</i> (FGAresnaye, 1847)	EB	IFA	1		
<i>Cyanocompsa parellina</i> (Bonaparte, 1850)	GB	IFA		5	
Icteridae					
<i>Sturnella magna</i> (Linnaeus, 1758)	EAA	IT		137	92
<i>Dives dives</i> (Deppe, 1830)	EAA	IFA		20	4
<i>Quiscalus mexicanus</i> (Gmelin, 1788)	EAA	OMN		196	250
<i>Icterus spurius</i> (Linnaeus, 1766) *	GB	IFA	10	6	
<i>Icterus cucullatus</i> (Swainson, 1827) *	GB	IFA	2	2	
<i>Icterus mesomelas</i> (Wagler, 1829)	GB	IFA	1	1	3
<i>Icterus gularis</i> (Wagler, 1829)	GB	IFA	9	11	4
<i>Icterus galbula</i> (Linnaeus, 1758) *	EAA	IFA		4	8
<i>Amblycercus holosericeus</i> (Deppe, 1830)	GB	IFA	21	2	3
<i>Psarocolius wagleri</i> (Gray, 1845)	GB	IFA	41	19	16
<i>Psarocolius montezuma</i> (Lesson, 1830)	GB	IFA	201	41	11

## APÉNDICE 2

Especies de aves registradas en los fragmentos de diferentes tamaños. El orden sistemático y la nomenclatura siguen a AOU (2003). Gremios alimenticios: FA = frugívoro arbóreo; IFA = insectívoro/frugívoro arbóreo; IC = insectívoro de corteza; IF = insectívoro de follaje; IN = insectívoro - nectarívoro; R = rapaz; IS = insectívoro saltarín; IB = insectívoro barredor; C = carroñero; TF = frugívoro terrestre; TI = insectívoro terrestre. FG = Fragmento Grande; FM = Fragmento Mediano; FP = Fragmento Pequeño.

Familia y especie	Gremio	Abundancia			
		FG	FM	FP	Total
<b>Cathartidae</b>					
<i>Coragyps atratus</i> Bechstein	C	0	0	4	4
<i>Cathartes aura</i> Linneus	C	0	0	5	5
<b>Accipitridae</b>					
<i>Chondrohierax uncinatus</i> Temminck	R	1	0	0	1
<i>Leucopternis albicollis</i> Salvin	R	0	1	0	1
<i>Buteogallus anthracinus</i> Deppe	R	1	0	0	1
<i>Buteo magnirostris</i> Gmelin	R	0	0	1	1
<i>Spizaetus tyrannus</i> Wied	R	1	0	0	1
<b>Falconidae</b>					
<i>Micrastur semitorquatus</i> Vieillot	R	2	0	0	2
<i>Herpetotheres cachinnans</i> Linnaeus	R	2	0	2	4
<i>Falco ruficularis</i> Daudin	R	0	0	1	1
<b>Cracidae</b>					
<i>Ortalis vetula</i> Wagler	FA	16	25	38	79
<i>Crax rubra</i> Linnaeus	TF	1	0	1	2
<i>Penelope purpurascens</i> Wagler	TF	0	1	0	1
<b>Columbidae</b>					
<i>Patagioenas cayennensis</i> Bonnaterre	FA	2	5	1	8
<i>Patagioenas flavirostris</i> Wagler	FA	2	0	0	2
<i>Patagioenas nigrirostris</i> Sclater	FA	5	0	0	5
<i>Leptotila verreauxi</i> Bonaparte	FA	4	3	8	15
<i>Leptotila plumbeiceps</i> Richard & Bernard	FA	3	2	4	9
<b>Psittacidae</b>					
<i>Aratinga nana</i> Vigors	FA	17	20	19	56
<i>Pionopsitta haematotis</i> Sclater & Salvin	FA	2	0	0	2
<i>Pionus senilis</i> Spix	FA	24	30	14	68
<i>Amazona albifrons</i> Sparrman	FA	20	23	3	46
<i>Amazona autumnalis</i> Linnaeus	FA	49	47	56	152
<i>Amazona oratrix</i> Ridgway	FA	0	3	0	3
<b>Cuculidae</b>					
<i>Piaya cayana</i> Linnaeus	IF	1	1	15	17
<b>Strigidae</b>					
<i>Pulsatrix perspicillata</i> Latham	R	1	1	0	2
<i>Glaucidium brasilianum</i> Gmelin	R	3	0	0	3

Familia y especie	Gremio	Abundancia			
		FG	FM	FP	Total
<i>Ciccaba nigrolineata</i> Sclater	R	2	1	0	3
Caprimulgidae					
<i>Nyctidromus albicollis</i> Gmelin	IS	0	2	0	2
Trochilidae					
<i>Phaethornis longirostris</i> Linnaeus	IN	47	23	14	84
<i>Campylopterus curvipennis</i> Lichtenstein	IN	1	0	0	1
<i>Campylopterus hemileucurus</i> Lichtenstein	IN	5	1	0	6
<i>Florisuga mellivora</i> Linnaeus	IN	5	0	1	6
<i>Anthracothorax prevostii</i> Lesson	IN	2	3	0	5
<i>Hylocharis eliciae</i> Bourcier & Mulsant	IN	1	4	0	5
<i>Amazilia candida</i> Bourcier & Mulsant	IN	3	2	5	10
<i>Amazilia beryllina</i> Lichtenstein	IN	0	3	0	3
<i>Amazilia tzacatl</i> Dela Llave	IN	0	1	1	2
<i>Amazilia yucatanenses</i> Cabot	IN	2	0	0	2
<i>Helimaster longirostris</i> Audebert & Vieillot	IN	7	0	5	12
Trogonidae					
<i>Trogon melanocephalus</i> Gould	IFA	22	26	10	58
<i>Trogon massena</i> Gould	IFA	0	1	0	1
Momotidae					
<i>Momotus momota</i> Swainson	IFA	20	20	15	55
<i>Electron carinatum</i> Du Bos	IFA	0	0	2	2
Bucconidae					
<i>Notharchus macrorhynchos</i>	IS	0	1	0	1
<i>Malacoptila panamensis</i> Lafresnaye	IS	1	0	0	1
Galbulidae					
<i>Galbula ruficauda</i> Cuvier	IS	0	1	1	2
Ramphastidae					
<i>Pteroglossus torquatus</i> Gmelin	FA	2	3	1	6
<i>Ramphastos sulfuratus</i> Lesson	FA	18	16	13	47
Picidae					
<i>Melanerpes pucherani</i> Malherbe	IC	2	0	0	2
<i>Melanerpes aurifrons</i> Wagler	IC	2	1	5	8
<i>Veniliornis fumigatus</i> D'Orbigny	IC	0	0	1	1
<i>Piculus rubiginosus</i> Swainson	IC	2	0	0	2
<i>Celeus castaneus</i> Wagler	IC	20	6	2	28
<i>Dryocopus lineatus</i> Linnaeus	IC	1	2	5	8
<i>Campephilus guatemalensis</i> Hartlaub	IC	2	0	0	2
Furnariidae					
<i>Synallaxis erythrothorax</i> Sclater	IF	5	10	6	21
<i>Automolus ochrolaemus</i> Tschudi	IF	6	0	2	8
Dendrocolaptidae					
<i>Dendrocincla anabatina</i> Sclater	IC	1	3	0	4
<i>Dendrocincla homochroa</i> Sclater	IC	4	7	6	17
<i>Sittasomus griseicapillus</i> Vieillot	IC	0	2	0	2

Familia y especie	Gremio	Abundancia			
		FG	FM	FP	Total
<i>Dendrocolaptes certhia</i> Lichtenstein	IC	3	3	4	10
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i> Swainson	IC	10	7	4	21
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i> Des Murs	IC	5	2	0	7
Thamnophilidae					
<i>Thamnophilus doliatus</i> Linnaeus	IF	4	1	0	5
<i>Microrhopias quixensis</i> Cornalia	IF	2	5	1	8
<i>Cercomacra tyrannina</i> Sclater	IF	4	0	9	13
Tyrannidae					
<i>Ornithion semiflavum</i> Sclater & Salvin	IS	3	1	1	5
<i>Myiopagis viridicata</i> Vieillot	IS	4	0	0	4
<i>Mionectes oleaginous</i> Lichtenstein	IS	0	3	0	3
<i>Tolmomyias sulphurescens</i> Spix	IS	3	1	2	6
<i>Onychorhynchus coronatus</i>	IS	2	1	3	6
<i>Myiobius sulphureipygius</i> Sclater	IS	1	0	2	3
<i>Contopus cinereus</i> Spix	IS	0	0	2	2
<i>Attila spadiceus</i> Gmelin	IS	14	4	14	32
<i>Myiarchus tuberculifer</i> D'Orbigny & Lafresnaye	IS	1	2	2	5
<i>Megarynchus pitangua</i> Linnaeus	IS	3	3	1	7
<i>Lipaugus unirufus</i> Sclater	IS	1	0	1	2
<i>Pachyramphus cinnamomeus</i> Lawrence	IS	2	0	5	7
<i>Pachyramphus aglaiae</i> Lafresnaye	IS	1	5	0	6
<i>Tityra semifasciata</i> Spix	IS	13	5	11	29
<i>Tityra inquisitor</i> Lichtenstein	IS	1	0	0	1
Pipridae					
<i>Manacus candei</i> Parduzaky	IFA	2	0	2	4
<i>Pipra mentalis</i> Sclater	IFA	8	0	0	8
Vireonidae					
<i>Hylophilus ochraceiceps</i> Sclater	IFA	1	3	0	4
<i>Hylophilus decurtatus</i> Bonaparte	IFA	6	7	8	21
Corvidae					
<i>Cyanocorax yncas</i> Boddaert	IFA	0	0	10	10
<i>Cyanocorax morio</i> Wagler	IFA	14	17	52	83
Hirundinidae					
<i>Stelgidopteryx serripennis</i> Audubon	Swl	35	0	0	35
Troglodytidae					
<i>Campylorhynchus zonatus</i> Lesson	IF	1	0	53	54
<i>Thryothorus maculipectus</i> Lafresnaye	IF	33	24	23	80
<i>Uropsila leucogastra</i> Gould	IF	0	1	0	1
<i>Henicorhina leucosticta</i> Cabanis	IF	27	20	6	53
<i>Microcerculus philomela</i> Sclater	TI	1	1	1	3
Sylviidae					
<i>Ramphocaenus melanurus</i> Vieillot	IF	1	0	0	1
<i>Polioptila caerulea</i> Linnaeus	IF	2	10	11	23

Familia y especie	Gremio	Abundancia			
		FG	FM	FP	Total
<i>Polioptila plumbea</i> Gmelin	IF	2	0	0	2
Mimidae					
<i>Mimus gilvus</i> Vieillot	IF	2	0	5	7
Parulidae					
<i>Basileuterus culicivorus</i> Deppe	IF	12	19	8	39
<i>Cardellina rubrifrons</i> Giraud	IF	0	4	1	5
Coerebidae					
<i>Coereba flaveola</i> Linnaeus	IF	4	5	4	13
Thraupidae					
<i>Eucometis penicillata</i> Spix	IFA	0	1	0	1
<i>Lanio aurantius</i> Lafresnaye	IFA	2	3	0	5
<i>Habia rubica</i> Vieillot	IFA	17	26	46	89
<i>Ramphocelus sanguinolentus</i> Lesson	IFA	2	0	6	8
<i>Ramphocelus passerinii</i> Bonaparte	IFA	5	5	6	16
<i>Thraupis episcopus</i> Linnaeus	IFA	3	0	0	3
<i>Thraupis abbas</i> Deppe	IFA	3	2	2	7
<i>Euphonia FAfinis</i> Lesson	FA	8	3	8	19
<i>Euphonia hirundinacea</i> Bonaparte	FA	4	7	8	19
<i>Euphonia gouldi</i> Sclater	FA	4	0	3	7
<i>Cyanerpes cyaneus</i> Linnaeus	IFA	0	3	8	11
<i>Chlorophanes spiza</i> Linnaeus	IFA	3	0	2	5
Emberizidae					
<i>Arremon aurantiirostris</i> Lafresnaye	IFA	2	1	3	6
<i>Arremonops rufivirgatus</i> Lawrence	IFA	10	0	0	10
<i>Arremonops chloronotus</i> Salvin	IFA	0	0	6	6
Cardinalidae					
<i>Saltator coerulescens</i> Vieillot	IFA	1	7	19	27
<i>Saltator atriceps</i> Lesson	IFA	2	0	0	2
<i>Caryothraustes poliogaster</i> Du Bus De Gisignies	IFA	2	3	2	7
<i>Cardinalis cardinalis</i> Linnaeus	IFA	0	2	0	2
Icteridae					
<i>Icterus mesomelas</i> Wagler	IFA	0	1	0	1
<i>Icterus gularis</i> Wagler	IFA	0	1	8	9
<i>Amblycercus holosericeus</i> Deppe	IFA	5	7	9	21
<i>Psarocolius wagleri</i> Gray	IFA	29	12	0	41
<i>Psarocolius montezuma</i> Lesson	IFA	105	51	45	201

## **APÉNDICE 3.**

### **BIRD COMMUNITIES IN RAINFOREST FRAGMENTS: GUILD RESPONSES TO HABITAT VARIABLES IN TABASCO, MEXICO\***

Authors: Stefan L. Arriaga-Weiss<sup>1,2</sup>, Sophie Calmé<sup>2</sup> and Christian Kampichler<sup>1</sup>

#### Affiliations:

1. División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa, Tabasco, Mexico
2. El Colegio de la Frontera Sur, Conservation of Biodiversity Area, AP 424, Chetumal, Quintana Roo, Mexico

#### Address for correspondence:

1. Km 0.5 Carretera Villahermosa-Cárdenas, Villahermosa, Tabasco, 86100 Mexico.  
Tel/fax (52 993)354 4308.

Email: [slaw2000@prodigy.net.mx](mailto:slaw2000@prodigy.net.mx)

Enviado a Biodiversity and Conservation 17/11/06; Aceptado 24/08/07;  
Publicado 15/01/08, Vol. 17: 173-190

DOI 10.1007/s10531-007-9238-7