



El Colegio de la Frontera Sur

Diversidad de aves en el área de manejo forestal
de Coapilla, Chiapas

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

ISMAEL SOBRINO GALDÁMEZ

2011

DEDICATORIA

A ti, porque solo tú sabes lo que significas en mi vida

Adriana, por compartir este largo camino juntos y apoyar sin limitaciones las metas trazadas

Rebeca por ser la razón de llegar hasta aquí

A mis padres

Alejandro y Asunción

Hermanos

David, Rosario y Cecilia

por soportar tanto y estar ahí siempre

Y a todos ustedes, que luchan a diario por mantener este planeta en esta época crucial que nos tocó vivir

Agradecimientos.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la realización del posgrado y de la tesis.

Al Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), por permitirme participar como estudiante en el programa de Posgrado.

De manera altamente especial al Dr. José Luis Rangel Salazar por su valioso apoyo en todos los aspectos de mi formación dentro del posgrado.

A mis asesores Dr. Miguel Ángel Castillo y M. en C. Marco Antonio Altamirano, por su orientación y enseñanza.

A mis sinodales Dra. Paula Lidia Enríquez y Dr. Alberto Anzures por sus valiosos comentarios al documento.

A los compañeros de posgrado generación 2008 – 2009, por su apoyo y amistad sin condiciones. En especial a Adriana Rodríguez, Magdalena Morales, Guadalupe Sánchez, Adán Gómez, Susana Roldán y Limbania Vázquez.

Tabla de contenido

CONTENIDO	PÁGINA
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
MARCO TEÓRICO	7
Manejo forestal y gradiente de disturbio.	7
Interacción entre pájaros carpinteros y aves anidadoras de cavidades	10
Efectos del manejo forestal en la diversidad de aves	13
HIPÓTESIS	16
OBJETIVO	16
OBJETIVOS PARTICULARES	16
MATERIALES Y MÉTODOS	17
Área de estudio	17
Área de manejo forestal	17
Sitio de estudio	17
Colecta de datos	20
Análisis de datos	21
RESULTADOS	24
Manejo forestal y gradiente de disturbio.	24
Interacción entre pájaros carpinteros y aves anidadoras de cavidades	27
Efectos del manejo forestal en la diversidad de aves	30
DISCUSIÓN	41
Manejo forestal y gradiente de disturbio.	41
Interacción entre pájaros carpinteros y aves anidadoras de cavidades	44

Efectos del manejo forestal en la diversidad de aves	47
CONCLUSIONES	52
LITERATURA CITADA	54
APÉNDICE 1	63

Índice de cuadros

Cuadro	Título	Página
1	Abundancia relativa (número de individuos) de las especies de aves anidadoras de cavidades primarios y secundarios a través del gradiente de perturbación en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas.	25
2	Número de especies observadas y estimadas de acuerdo al modelo de Clench, eficiencia del muestreo por sitio y por grupo de aves en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas.	26
3	Variación de las medias (\pm desviación estándar) de la riqueza de especies, abundancia de individuos y diversidad de los grupos de aves en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas.	27
4	Variación del tipo y condición de los árboles muertos y las cavidades en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas.	34
5	Modelos de regresión múltiple de la riqueza de especies, abundancia de individuos y diversidad de los grupos de aves en función de la perturbación del hábitat, en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas.	38
6	Variables ambientales asociadas a los parámetros de los grupos de aves según los modelos de regresión múltiple por pasos en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas. DAP = Promedio del diámetro a la altura del pecho.	39

Índice de figuras

Figura	Título	Página
1	Mapa de ubicación de los sitios de muestreo en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas	19
2	Variación de la temperatura, la cobertura del dosel, la altura y el área basal en el gradiente de perturbación.	24
3	Curva de acumulación de especies de acuerdo al modelo de Clench para los grupos de aves en Coapilla, Chiapas.	28
4	Curva de acumulación de especies de acuerdo al modelo de Clench para los sitios de estudio en Coapilla, Chiapas.	29
5	Comparación de medianas de la riqueza de especies en el gradiente de perturbación usando la prueba de Anova o en su caso la prueba de suma de rangos de Kruskal-Wallis.	31
6	Comparación de medianas de la abundancia de individuos en el gradiente de perturbación usando la prueba de Anova o en su caso la prueba de suma de rangos de Kruskal-Wallis.	32
7	Comparación de medianas de la diversidad según el índice de Simpson en el gradiente de perturbación usando la prueba de Anova o en su caso la prueba de suma de rangos de Kruskal-Wallis.	33
8	Variación de las cavidades, tipo y condición de los árboles muertos en el gradiente de perturbación.	35
9	Diagrama de dispersión de la riqueza de especies de los anidadores primarios y secundarios en relación al número de árboles muertos en el gradiente de perturbación	36
10	Diagrama de dispersión de la abundancia de individuos de los anidadores primarios y secundarios en relación al número de árboles muertos en el gradiente de perturbación.	37

RESUMEN

El manejo forestal en bosques genera un gradiente de disturbios ambientales que puede influir en la distribución y abundancia de los organismos, como resultado directo del mismo o de las variaciones en la distribución y abundancia de otras especies de las cuales dependen fuertemente. Las aves tienen diversos roles en los ambientes forestales, sin embargo, las repercusiones que el disturbio puede tener sobre la dinámica de las comunidades de aves en estos ecosistemas, incluyendo las consecuencias sobre sus papeles ecológicos, ha sido pobremente analizado. En este estudio se analizó la variación en la riqueza de especies, abundancia de individuos y diversidad, de los gremios de aves anidadoras de cavidades primarias (pájaros carpinteros), anidadoras de cavidades secundarias y no anidadoras de cavidades, así como del total de la comunidad de aves, en un bosque no manejado y tres condiciones de manejo forestal con distintas edades desde su última perturbación (7, 4 y 1 años). El bosque presentó valores bajos en los parámetros medidos de aves. Éste último, tuvo una estructura vegetal más compleja que los sitios manejados, los cuales fueron relativamente uniformes. Las curvas de acumulación de la riqueza de especies predijeron una adición mayor de especies a lo largo de los meses de muestreo en los sitios de más reciente corte, así como una baja adición de anidadores primarios y secundarios. Se registraron cuatro especies anidadoras de cavidades primarias de las cuáles la más abundante fue *Melanerpes formicivorus* y ocho de anidadores secundarios. La relación entre las abundancias de ambos gremios no fue muy clara. Los anidadores primarios se encontraron en el sitio de 1 año, caracterizado como un área abierta y con menor cobertura de dosel. Los árboles muertos y las cavidades de anidación prevalecieron en los sitios más viejos (bosque y 7 años), en tanto que en los sitios más recientes (4 y 1 año) la presencia de árboles muertos fue prácticamente nula. Los resultados sugieren que las actividades de manejo forestal en zonas tropicales deben considerar promover la presencia de árboles muertos a fin de favorecer la excavación de cavidades por

parte de los pájaros carpinteros. El incremento en la disponibilidad de éste recurso podría contribuir a mantener o incrementar la diversidad de aves. Es importante realizar estudios sobre las relaciones específicas entre los excavadores y los usuarios secundarios de las cavidades.

Palabras clave: Manejo forestal, Cavidades, Pájaros carpinteros, Anidadores, Diversidad

INTRODUCCIÓN

Los cambios en el uso del suelo para actividades agropecuarias implican la destrucción del hábitat de muchas especies, lo que está conduciendo a reducir marcadamente la diversidad biológica en muchas regiones alrededor del mundo, acelerando la extinción local y global de especies (Hooper *et al.* 2005). La destrucción del hábitat y sus consecuencias en la pérdida o extinción de especies es un tema que ha sido abordado desde finales de la década de los 1980's, pero mantiene vigencia debido a que tiene fuertes implicaciones ecológicas, de conservación, económicas y políticas. En términos prácticos, para tomar decisiones e implementar políticas públicas relacionadas con el manejo y conservación de los recursos naturales, se requiere de información precisa y confiable acerca de los procesos de transformación de los hábitats, incluyendo sus causas, características, tendencias y proyecciones (Tilman 2000, Hooper *et al.* 2005). Además, se necesita de la integración de conocimiento sobre los componentes bióticos y abióticos de las comunidades biológicas en los ecosistemas bajo manejo, incluyendo la estructura de las comunidades y las fuerzas que contribuyen a moldearla. Ello implica comprender de que manera y en que grado las variaciones en las comunidades biológicas son resultado directo de los cambios en el hábitat o de las variaciones sufridas por las poblaciones de otras especies con las que interactúan (DeFries *et al.* 2007). Asimismo, el manejo y conservación de los recursos naturales, debe considerar las necesidades de las personas y el uso que hacen de los recursos (Hooper *et al.* 2005). Por lo tanto, la destrucción del hábitat y sus consecuencias en la extinción de especies es un tema sobre el cual debe continuarse investigando.

Los patrones de diversidad biológica son resultado de una variedad de procesos ecológicos y evolutivos. En cuanto a los procesos ecológicos, existe una relación entre la variación de la diversidad biológica y factores abióticos y bióticos. Por ejemplo, los factores del clima y el microclima (e.g. temperatura, humedad, precipitación) contribuyen fuertemente a

moldear la diversidad de una localidad dada (Schluter y Ricklefs 1993). Por otro lado, el grado de dependencia de las especies por otras especies como proveedoras de recursos o modeladoras de las condiciones del hábitat, influyen también en la ocurrencia o no, así como la abundancia, de la especie dependiente en función de la distribución y abundancia de la especie independiente (Feeley y Terborgh 2008). Asimismo, una serie de factores que incluyen aspectos tanto bióticos como abióticos también contribuyen a definir la diversidad biológica, como por ejemplo la heterogeneidad y/o complejidad del hábitat (Denslow 1987). El disturbio, natural o antropogénico, implica variaciones en la heterogeneidad y/o complejidad del hábitat, influenciando por lo tanto la distribución, riqueza y abundancia de especies (Feisinger *et al.* 1988). En un mosaico de parches de diferente extensión e intensidad de disturbio, es posible encontrar diferentes patrones de distribución, riqueza y abundancia de especies (Schluter y Ricklefs 1993). La hipótesis del disturbio intermedio (Connell 1978, Molino y Sabatier 2001) predice que la riqueza de especies logra su mayor expresión con intensidades intermedias de los disturbios en el ecosistema. Por lo tanto, se esperaría encontrar una alta riqueza de especies bajo un grado de disturbio moderado, debido a que un mayor número de especies compiten en este espacio por los recursos. Sin embargo, se han documentado casos en que un disturbio intermedio puede disminuir la riqueza de especies debido al favorecimiento de especies invasoras que sean más eficientes en la competencia por los recursos (Brown y Gurevitch 2004). Además, la relación entre la riqueza de especies y el grado de disturbio varía dependiendo del grupo taxonómico en cuestión (Hill *et al.* 1997, Townsend *et al.* 1997). Por ejemplo, habrá especies que sean afectadas no tanto en la medida que se incrementa el grado de disturbio, sino en relación a cuanto son afectadas por el disturbio aquellas especies de las que dependen para la obtención de recursos (Kapes y Davis 2008).

Idealmente, el manejo forestal debe comprender un conjunto de acciones que tengan por objetivo el aprovechamiento de los recursos maderables de los ecosistemas forestales, sin

que merme la capacidad productiva de mismos, ni de los recursos existentes en ellos (Mendoza 1983). Sin embargo, el manejo forestal puede causar disturbios en el hábitat, conduciendo a la pérdida de diversidad biológica en los bosques.

Dentro de los bosques, las aves juegan un rol determinante en muchos procesos ecológicos. Además de ser fuente de alimentación y protección, realizan funciones como dispersores de semillas, polinizadores, depredadores y contribuyen a la degradación de carroña (Temple y Wiens 1989, Jordano *et al.* 2007). Las aves son afectadas por la perturbación de su hábitat debido a uno o más factores que interactúan conjuntamente (Temple y Wiens 1989). Algunos de estos factores pueden ser directos, como la pérdida de hábitat, o indirectos, como cambios en algunos procesos ecológicos que afectan la presencia de las especies (Feeley y Terborgh 2008). Los efectos indirectos pueden ocurrir cuando una o más especies de aves proveen de recursos a otras especies de aves, a un nivel que afectan significativamente su desempeño y la carencia de dichos recursos puede poner en riesgo su supervivencia. Un ejemplo son las aves anidadoras de cavidades primarias (pájaros carpinteros) que excavan nidos para su propio uso, pero que al ser abandonados son utilizados por otras especies de aves (aves anidadoras de cavidades secundarias) (Mahon *et al.* 2008). La dependencia de las segundas por las primeras es tan fuerte, que la falta de los nidos cavados por los pájaros carpinteros puede poner en grave riesgo la supervivencia de las poblaciones de las aves anidadoras de cavidades secundarias (Martin y Eadie 1999).

Los diferentes estados de sucesión vegetal provocados por el disturbio afectan a diferentes especies de aves. Hay muchas especies especialistas de hábitat y otras generalistas que ocurren en bosques con distintas edades (Bradford *et al.* 1998). Debido a que el hábitat es definido por más de un factor, el hábitat que una especie elige puede basarse en la distribución de los recursos alimenticios y de anidación (Kristan 2007, Kristan *et al.* 2007).

La pérdida de especies en los trópicos tiene grandes implicaciones para los procesos ecosistémicos. Dado que la extinción no es uniforme entre los grupos de aves y algunos grupos importantes como frugívoros o insectívoros o excavadores, están más amenazados, podrían existir efectos en cascada si se pierden éstas especies (Sodhi *et al.* 2008).

A partir de lo anterior, surge una serie de preguntas que es relevante responder, como por ejemplo: ¿Cuáles son las respuestas de las comunidades de aves al disturbio ocasionado por el manejo forestal? ¿En qué casos las respuestas ocurren en función de efectos directos o indirectos? ¿En qué casos los efectos indirectos están relacionados con otras especies de aves? Este tema ha sido estudiado en los bosques manejados de Norteamérica (Schmiegelow y Mönkkonen 2002), pero se desconoce la respuesta de las comunidades de aves a los cambios ambientales provocados por las prácticas de manejo forestal en los bosques templados del Neotrópico (Monterrubio-Rico y Escalante-Pliego 2006, Cornelius *et al.* 2008). El propósito del presente estudio fue analizar la variación de la diversidad de aves, considerando a las aves anidadoras de cavidades primarias (pájaros carpinteros, Aves: Picidae) como posibles modeladoras de dicha variación, en un escenario consistente en distintas edades de corte de un manejo forestal en el municipio de Coapilla, Chiapas.

MARCO TEÓRICO

Todos los organismos en un ecosistema forman comunidades que coexisten mediante la interacción en diversos procesos ecológicos (Cornell y Lawton 1992). Estos procesos pueden ser alterados cuando el ecosistema es perturbado de manera natural o humana. La respuesta de los organismos a los cambios ambientales puede depender del cambio en el gradiente de disturbio, así como de las características propias de cada especie (Roxburgh *et al.* 2004). Algunas relaciones ecológicas se ven afectadas por el disturbio, sobre todo aquellas donde se afecta directamente la presencia de algún recurso, por ejemplo, el recurso cavidades excavadas para anidación de aves. Estas cavidades prevalecen en bosques naturales y el manejo forestal las elimina mediante actividades de corte selectivo. Otros componentes que se ven afectados de manera directa por el manejo forestal son los árboles muertos, tocones o árboles vivos de cierto diámetro que pueden ser utilizados para la construcción de nidos (Cornelius *et al.* 2008).

Manejo forestal y gradiente de disturbio.

Los disturbios naturales son variables no solo en su frecuencia sino también en su intensidad y extensión espacial. Estos disturbios tienen el potencial de proveer futuras oportunidades para que las especies se diferencien ecológicamente, y por lo tanto permitir la coexistencia de muchas especies, como ocurre en las comunidades naturales (Roxburgh *et al.* 2004).

En bosques primarios, los disturbios naturales (viento, caídas de árboles, inundación, incendios) son la principal causa de promoción de la heterogeneidad, y por lo tanto de la riqueza de especies de plantas y animales (Denslow 1987). Las actividades humanas pueden modificar profundamente la cubierta terrestre y la arquitectura de la vegetación. En consecuencia, afectan de forma diferencial la composición y la abundancia de las especies (Feisinger *et al.* 1988). El corte de árboles en un manejo forestal representa un disturbio al crear

claros, modificar las condiciones de iluminación y microambientales, y establecer las condiciones para el desarrollo de estados sucesionales tempranos de la vegetación. Por lo tanto, es probable que la diversidad de especies se incremente en condiciones intermedias de disturbio (Schemske y Brokaw 1981, Wunderle *et al.* 1987).

El impacto del disturbio en procesos ecológicos necesita tomar en cuenta, además de la tasa y la intensidad del disturbio, los patrones de correlación espacial y temporal del disturbio, y su papel en la respuesta de las especies. Estas respuestas podrían depender de las características de historia de vida de las especies y de la composición específica de la comunidad (Moloney y Levin 1996). Así, el manejo forestal podría añadir una cantidad excesiva de perturbación (cuantitativa y cualitativamente) a los niveles ya existentes por los disturbios naturales. La tasa de regeneración de la estructura y composición del bosque y la recuperación total de la diversidad de fauna en su interior después del disturbio, podría depender fuertemente de los requerimientos ecológicos de las especies en las condiciones locales del ambiente (Roxburgh *et al.* 2004).

La extracción de árboles del bosque, como se practica en la actualidad, tiende a fragmentar el hábitat porque zonas extensas no son cortadas en su totalidad. Tales actividades podrían tener consecuencias negativas en las especies de aves bosque (Boutin y Hebert 2002). Por su parte, la complejidad estructural de la vegetación influye en la estructura y dinámica de las comunidades de aves, incluyendo el número y la diversidad de especies, la abundancia local y gremios o grupos de especies que explotan recursos similares (Wiens 1989). Así, cada especie o grupo de especies de aves pueden responder a la combinación de cambios en el hábitat como resultado de diferentes mecanismos biológicos (Donovan *et al.* 1997). Las especies no solo pueden diferir en un gran número de vías en su respuesta al disturbio, si no que al ocupar sitios con regímenes de disturbio intermedio pueden surgir diferentes mecanismos fundamentales de coexistencia (Roxburgh *et al.* 2004).

Las respuestas de las aves al disturbio pueden ser identificadas dependiendo de la intensidad del mismo, duración, frecuencia, variación estacional en la sensibilidad de las especies afectadas, si las aves se alejan y retornan después del disturbio, si hay hábitats alternativos cercanos y si las especies raras, escasas o especialistas son afectadas (Donovan *et al.* 1997; Hill *et al.* 1997). No obstante, puede ser difícil determinar si el disturbio es la causa del desplazamiento temporal de las aves, o tiene impactos en las poblaciones que son de importancia para la conservación (Hill *et al.* 1997). Por otro lado, la respuesta de cada gremio es diferente, de acuerdo a características ecológicas como selección de hábitat, comportamiento de forrajeo, adaptabilidad a la dieta o sensibilidad a condiciones microclimáticas. De ésta manera la recuperación del bosque primario puede tomar más tiempo antes de contener todos los elementos para un hábitat favorable a las especies de aves (Thiollay 1997).

El manejo forestal ocasiona cambios estructurales en las comunidades de aves que aún no han sido estudiados en ambientes tropicales, y la silvicultura requiere de técnicas basadas en un mejor entendimiento de la estructura de los bosques y sus relaciones con la composición de especies y las funciones del ecosistema. En este sentido, hace falta mucha investigación para entender estas relaciones (Lindenmayer y Franklin 1997). Los cambios en la estructura forestal debido al aprovechamiento de los bosques pueden resultar en la pérdida de hábitat de anidación de especies de aves excavadoras de cavidades. Las afectaciones principales pueden ocurrir en las cavidades que utilizan las especies de aves anidadores de cavidades primarias y secundarias. Aquellas especies de aves que requieren ramas altas en árboles altos para anidar y aquellas que se reproducen y forrajean exclusivamente en árboles maduros (Morgan *et al.* 1985). También el corte de aclaramiento del bosque puede producir cambios de corto tiempo en la diversidad y la estructura de los gremios de las comunidades de aves (Horn 1984), causando efectos negativos en la composición de especies de aves dependiendo de la época o estación (Laiolo *et al.* 2004). El aclareo modifica la estructura de la vegetación, alterando varios aspectos

de la comunidad de aves, tales como riqueza de especies, composición de gremios y masa corporal (De la Montaña *et al.* 2006).

En contraste, el corte parcial del bosque podría mantener las comunidades de aves características de un bosque maduro, debido al uso de áreas abiertas por algunas especies (Waterhouse y Armleder 2007). De igual forma, a pequeña escala el manejo de bosque no ocasiona el detrimento de la comunidad de aves a largo plazo. La pérdida de hábitat y la subsecuente sucesión de plantas por ejemplo, tienen un mínimo impacto en la riqueza de especies de aves (Yahner 1997). El manejo forestal resulta en la combinación de la continuidad del bosque, corredores y pequeños parches, que proveen una variedad de condiciones apropiadas para las comunidades de aves y los claros asociados con la remoción de madera proporcionan hábitats para especies de sucesión temprana (Gram *et al.* 2003).

De esta manera las actividades de manejo que simulen la dinámica natural de disturbio y retengan una matriz de bosque funcional podría mantener los requerimientos de anidación de la mayoría de las especies anidadoras de cavidades (Mahon *et al.* 2008). Además, el mantenimiento de una variedad de estados sucesionales de bosque intercalado con diferentes tipos de manejo y bosques naturales favorece la diversidad de especies (Sharitz *et al.* 1992). Estas actividades de manejo deben enfocarse en mantener procesos dentro del ecosistema que son vitales para el funcionamiento de los ensambles de las especies, tales como los pájaros carpinteros.

Interacción entre pájaros carpinteros y aves anidadoras de cavidades

La familia Picidae (pájaros carpinteros) puede ser un indicador de la diversidad de aves en el bosque porque su forrajeo y actividades de anidación pueden influenciar positivamente la abundancia y riqueza de otras especies. (Mikusinski *et al.* 2001, Virkkala 2006, Drever *et al.* 2008). Martin y Eadie (1999) proponen que las comunidades de aves anidadoras de cavidades

están estructuradas en redes de nidos, análogo a las redes alimentarias, donde las interacciones de competencia de las especies giran alrededor de la disponibilidad del recurso cavidades que son creadas por un grupo particular, los pájaros carpinteros o “anidadores de cavidades primarios”. La estructura de esta red propone como recurso primario a las cavidades que son creados por los pájaros carpinteros en los árboles vivos, muertos, tocones o ramas de árboles. De igual forma hay un grupo de aves que realiza sus cavidades pero requieren elementos más específicos, como árboles de madera suave; éstos son los “anidadores de cavidades primarios débiles”. Estos últimos también pueden utilizar las cavidades que los anidadores primarios han construido. Un tercer grupo en la red utiliza las cavidades de manera obligada, una vez que han sido abandonadas por los anidadores primarios; estos son los “anidadores de cavidades secundarios” (Martin y Eadie 1999, Martin *et al.* 2004, Blanc y Walters 2008). Estos gremios de anidadores de cavidades interactúan a través de la construcción y competencia por las cavidades para sitios de anidación o descanso, y las interacciones entre las especies pueden tener una fuerte influencia en la estructura de la comunidad de aves (Walter y Maguire 2005).

Las cavidades para anidación son un recurso clave en el comportamiento reproductivo de algunas especies de aves, por lo que la plasticidad que posean para la selección del recurso y su capacidad de competencia por el mismo pueden influir en su habilidad de responder a cambios en la disponibilidad de dicho recurso (Adkins y Cuthbert 2002, Warren *et al.* 2005, Aitken y Martin 2008). Con el incremento de la cantidad de áreas forestales manejadas, la disponibilidad de cavidades adecuadas para la anidación en el bosque para vertebrados podría estar decreciendo. El reuso de cavidades existentes puede ayudar a mitigar el problema de la limitación de nuevos sitios de anidación. Algunas especies recurren al reuso de éstas cavidades debido a que los anidadores de cavidades primarios son sensibles a las características de suavidad de los árboles que reflejan su dureza, algunos de los cuáles pueden no ser aparentes

externamente en los árboles (Schepps *et al.* 1999, Aitken *et al.* 2002). Es necesario entender las relaciones que ocurren entre las especies anidadoras de cavidades, ya que podrían existir efectos variables entre las especies (Kappes y Davis 2008).

Se asume que el recurso cavidades puede ser un factor limitante de las especies que lo utilizan. No obstante, no existe amplia literatura sobre el uso de las cavidades y de la estructura hipotética de la red de nidos en el Neotrópico. Muchas poblaciones de aves anidadoras de cavidades probablemente se encuentren limitadas por otros factores más que por las cavidades de los árboles. La carencia de una fuerte correlación entre la riqueza de anidadores secundarios y la riqueza de los excavadores podría ser explicada porque no hay una limitación de sitios de anidación en éstos bosques, por una alta abundancia de unos cuantos excavadores clave o alta abundancia de cavidades no excavadas las cuáles podrían omitir la dependencia de las poblaciones de anidadores secundarios de las especies excavadoras (Cornelius *et al.* 2008).

En este sentido, es necesaria información sobre bosques maduros y manejados del Neotrópico para el entendimiento de la importancia de los pájaros carpinteros como modeladoras de la estructura de las comunidades de aves a través de la disponibilidad de cavidades que éstos fabrican y en algún momento quedan a disposición de otras especies (Monterrubio-Rico y Escalante-Pliego 2006). Los bosques de la región Neotropical típicamente tienen gran complejidad estructural, alta diversidad de especies, alta productividad, rápida descomposición de árboles muertos, mayor complejidad estructural de la comunidad y gran diversidad de tipos de nidos, las cuáles pueden afectar la disponibilidad de cavidades (Cornelius *et al.* 2008). Existen dos veces más especies de excavadores en los trópicos que en las zonas templadas, por lo tanto tienen comportamientos de forrajeo y percha distintos que no son usados por los excavadores del norte (Askins 1983). Por lo tanto, el gran número de especies de carpinteros en el Neotrópico puede ser atribuido en parte a la amplia gama de

recursos disponibles en la complejidad estructural de los bosques tropicales (Cornelius *et al.* 2008).

Es necesaria más información sobre biología de anidación e historia natural de muchas especies para las cuáles sus nidos no han sido descritos. (Cornelius *et al.* 2008). Es probable que las actividades de manejo forestal no permitan definir claramente si existe un efecto hacia la estructura de la red de nidos. Podrían existir efectos negativos para aves anidadoras de cavidades primarias y secundarias en sitios manejados, y efectos indirectos entre las especies participantes a largo plazo (Deng y Gao 2005).

Efectos del manejo forestal en la diversidad de aves

Los bosques tropicales y subtropicales en Centroamérica parecen tener una baja densidad de árboles muertos comparado con los bosques de Norteamérica (Gibbs *et al.* 1993). Los carpinteros son altamente susceptibles a los cambios en el hábitat (Mikusinski *et al.* 2001). Una razón importante es que la mayoría de éstos son dependientes de madera muerta para forrajeo y excavación de cavidades, y muchas especies prefieren hábitat de bosque específicos (Adkins y Cuthbert 2002, Blanc y Walters 2008). La forestería moderna crea hábitats no adecuados para muchas especies de carpinteros, debido a que durante las labores de manejo se elimina la madera muerta, lo que puede conducir a la declinación de sus poblaciones (Virkkala 2006). En consecuencia las especies anidadoras de cavidades que dependen de las especies excavadoras se ven seriamente afectadas (Deng y Gao 2005).

La densidad de carpinteros puede estar relacionada con las condiciones del bosque de madera dura y la abundancia y distribución espacial de los remanentes de pinos viejos, lo que indica una correlación entre la presencia de pinos viejos y densidad de carpinteros (Conner y Rudolph 1991). Una de las actividades que se puede realizar es el manejo de una sola especie de ave para el mantenimiento del ecosistema y aumentar su población mediante el uso de

cavidades artificiales para anidar (Conner y Rudolph 1995, Conner *et al.* 1998). Los patrones de corte en el bosque ocasionado por el manejo forestal afectan la cantidad de hábitat de forrajeo disponible para el grupo o familia de carpinteros (Picidae), si éstos son forzados a moverse a través de territorios de otros grupos para acceder a un hábitat de forrajeo adecuado. Además, la pérdida de hábitat puede afectar la talla (tamaño) de los carpinteros por causa de insuficiencia de forrajeo y problemas de dispersión demográfica (Conner *et al.* 1999). Un manejo moderado del bosque puede mantener las poblaciones de *Dryocopus pileatus*, una especie excavadora de importancia para la conservación en Norteamérica, como indicador de la madurez del bosque. La densidad de esta especie declina en áreas de cosecha forestal extensas, pero se incrementa o se mantiene en áreas con mortalidad de árboles pero sin cosecha extensiva. Árboles grandes y árboles muertos enormes son importantes características en el hábitat de ésta especie (Renken y Wiggers 1993, Bull *et al.* 2007).

Se ha identificado que los árboles viejos son un componente importante en el hábitat de *Picoides borealis*, lo que sugiere que los promedios actuales de edad de cavidades de los árboles pueden no proveer una cavidad óptima para la especie (Rudolph y Conner 1991). Los parámetros espaciales del hábitat influyen en el estado de los grupos poblacionales de *P. borealis* y esto debería ser considerado en planes de manejo para la conservación de la misma (Thomlinson 1995). Conservar bloques de grandes áreas y continuas de bosques primarios y fragmentos de bosque extensivos es imperativo para la conservación de las aves tropicales, muchas de las cuáles son capaces de usar hábitats modificados solo intermitentemente (Sodhi *et al.* 2008).

Es probable que las actividades de manejo forestal no permitan definir claramente si existe un efecto hacia la estructura de la red de nidos ya que podrían existir efectos negativos para aves anidadoras de cavidades en sitios manejados, así como efectos indirectos entre las especies participantes o efectos indirectos a largo plazo (Deng y Gao 2005). La densidad de

anidadores de cavidades está limitada por factores como la disponibilidad de sitios de anidación, estructura de la vegetación y competencia intraespecífica. Por lo tanto, la adición de sitios de anidación en áreas manejadas no necesariamente resultará en un incremento global de todos los anidadores de cavidades (Holt y Martin 1997). Es por ello que si se mantiene la diversidad de árboles se crea una matriz de bosque funcional donde los procesos del ecosistema proveen hábitats favorables de forrajeo para todas las especies que anidan en cavidades. Un manejo que simule la dinámica natural de disturbio y retenga una matriz de bosque funcionando podría mantener los requerimientos de anidación de la mayoría de las especies anadoras de cavidades (Mahon *et al.* 2008).

Un paso crítico para entender la relación entre el manejo de bosques y poblaciones de aves es la realización de estudios que utilicen diseños observacionales/experimentales apropiados, en donde se relacionen el manejo forestal con la demografía de las aves y se exploren las relaciones a diferentes escalas temporales y espaciales (Gram *et al.* 2003). Por lo tanto, se requiere instrumentar una variedad de estrategias en distintas escalas espaciales para conservar la biodiversidad en bosques en los que se permite la extracción de madera (Lindenmayer y Franklin 1997). En este sentido, son necesarios estudios diseñados cuidadosamente para determinar las relaciones entre la presencia y abundancia de especies indicadoras potenciales y otros taxones y el mantenimiento de procesos críticos del ecosistema en los bosques. Además de información en la estructura del hábitat, tales como la complejidad estructural, la conectividad y la heterogeneidad (Lindenmayer *et al.* 2000, Gil-Tena *et al.* 2007). El entendimiento del grado al cual los factores del hábitat en el bosque influyen la distribución de especies es importante para el éxito en la conservación de la biodiversidad de los bosques (Scarascia-Mugnozza *et al.* 2000). Por tal razón conocer la respuesta de la comunidad de aves a un gradiente de perturbación ocasionado por el manejo forestal, es un paso esencial para el desarrollo de actividades de manejo bien fundamentadas.

HIPÓTESIS

El manejo forestal afecta directamente a los recursos que las especies excavadoras de cavidades (pájaros carpinteros) utilizan para anidar, estas afectaciones a su vez influyen en la presencia de otras especies de aves que dependen de dichas cavidades. Por tal motivo existe una variación de la diversidad de aves en las distintas edades de manejo forestal.

OBJETIVO

Analizar la influencia del grado de perturbación del bosque en el gremio de aves anidadoras de cavidades primarias (pájaros carpinteros) y en la comunidad de aves, en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas

Objetivos particulares

- 1) Determinar si existe variación en la riqueza, abundancia y diversidad de la comunidad de aves en función del grado de perturbación del bosque.
- 2) Determinar si existe una relación entre la variación espacial y temporal de las aves anidadoras de cavidades primarias y secundarias y las características ambientales.
- 3) Determinar si existe una relación de la riqueza, abundancia y diversidad de aves anidadores de cavidades primarios (pájaros carpinteros), de las aves anidadoras de cavidades secundarias y el resto de la comunidad de aves.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el municipio de Coapilla, localizado al norte del estado de Chiapas, dentro de la región fisiográfica denominada Montañas del Norte (Mülleried 1957). Este municipio limita al norte con los municipios de Ocoatepec, Tapalapa y Pantepec, al este con Bochil, al sur con Chicoasén y al oeste con Copainalá. Sus coordenadas geográficas son 17° 02' y 17° 12" de latitud norte y 93° 02" y 93° 13' de longitud oeste (Figura 1). El municipio de Coapilla tienen una extensión territorial de 106.8 km² y su altitud va de los 400 a los 2,300 m.s.n.m (González 2007).

Área de Manejo forestal

El área de manejo forestal de Coapilla se encuentra dividida en anualidades. Una anualidad es un área sometida a extracción durante un año y comprende cuatro tratamientos principales, primer aclareo, segundo aclareo, tercer aclareo y una corta de regeneración. En Coapilla se han llevado a cabo 10 anualidades desde 1998 a 2008, cubriendo un área total de 950 ha. Esta actividad forestal comprende manejar el bosque para el crecimiento de especies de pino de manera uniforme y se aprovechan de manera anual distintas superficies. Dentro de cada anualidad se ha obtenido un aprovechamiento maderable que ha sido variable y ha dependido de la superficie de la anualidad y del volumen extraído independiente del volumen marcado y autorizado. Estas anualidades están definidas por factores socioeconómicos de los pobladores. Esto determina que no sea un muestreo totalmente aleatorio.

Sitios de muestreo

Dentro del área de manejo forestal, se ubicaron cuatro sitios de muestreo, un sitio sin manejo forestal que representa un bosque con cierto grado de perturbación por otras actividades

humanas, y tres sitios que corresponden a distintas edades de corte. Es decir al tiempo que tiene la última intervención de corte de árboles en cada sitio, de ésta manera se eligieron a los sitios de edad de 7 años, 4 años y 1 año.

Dentro de cada sitio de muestreo se ubicaron 5 parcelas circulares que se utilizaron para la observación de aves y para la colecta de los datos de la estructura de la vegetación. Estas parcelas fueron la unidad mínima de muestreo (N=20, Figura 1). La elección de los sitios se basó en las diferencias estructurales y en la edad del manejo, además de su accesibilidad. A continuación se describen los sitios de muestreo en un gradiente de menor a mayor perturbación, esto es, de acuerdo a la edad de su última intervención por el manejo forestal.

Bosque no manejado (en lo sucesivo *Bosque*). Es un sitio que no ha sido parte del manejo forestal y que conserva características estructurales del hábitat que difieren mucho de la homogeneización de las áreas de manejo. En el bosque existió una alta presencia de árboles muertos y cavidades, un dosel alto y una riqueza de especies vegetales alta. No obstante, este sitio presenta mucha actividad humana, cerca se encuentran asentamientos humanos, y existe mucha influencia de ganado y extracción de leña.

Bosque con 7 años de manejo (en lo sucesivo *7 años*). Es un sitio que comprendió tres anualidades, primera, tercera y cuarta, en promedio tienen una edad de manejo de siete años, sin embargo, estructuralmente parecen ser muy similares. Este sitio presentó una alta presencia de pinos debido al manejo forestal, un sotobosque alto, abundancia de árboles muertos con cavidades, la mayoría de ellos en pinos con alto grado de descomposición aunque aún se encuentran en pie.

Bosque con 4 años de manejo (en lo sucesivo *4 años*). Es un sitio que comprendió la sexta anualidad con sus tres tratamientos de aclareo. Sin embargo, dentro de estos aclareos parece no haber una diferencia notable. Lo que diferencia esta área es la presencia de

actividades humanas como la ganadería y el pastoreo, y se encuentra poco sotobosque y alta extracción de leña. Además, es un sitio cercano a la comunidad Coapilla.

Bosque con 1 año de manejo (en lo sucesivo *1 año*). Es un sitio que comprendió a la anualidad más reciente, es decir la décima o décimo corte. Dentro de este sitio se eligió al tratamiento de corta de regeneración, que además de ser el más reciente intervenido, es el de mayor perturbación dejando una estructura forestal que incluye solo a los árboles padres a 25 metros de distancia entre uno y otro aproximadamente. La presencia de cavidades y de árboles muertos es nula, no existe sotobosque y se encuentra influenciada por las actividades humanas por estar a orilla de la carretera Coapilla-Ocotepec.

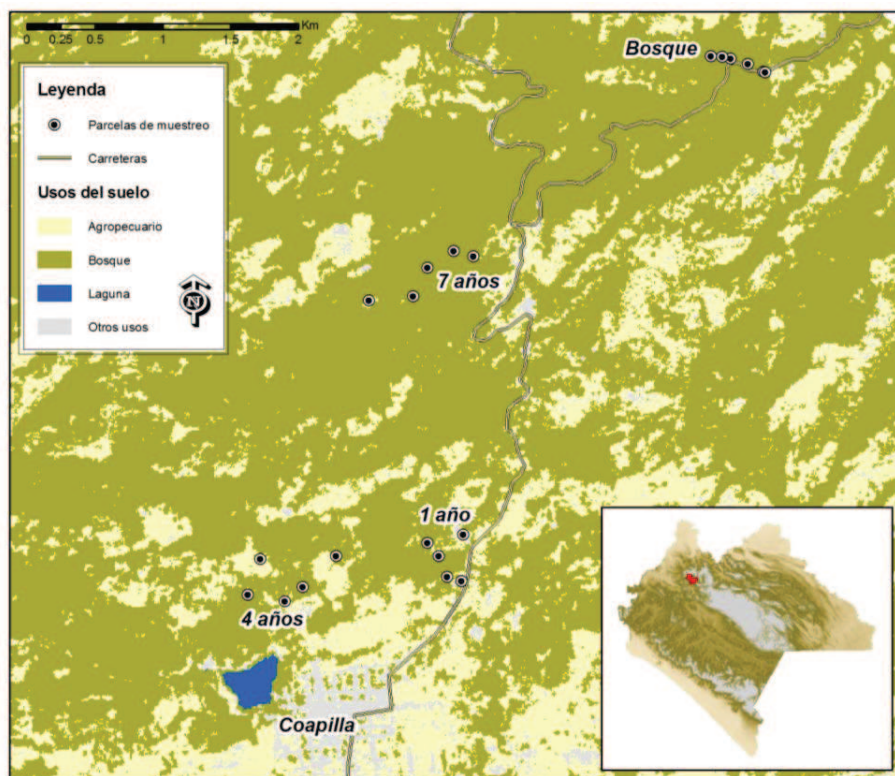


Figura 1. Mapa de ubicación de los sitios de muestreo en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas

Colecta de datos

Aves

Dentro de cada sitio de muestreo se ubicaron 5 parcelas de conteo de 25 metros de radio fijo (Hutto *et al.* 1986). Éstas parcelas se visitaron mensualmente durante 6 meses (marzo – agosto de 2008), acumulando los registros de aves mensualmente. En cada parcela se registraron las especies de aves que fueron observadas o escuchadas durante 20 minutos. El recorrido se inició en las primeras horas del amanecer y hasta terminar los cinco puntos establecidos por sitio. La acumulación de las especies durante el tiempo elegido fue suficiente para incrementar la detectabilidad de las aves. Algunos autores recomiendan no exceder los 10 minutos (Lee y Marsden 2008), sin embargo, dado el tamaño de los sitios de muestreo no fue posible realizar más de 5 parcelas y para compensar esta limitación de espacio, se incrementó el tiempo de observación a 20 minutos.

Variables del hábitat de los sitios de manejo

Dentro de cada parcela se tomaron los datos de hábitat que incluyen una serie de variables ambientales en una parcela de 11.2 m de radio que corresponde a la parte central de la parcela que se utilizó para la observación de aves. A continuación se detallan las que se consideran más importantes relacionadas con la presencia de aves anidadoras de cavidades (Bibby *et al.* 2000).

Árboles con DAP > 5cm. Se midieron los diámetros de los árboles mayores a 5 cm con una cinta diamétrica a la altura del pecho.

Presencia y diámetro de árboles muertos. Como parte de las características de hábitat relacionadas a la presencia de carpinteros (Renken y Wiggers 1993) se contaron los árboles muertos así como su diámetro.

Árboles con cavidades. En los árboles vivos y muertos se tomaron datos de la presencia de árboles con cavidades.

Cobertura de dosel. Para caracterizar el ambiente lumínico de cada parcela se midió el porcentaje de cobertura con el uso de un densitómetro.

Climáticas. Se midió la temperatura (°C) y la humedad (%).

Geográficas. Se tomaron las coordenadas geográficas de cada parcela y su altitud.

Altura promedio de los árboles. Se registró la altura de los árboles para obtener el promedio por cada sitio de muestreo.

Análisis de datos

La comunidad de aves fue dividida en tres grupos de anidadores de cavidades excavadas: 1) *anidadores primarios*, que corresponde a los pájaros carpinteros; 2) *anidadores secundarios*, aves que utilizan las cavidades realizadas por los pájaros carpinteros; y 3) *no anidadores*, aves que no dependen de las cavidades para anidar. De igual forma se analizó la totalidad de la comunidad de aves.

Del total de aves observadas durante los seis meses de muestreo se obtuvo la riqueza de especies, representada como el número de especies, la abundancia de individuos, representada como el número total de observaciones de una especie y el índice de diversidad de Simpson (Magurran 1989, Moreno 2001). Estos tres parámetros fueron estimados para cada grupo de aves. Además, se calcularon las curvas de acumulación de especies por sitio mediante el estimador de Clench (Halffter *et al.* 2001). Se usaron las parcelas como unidad de muestreo de estudio acumuladas durante las repeticiones mensuales (N= 30). También se estimaron las curvas de acumulación por cada grupo de aves, utilizando como unidad de muestreo los sitios acumulados en cada repetición mensual (N= 24). De cada modelo se obtuvo las especies estimadas de acuerdo al modelo de Clench, la r^2 y la pendiente de la curva

(Jiménez-Valverde y Hortal 2003). Todas las curvas de acumulación de especies fueron suavizadas con 100 aleatorizaciones en el programa EstimateS versión 7.5 (Collwell 2005) y para efectuar el modelo se usó el programa Statistica versión 7 (Statsoft 2004).

Se analizó la variación en los sitios de muestreo al comparar la riqueza, abundancia y diversidad de los tres grupos de aves. Se utilizó un análisis de varianza (ANDEVA) para probar estas variaciones. En los casos en que la distribución de los datos no cumplió con los supuestos paramétricos, se utilizó la prueba no paramétrica de suma de rangos de Kruskal-Wallis (Tabachnick y Fidell 2001).

Se describieron algunas variables ambientales para observar diferencias entre sitios. Se realizaron pruebas de regresión múltiple por pasos en donde las variables de respuesta fueron los parámetros de riqueza, abundancia y diversidad por cada uno de los grupos de aves (anidadores primarios, anidadores secundarios, no anidadores y el total de aves), de ésta manera se obtuvieron tres variables de respuesta en los cuatro grupos de aves. Las variables independientes fueron las variables ambientales. Para elegir el modelo explicativo, las variables independientes fueron sometidas a la prueba de normalidad para evaluar los supuestos paramétricos y se les realizó una prueba de bondad de ajuste de Shapiro-Wilk. Aquellas variables que no cumplieron con éstos supuestos fueron transformadas logarítmicamente, y se les realizó la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnoff.

Para elegir el peso de cada variable independiente en la construcción de modelos que expliquen la variabilidad observada en las variables dependientes se realizó la correlación multivariada entre las variables del hábitat y se descartó aquellas que tienen una alta colinearidad, de esta manera fueron descartadas 5 variables de las 13 que se tomaron en campo. Posteriormente se corrió el modelo y se eligieron las variables usando regresiones por pasos y se determinaron las variables que se asocian a los tres parámetros de respuesta de las

aves en los cuatro grupos (McGarigal *et al.* 2000). Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el software JMP-SAS Ver. 8 (SAS 2008).

RESULTADOS

Manejo forestal y el gradiente de disturbio

Los sitios de muestreo presentaron variación en el grado de perturbación, medido a través de la temperatura, la cobertura del dosel, la altura y el área basal en el gradiente de perturbación (Figura 2).

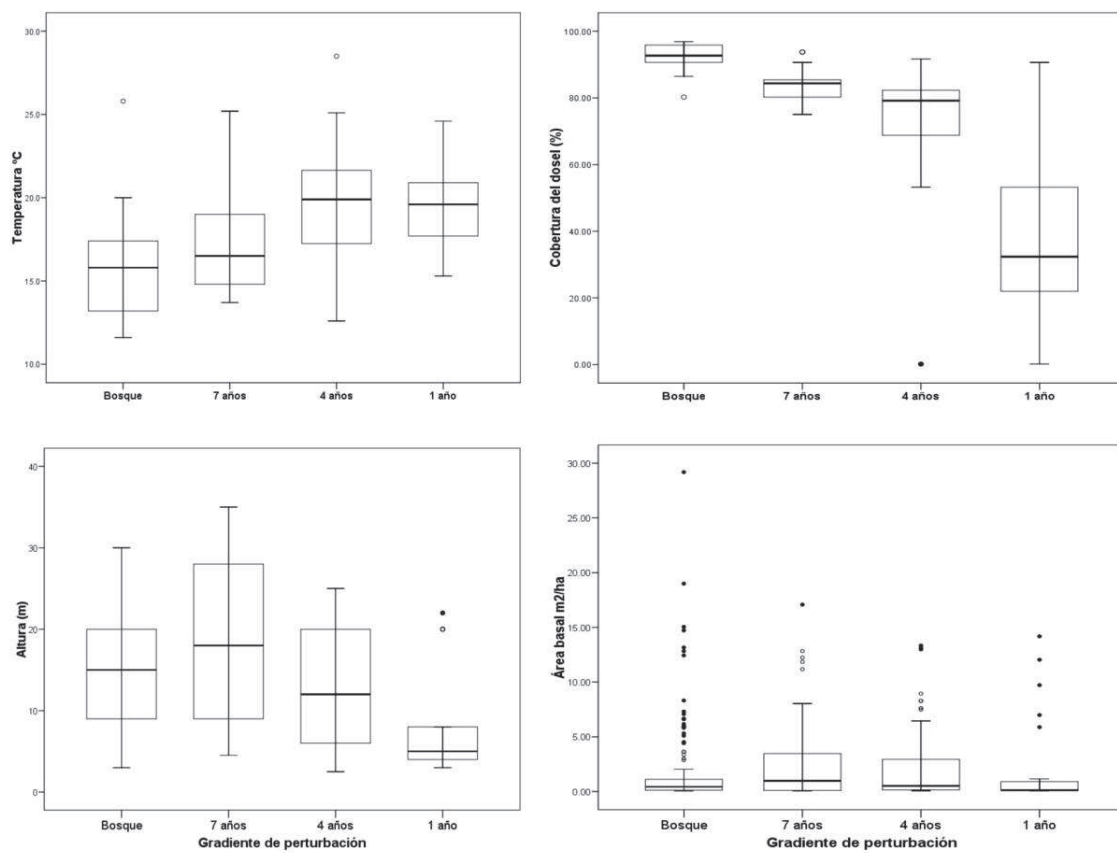


Figura 2. Variación de la temperatura, la cobertura del dosel, la altura y el área basal en el gradiente de perturbación.

Durante los seis meses de muestreo, se registraron un total de 62 especies de aves distribuidas en 610 individuos. Esta riqueza se compuso de 10 órdenes, 23 familias y 54 géneros (Anexo 1).

Cuadro 1. Abundancia relativa (número de individuos) de las especies de aves anidadoras de cavidades primarios y secundarios a través del gradiente de perturbación en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas.

Anidadores primarios	Gradiente de perturbación				Total
	Bosque	7 años	4 años	1 año	
<i>Melanerpes formicivorus</i>	0	2	63	26	91
<i>Picoides villosus</i>	0	0	0	1	1
<i>Piculus rubiginosus</i>	0	0	0	2	2
<i>Colaptes auratus</i>	0	0	9	3	12
Total	0	2	72	32	106
Anidadores secundarios					
<i>Glaucidium gnoma</i>	0	0	0	1	1
<i>Amazona albifrons</i>	0	8	16	11	35
<i>Trogon mexicanus</i>	10	6	2	0	18
<i>Aulacohynchus prasinus</i>	0	3	0	0	3
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	1	0	0	0	1
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	0	0	0	2	2
<i>Empidonax flavescens</i>	3	0	2	0	5
<i>Sialia sialis</i>	0	0	0	3	3
Total	14	17	20	17	68

De ésta riqueza, cuatro especies fueron anidadores de cavidades primarios (pájaros carpinteros) y ocho fueron anidadores de cavidades secundarios (Cuadro1). De las aves anidadoras primarias, *Melanerpes formicivorus* presentó la mayor abundancia (91 individuos), lo que representó el 14% del total de individuos registrados. Dos especies de pájaros carpinteros fueron escasamente registradas: *Picoides villosus* y *Piculus rubiginosus* con uno y dos individuos, respectivamente. De los anidadores secundarios, *Amazona albifrons* presentó la mayor abundancia de individuos (35), seguida de *Trogon mexicanus* con 18. Dos especies de anidadores secundarios fueron registrados solo una vez: *Glaucidium gnoma* y *Lepidocolaptes souleyetii*.

Los sitios de muestreo variaron en cuanto a riqueza de especies y abundancia de individuos. El bosque presentó la menor riqueza con 14 especies de aves, los sitios 4 y 7 años presentaron un número similar de especies, y el sitio de 1 año presentó la mayor riqueza de especies con 40 (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de especies observadas y estimadas de acuerdo al modelo de Clench, eficiencia del muestreo por sitio y por grupo de aves en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas.

Grupo	Especies observadas	Especies estimadas	Eficiencia del muestreo (%)	Pendiente
Gradiente de perturbación				
Bosque	14	20.3	69.1	0.15
7 años	35	51.8	67.5	0.39
4 años	35	51.2	68.4	0.38
1 año	40	65.7	62.4	0.52
Grupo de aves				
Anidadores primarios	4	4.6	86.4	0.03
Anidadores secundarios	8	10.9	73.6	0.09
No anidadores	50	67.2	75.9	0.53
Total	62	82.4	76.4	0.65

Existieron diferencias en cuanto a la riqueza de especies entre los sitios, esta diferencia se manifestó en un gradiente de menor a mayor riqueza conforme el gradiente de perturbación aumentó (Cuadro 3).

Cuadro 3. Variación de las medias (\pm desviación estándar) de la riqueza de especies, abundancia de individuos y diversidad de los grupos de aves en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas.

Parámetro por grupo	Gradiente de perturbación							
	Bosque		7 años		4 años		1 año	
	Promedio	DE	Promedio	DE	Promedio	DE	Promedio	DE
Anidadores primarios								
Riqueza	0	0	0.20	0.45	1.80	0.45	1.80	0.84
Abundancia	0	0	0.40	0.89	14.40	4.28	4.40	1.34
Diversidad	0	0	0.20	0.45	1.30	0.23	1.47	0.46
Anidadores secundarios								
Riqueza	1.20	1.10	1.60	0.89	1.60	1.14	1.40	1.14
Abundancia	2.80	1.92	3.40	2.19	4.00	4.18	3.40	3.51
Diversidad	1.27	1.23	1.70	1.48	1.50	1.12	1.41	1.53
No anidadores								
Riqueza	4.40	1.67	12.80	4.02	12.40	2.30	11.60	3.78
Abundancia	9.60	3.21	26.40	5.41	24.80	6.61	28.60	6.99
Diversidad	5.81	3.52	13.52	7.05	22.06	30.51	10.33	2.86
Total								
Riqueza	5.60	1.82	14.60	3.97	15.80	2.49	14.80	3.19
Abundancia	12.40	3.05	30.20	5.17	43.20	8.93	36.40	7.54
Diversidad	6.63	3.96	15.77	6.97	7.99	1.68	13.04	4.12

Interacción de pájaros carpinteros y aves anidadoras de cavidades

De acuerdo con el modelo de Clench, la estimación de la riqueza total de especies no es completa (Figura 3), a excepción de los anidadores primarios donde hay un 86% de confiabilidad en el muestreo y de los anidadores secundarios con un 73% de eficiencia. La estimación de la riqueza de especies mediante el índice de Clench arrojó datos de eficiencia de muestreo por debajo del 70% (Cuadro 2). De la misma manera la estimación de la riqueza de especies según el modelo de Clench reflejó que el muestreo en los sitios aún es incompleto (Figura 4), a excepción del bosque en donde al parecer la curva alcanzó la asíntota. Esto es, que fue altamente probable que en el bosque la adición de especies fuese casi nula. El sitio de

1 año fue donde posiblemente se puede encontrar la mayor riqueza de especies, ya que la pendiente de la curva fue demasiado alta. Los sitios intermedios, 4 y 7 años no alcanzaron la asíntota. Sin embargo, el inventario de especies aun no puede ser completo, ya que se esperaría que a más esfuerzo de muestreo se añadieran nuevas especies en éstos sitios.

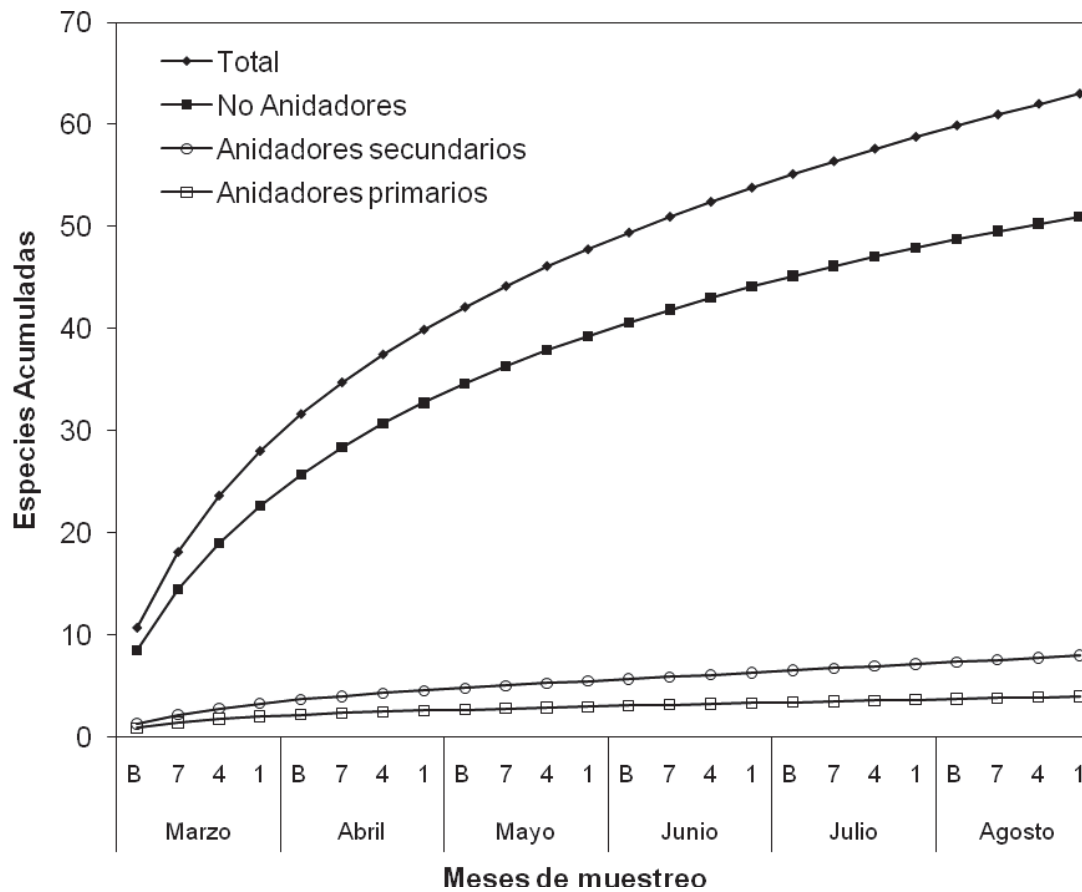


Figura 3. Curva de acumulación de especies de acuerdo al modelo de Clench para los grupos de aves en Coapilla, Chiapas. Las unidades de muestreo son los sitios acumulados mensualmente (B= Bosque, 7= 7 años, 4= 4 años, 1= 1 año).

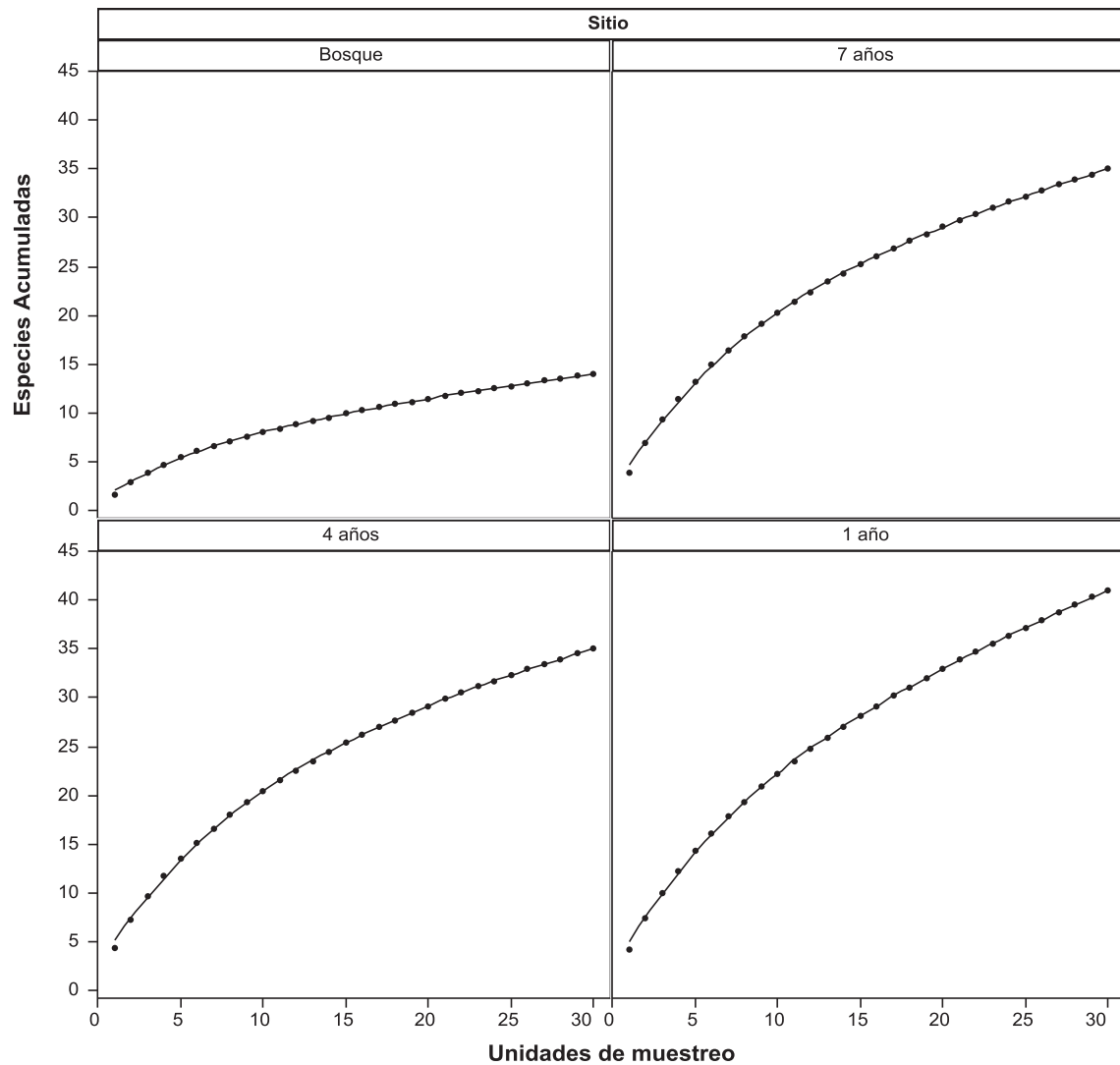


Figura 4. Curva de acumulación de especies de acuerdo al modelo de Clench para los sitios de estudio en Coapilla, Chiapas. Las unidades de muestreo son las parcelas replicadas mensualmente.

Los parámetros de los anidadores primarios mostraron una tendencia a aumentar conforme la perturbación es más reciente (Cuadro 3). Esto es, en el bosque no hubo presencia de éstos, y en los sitios de reciente intervención (4 y 1 año) se encontraron con una alta presencia. En el sitio de 1 año fue donde se registraron las cuatro especies de carpinteros. Los

anidadores secundarios siguieron el mismo comportamiento, tres especies se registraron en el bosque y cuatro en el sitio de 1 año (Cuadro 1).

Efectos del manejo forestal en la diversidad de aves

La riqueza de los anidadores primarios fue mayor en los sitios de 1 año y de 4 años, en tanto que la abundancia de estos fue mayor en el sitio de 4 años. Por su parte, los anidadores secundarios no presentaron mucha variación a excepción del bosque, que es el sitio que presentó una menor riqueza de estas especies. Las especies que no anidan en cavidades no presentaron mucha variación respecto a los sitios manejados. No obstante, el bosque presentó los menores valores de riqueza, abundancia y diversidad. El total de la comunidad de aves también presentó un comportamiento similar, ya que los valores más altos de riqueza, abundancia y diversidad se registraron en el sitio de 4 años (Cuadro 3).

La media de la riqueza de especies de tres de los cuatro grupos de aves mostró variación entre los sitios, a excepción de los anidadores secundarios. La mayor diferencia se encontró en las aves que no anidan en cavidades y en el total de la comunidad ($F_{4,5}=8.1$, $P<0.05$; $F_{4,5}=12.7$, $P<0.05$; Figura 5). Respecto a la abundancia de individuos, no existieron diferencias significativas en los anidadores secundarios, y si la hubo en los otros grupos, en los no anidadores y en el total de la comunidad ($X^2_{3,5}= 14.3$ $P<0.05$; Figura 6).

La diversidad, que es un parámetro que relaciona la riqueza de especies y la abundancia de individuos, fue diferente entre los 4 grupos. Existieron diferencias significativas en el índice de diversidad de los anidadores ($X^2_{3,5}=15.18$ $P<0.05$) y en el total de la comunidad ($F_{4,5}= 4.36$ $P<0.05$). No existieron diferencias significativas de la diversidad en los anidadores secundarios ($X^2_{3,5}= 0.09$ $P>0.05$) y en las especies no anidadoras ($F_{4,5}= 0.94$ $P>0.05$). No obstante, las diferencias que existen en los grupos no es significativa (Figura 7).

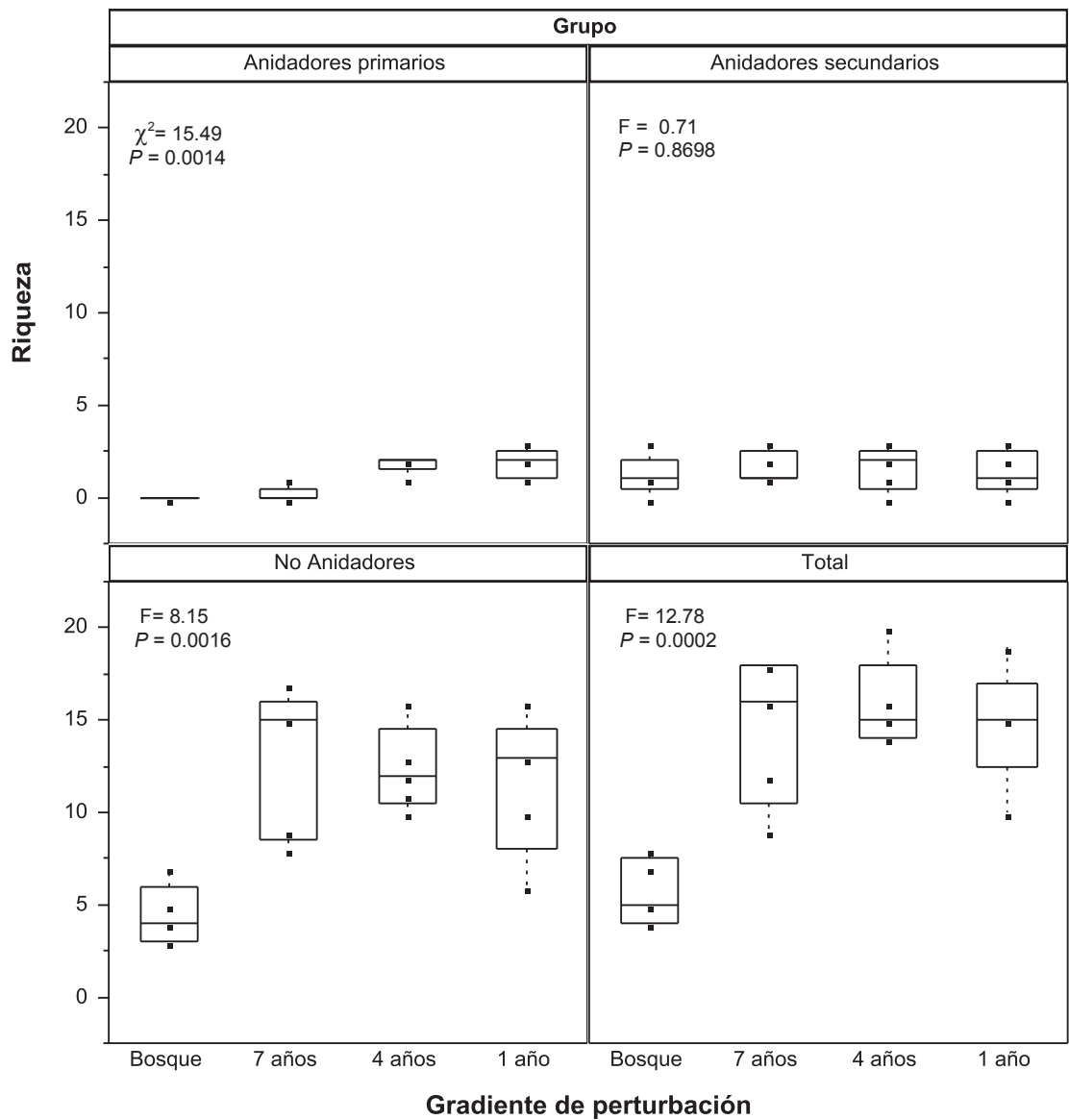


Figura 5. Comparación de medianas de la riqueza de especies en el gradiente de perturbación usando la prueba de Anova o en su caso la prueba de suma de rangos de Kruskal-Wallis.

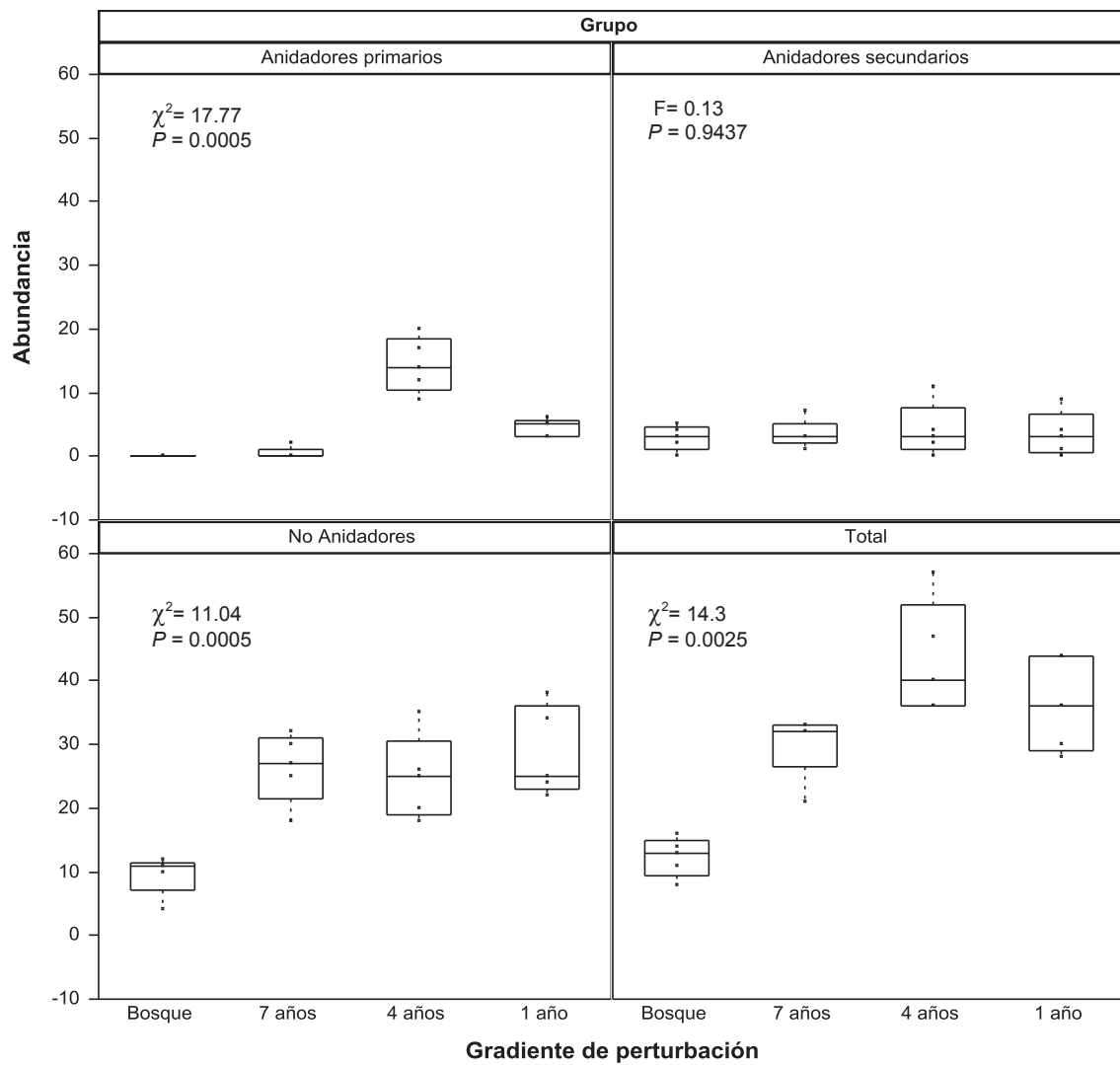


Figura 6. Comparación de medianas de la abundancia de individuos en el gradiente de perturbación usando la prueba de Anova o en su caso la prueba de suma de rangos de Kruskal-Wallis.

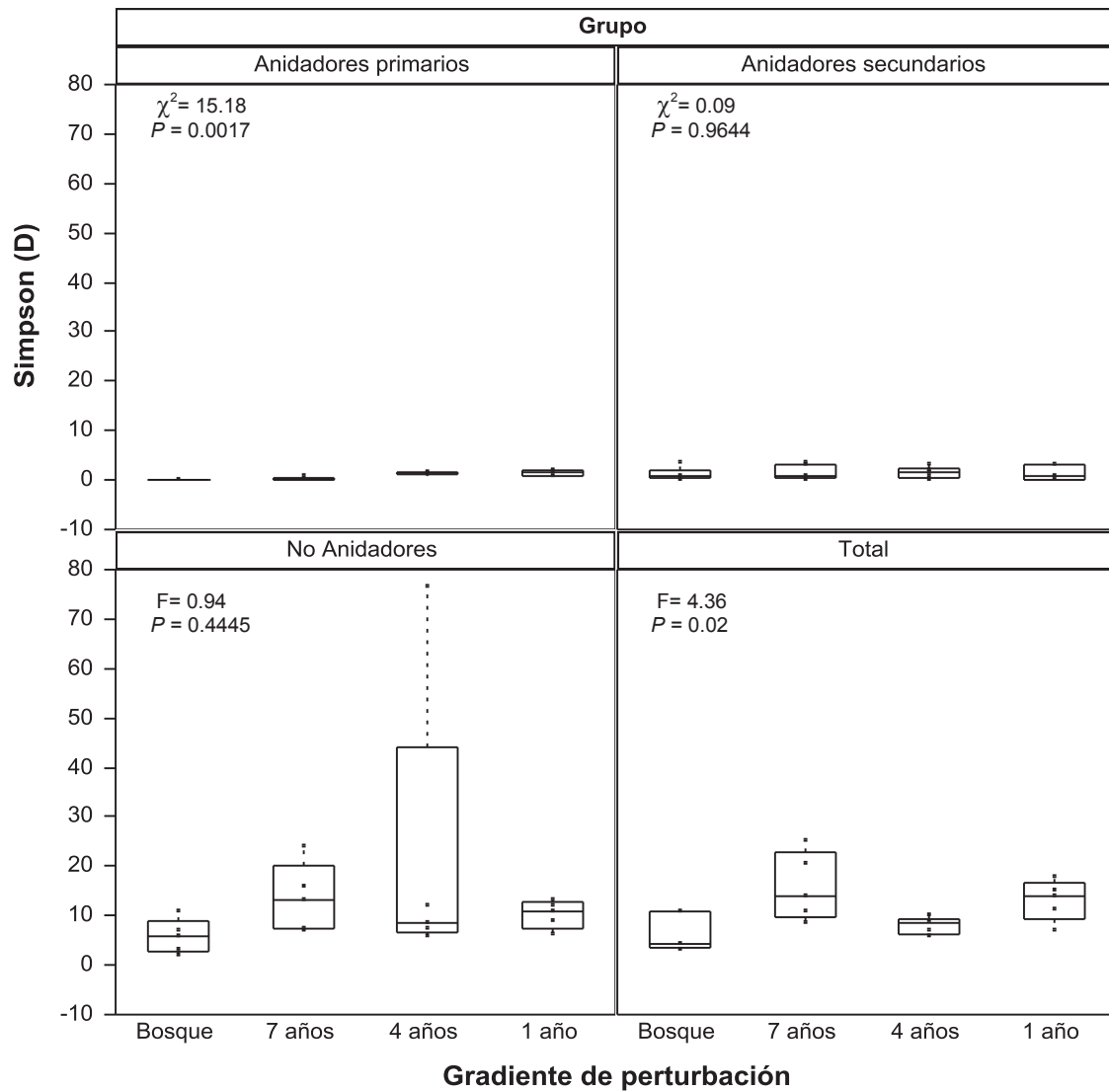


Figura 7. Comparación de medianas de la diversidad según el índice de Simpson en el gradiente de perturbación usando la prueba de Anova o en su caso la prueba de suma de rangos de Kruskal-Wallis.

Una de las variables del hábitat que podría estar relacionada con la presencia de los pájaros carpinteros son los árboles muertos, en los cuáles estos anidadores primarios realizan sus cavidades. Dentro de los sitios de estudio existió variación en la presencia de árboles muertos y de cavidades (Cuadro 4). Sin embargo, la variación de las aves anidadoras primarias y secundarias no parece presentar este mismo patrón. Los anidadores primarios se presentaron en mayor cantidad en los sitios de reciente intervención (1 y 4 años), y en estos sitios fue en donde la presencia de cavidades y de árboles muertos fue prácticamente nula (Cuadro 4). Contrariamente, los sitios sin perturbaciones recientes (bosque y 7 años) presentaron una alta densidad de árboles muertos y de cavidades, y en éstos fue prácticamente nula la presencia de los anidadores primarios.

Cuadro 4. Variación del tipo y condición de los árboles muertos y las cavidades en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas.

Variable	Gradiente de perturbación			
	Bosque	7 años	4 años	1 año
Árboles muertos				
Pino	19	25	0	0
Deciduo	6	0	0	0
Condición				
Duro	6	2	0	0
Suave	19	23	0	0
Densidad de árboles muertos	0.01	0.01	0	0
Árboles muertos con cavidades	10	14	0	0
Cavidades	22	30	2	2
Biomasa de árboles muertos	1.94 (\pm 1.69)	1.52 (\pm 0.77)	0	0

La variación que existió en cuanto a la disponibilidad de árboles muertos para realizar las cavidades de los anidadores primarios entre los sitios de estudio mostró que los árboles muertos en su mayoría fueron pinos, y algunos fueron árboles deciduos. Por otro lado, la

dureza de estos árboles se encontró en un estado de descomposición avanzado. Es decir, su consistencia fue suave, y algunos son árboles de consistencia dura, las cavidades en su mayoría fueron encontradas en los árboles muertos de pino y de consistencia suave (Figura 8).

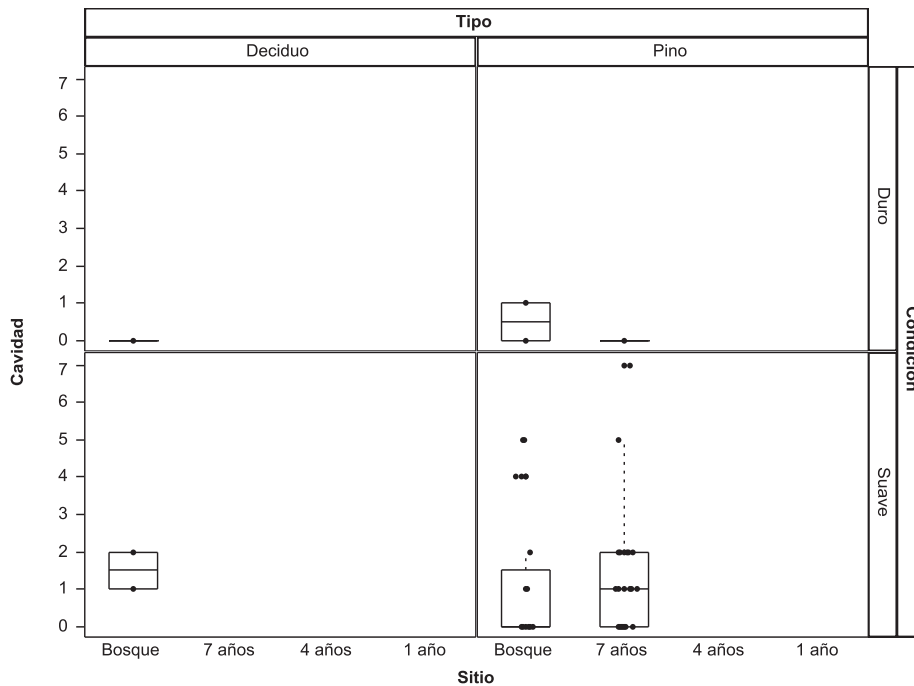


Figura 8. Variación de las cavidades, tipo y condición de los árboles muertos en el gradiente de perturbación.

La riqueza de anidadores primarios y secundarios difirió en los sitios en relación a la presencia de árboles muertos (Figura 9). Los anidadores primarios tienden a aumentar su presencia mientras el gradiente de perturbación también aumenta. Por su parte, los anidadores secundarios mantienen una presencia similar entre los sitios de estudio, aunque en el sitio más reciente (1 año), la presencia de éstos fue más alta.

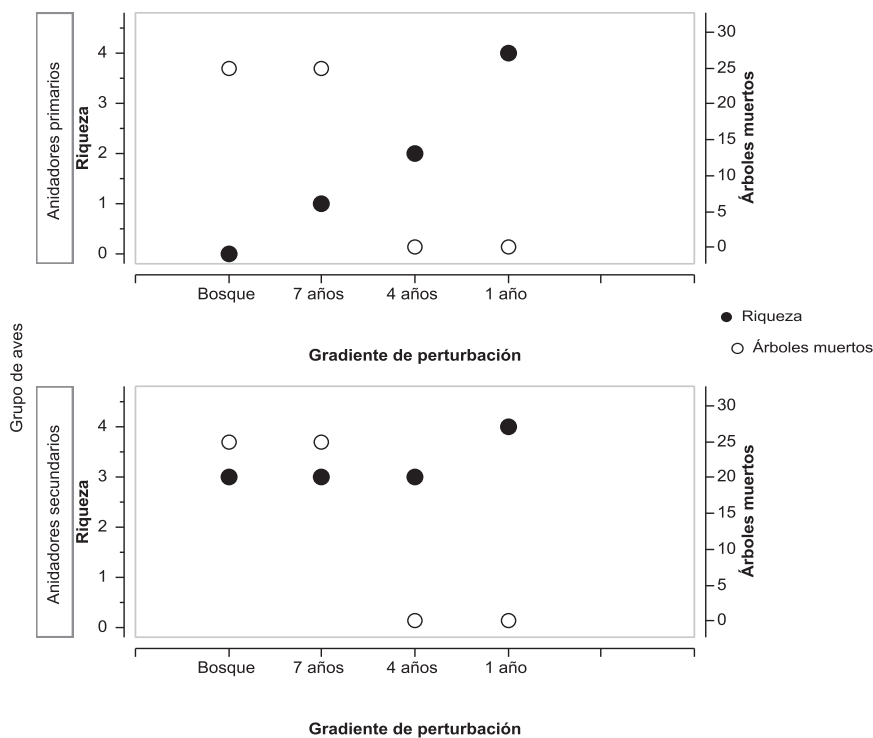


Figura 9. Diagrama de dispersión de la riqueza de especies de los anidadores primarios y secundarios en relación al número de árboles muertos en el gradiente de perturbación

Por otro lado, la abundancia de los individuos anidadores primarios y secundarios también presentó una variación en los sitios de estudio. No obstante la alta abundancia de anidadores primarios en los sitios de corte reciente, contrasta contra la poca variación de los anidadores secundarios en los sitios de estudio (Figura 10).

Los modelos de regresión múltiple indicaron una relación positiva significativamente alta de la riqueza, abundancia y diversidad de anidadores primarios y el grado de perturbación del hábitat (Cuadro 5). En cuanto a los anidadores secundarios, la abundancia presenta una relación significativa positiva con el grado de perturbación del hábitat, en tanto que la riqueza no (Cuadro 5). Los no anidadores mostraron una relación positiva significativa con el grado de

perturbación del hábitat en cuanto a riqueza y abundancia, pero no diversidad (Cuadro 5). El total de la comunidad de aves mostró una relación positiva significativa con la perturbación del hábitat en la riqueza, abundancia y diversidad (Cuadro 5).

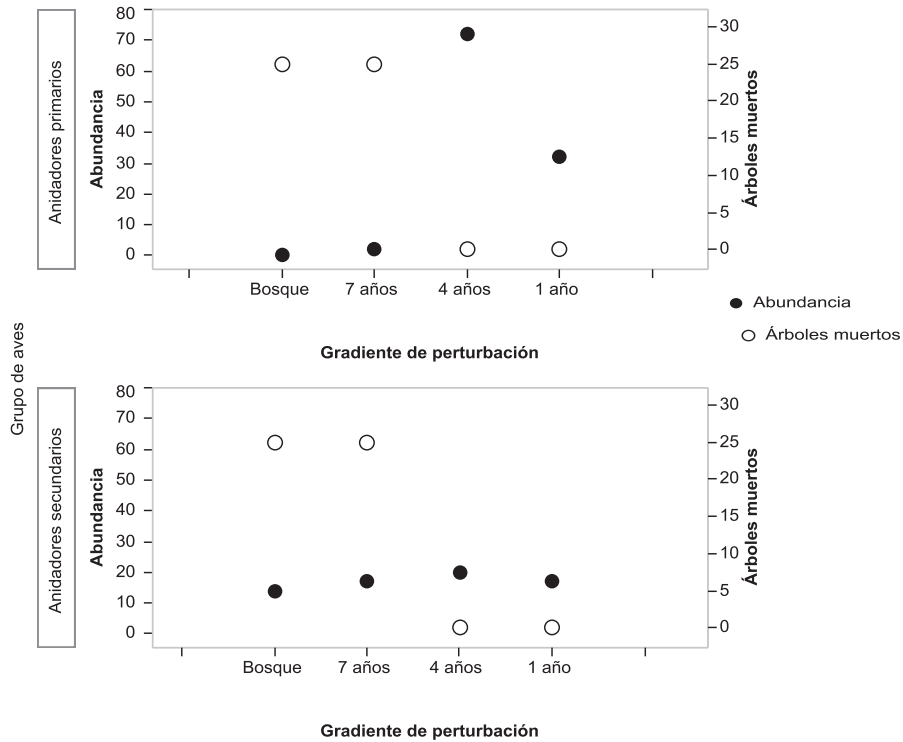


Figura 10. Diagrama de dispersión de la abundancia de individuos de los anidadores primarios y secundarios en relación al número de árboles muertos en el gradiente de perturbación.

La riqueza de los anidadores primarios estuvo asociada a dos variables ambientales: la altura del dosel y el diámetro medio a la altura del pecho de los árboles. En este sentido, la riqueza de anidadores primarios y estuvo relacionada negativamente con la altura del dosel, y positivamente con el diámetro a la altura del pecho (Cuadro 6). Por su parte, la abundancia de anidadores primarios estuvo relacionada negativamente con la altura de dosel y la humedad del

ambiente. Finalmente, la diversidad según el índice de Simpson, mostró una relación positiva con la altura media de la vegetación y una relación inversa con la altura del dosel ($t= 2.92$ $P<0.05$ y $t=-2.98$ $P<0.05$ respectivamente).

Cuadro 5. Modelos de regresión múltiple de la riqueza de especies, abundancia de individuos y diversidad de los grupos de aves en función de la perturbación del hábitat, la unidad mínima de muestreo fueron las parcelas (N= 20), en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas.

Parámetro por grupo	r²	r² ajustada	F	Valor de P
Anidadores primarios				
Riqueza	0.77	0.72	17.55	< 0.001
Abundancia	0.49	0.39	5.19	< 0.05
Diversidad	0.82	0.76	12.97	< 0.001
Anidadores secundarios				
Riqueza	0.26	0.06	1.30	0.31
Abundancia	0.41	0.30	3.74	< 0.05
Diversidad	0.06	0.01	1.07	0.31
No anidadores				
Riqueza	0.42	0.35	6.03	< 0.05
Abundancia	0.54	0.45	6.19	< 0.01
Diversidad	0.09	0.04	1.72	0.20
Total				
Riqueza	0.42	0.39	13.12	< 0.01
Abundancia	0.51	0.45	8.88	< 0.01
Diversidad	0.52	0.39	4.02	< 0.05

En el caso de los anidadores secundarios, únicamente la abundancia de individuos estuvo relacionada con la perturbación del hábitat (Cuadro 6). Específicamente, la abundancia de los anidadores secundarios estuvo relacionada positivamente con la temperatura y negativamente con la humedad ($t= -3.13$ $P<0.05$ y $t=-2.94$ $P<0.05$ respectivamente).

Cuadro 6. Variables ambientales asociadas a los parámetros de los grupos de aves según los modelos de regresión múltiple por pasos en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas.

DAP = Promedio del diámetro a la altura del pecho.

Parámetro por grupo	VARIABLES AMBIENTALES	Estimado	Error estandar	t Radio	Valor de P
Anidadores primarios					
Riqueza	Temperatura	0.12	0.06	1.96	0.07
	Altura del dosel	-0.09	0.03	-3.27	0.00
	DAP	0.88	0.25	3.51	0.00
Abundancia	Altura del dosel	-0.94	0.31	-3.00	0.01
	Humedad	-133.20	46.16	-2.89	0.01
	Cobertura del dosel	12.63	6.18	2.04	0.06
Diversidad	Temperatura	0.09	0.05	1.89	0.08
	Diámetro >20cm	-0.04	0.03	-1.39	0.19
	Promedio de altura	0.06	0.02	2.92	0.01
	Altura del dosel	-0.07	0.02	-2.98	0.01
	Cobertura del dosel	-0.32	0.51	-0.62	0.54
Anidadores secundarios					
Riqueza	Temperatura	-0.23	0.13	-1.75	0.10
	Diámetro >20cm	0.06	0.06	0.98	0.34
	Humedad	-19.25	9.80	-1.96	0.07
	Número de Pinos	-0.61	0.44	-1.39	0.18
Abundancia	Temperatura	-0.98	0.31	-3.13	0.01
	Humedad	-67.46	22.92	-2.94	0.01
	Número de Pinos	-1.16	0.90	-1.30	0.21
Diversidad	DAP	-0.59	0.57	-1.03	0.31
No Anidadores					
Riqueza	Humedad	-101.05	29.09	-3.47	0.00
	DAP	-2.80	1.85	-1.52	0.15
Abundancia	Humedad	-114.39	62.93	-1.82	0.09
	Cobertura del dosel	-16.88	6.74	-2.50	0.02
	DAP	-7.64	3.70	-2.06	0.06
Diversidad	Promedio de altura	0.99	0.75	1.31	0.21
Total					
Riqueza	Humedad	-101.52	28.02	-3.62	0.00
Abundancia	Promedio de altura	-0.78	0.48	-1.64	0.12
	Humedad	-282.34	69.89	-4.04	0.00
Diversidad	DAP	0.75	0.45	1.67	0.12
	Altura del dosel	0.65	0.31	2.06	0.06
	Cobertura del dosel	-21.55	5.74	-3.75	0.00
	DAP	-9.35	4.42	-2.11	0.05

La riqueza de especies de aves que no anidan en cavidades estuvo relacionada con la humedad del ambiente de manera negativa ($t=-3.47$ $P<0.05$). Asimismo, la abundancia de individuos no anidadores se relacionó con la cobertura del dosel de manera negativa ($t=-2.5$ $P<0.05$). En cuanto al total de la comunidad de aves, la riqueza de especies y la abundancia de individuos se encontraron asociados a la humedad del ambiente. La diversidad de la comunidad de aves según el índice de Simpson solo se asoció con la cobertura del dosel de manera negativa ($t=-3.75$ $P<0.05$), y de manera marginalmente significativo con la altura del dosel y el diámetro a la altura del pecho de los árboles.

DISCUSIÓN

El manejo forestal es un disturbio al que responden de forma diferencial los organismos. En esta investigación, la riqueza, abundancia y diversidad de aves, variaron en un gradiente de disturbio ocasionado por el manejo forestal, aportando evidencia que soporta la hipótesis del disturbio intermedio (Connell 1978). Adicionalmente, analizando la comunidad de aves también de acuerdo al modelo de la red de nidos que proponen Martin y Eadie (1999), los anidadores primarios y los anidadores secundarios de cavidades, no parecen presentar una relación directa, respecto al recurso de anidación.

Manejo forestal y gradiente de disturbio

La comunidad de aves del área de manejo forestal de Coapilla en este estudio estuvo representada por 62 especies. La estimación, de acuerdo al modelo de Clench, reflejó una eficiencia muy baja en el muestreo, ya que el modelo estimó una riqueza de 82 especies en toda el área de estudio. Esto es, se observó un 76 % del total estimado que podría existir en el área de manejo forestal.

Los resultados mostraron que la riqueza y diversidad de especies de aves en el área de manejo forestal de Coapilla están respondiendo a los cambios estructurales debido al manejo que ha prevalecido en los últimos diez años. El corte selectivo ha tenido una aparente influencia en la abundancia de las aves, tanto en bosques cosechados recientemente, como los más viejos (Hetzl y Leberg 2006). La riqueza de especies en los sitios de cosecha más reciente parece incrementarse mucho más que en el sitio no manejado, ya que los tres sitios con manejo presentaron valores predecibles de riqueza de especies muy altos comparados con el bosque.

Los altos valores de riqueza se encontraron en los sitios de 7 y 4 años, respecto al total de la comunidad de aves. Estos resultados respaldan la hipótesis de que regímenes intermedios de disturbio favorecen el incremento de la diversidad de especies (Connell 1978).

Sin embargo, esta relación podría variar de acuerdo a las características de los organismos y al parámetro que represente la diversidad en cada sitio. Por ejemplo, la riqueza de anidadores primarios fue similar en los sitios 4 y 1 año, mientras que la abundancia fue mayor en el de 4 años, y la diversidad fue mayor en el de 1 año. Esto significa que la hipótesis del disturbio intermedio, medida con diferentes parámetros de la comunidad, nos arroja distintos resultados, que deben ser tomados con precaución antes de realizar aseveraciones. El total de la comunidad de aves representada por la riqueza de especies presentó un panorama similar a lo que la hipótesis del disturbio intermedio predice, ya que el sitio de 4 años contuvo la mayor riqueza de especies y abundancia de individuos. La presencia de la especie en un sitio, está determinado en gran medida por el comportamiento, la hora de observación y la biología misma de la especie (O'Connell *et al.* 2000). Por tal razón las diferencias encontradas en el gradiente de disturbio pueden tener respuesta en otros elementos antes de pensar que se deben directamente al manejo forestal.

Para predecir los impactos del disturbio en las comunidades de aves se requiere de un entendimiento explícito de al menos algunos aspectos de los componentes espaciales y temporales del régimen de disturbio (Moloney y Levin 1996). En el caso de Coapilla, se tomó como referencia una escala espacial relativamente pequeña. La distancia entre los sitios no fue muy lejana o suficiente para demostrar independencia entre sitios, por lo que podría haber autocorrelación espacial (Jiménez-Valverde y Hortal 2003). Por su parte, la escala temporal del manejo forestal varió en un lapso de 10 años, tiempo en el cual no es tan fácil establecer con claridad los distintos regímenes de disturbio derivados del manejo forestal (Twonsend 1997). En este sentido, los parámetros de diversidad obtenidos deben ser tomados con precaución dadas las condiciones de muestreo en tiempo y espacio en el área de manejo forestal. Otro factor importante a considerar es que en este análisis se tomó como disturbio únicamente al manejo forestal, y no se están analizando otros tipos de disturbio que existen en el área de

aprovechamiento, como son la extracción de leña, ganadería, y la presencia humana que indudablemente tienen un papel en la respuesta de las especies de aves a éstos cambios (Thiollay 1997).

Las curvas de acumulación de especies por sitio de manejo parecieron alcanzar una asíntota en el bosque, en el cual hubo muy poca adición de especies al incrementarse el esfuerzo de muestreo. En los sitios manejados la riqueza de especies se incrementó conforme avanzó el esfuerzo de muestreo. El bosque no ha recibido un manejo forestal. Sin embargo, presentó una baja riqueza, abundancia y diversidad de aves. Esto puede deberse a que existen características que lo hacen muy diferente de los sitios manejados, tales como mayor humedad, menor temperatura y un dosel muy cerrado. Todo lo anterior, aunado a la poca visibilidad del observador. Es importante notar que mientras el gradiente de perturbación aumentó, la riqueza de especies y la abundancia de individuos también se incrementaron. En primera instancia pareciera que las perturbaciones más recientes favorecen la riqueza y diversidad de aves, lo cual se debe manejar con cuidado, ya que existen elementos que deben considerarse como errores en el muestreo, detectabilidad de las especies, o mayor intensidad de muestreo (Jiménez-Valverde y Hortal 2003).

En el bosque se encontraron especies que no se observaron en los sitios manejados como *Lepidocolaptes souleyetti*. No obstante la mayor parte de las especies fueron recurrentes en los demás sitios. Quizás existan elementos del hábitat que ciertas especies requieren y que dentro del bosque no se encuentran. La recuperación de los bosques manejados puede tomar un periodo largo de tiempo, hasta llegar a la estabilidad de un bosque maduro (Loya y Jules 2008).

Interacción de pájaros carpinteros y aves anidadoras de cavidades

La declinación de especies en los trópicos tiene grandes implicaciones para los procesos ecosistémicos, dado que la extinción no es uniforme entre los grupos de aves y algunos grupos como los excavadores de cavidades, frugívoros o insectívoros están más amenazados (Sodhi *et al.* 2008). En este sentido, podrían existir efectos en cascada si se pierden éstas especies importantes. Sin embargo, es necesario conocer el papel que desempeñan en el ecosistema los gremios de aves antes de hacer inferencias sobre las consecuencias de la pérdida de estas especies.

Existieron diferencias de los parámetros medidos de las aves entre los sitios de muestreo. Las diferencias se presentaron en todos los grupos, a excepción de los anidadores secundarios. La variación que existió en los anidadores primarios entre los sitios de muestreo parece reflejar la respuesta de este gremio al manejo forestal. Los parámetros de riqueza, abundancia y diversidad de los anidadores de cavidades secundarios no varían entre los sitios. Este grupo no responde igual que los anidadores primarios ni que el resto de la comunidad. De acuerdo con los resultados, las aves que anidan en cavidades de manera secundaria pueden por igual estar en sitios que tengan o no una alta presencia tanto de cavidades como de anidadores primarios.

Dentro de la comunidad de aves, los anidadores de cavidades primarios son un grupo importante en el ecosistema (Mikusinski *et al.* 2001). Sus actividades de excavación para anidar pueden favorecer la presencia de las demás especies de aves que utilizan las cavidades que realizan en los árboles. La especie de pájaro carpintero más abundante fue *Melanerpes formicivorus*, se encontró sobre todo en los sitios de más reciente corte, áreas más abiertas y donde prevalece una alta presencia de pinos y la especie realiza sus actividades de forrajeo. Aparentemente prefiere anidar en árboles muertos y ramas muertas, parecen existir limitantes demográficas y ecológicas en la selección de sitios de anidación de este anidador primario

(Hooge *et al.* 1999). Aunque *Melanerpes formicivorus* fue la especie más abundante, en tanto que *Colaptes auratus* y *Piculus rubiginosus* se observaron con poca frecuencia en los sitios de más reciente corte (4 y 1 año), con este estudio no se puede asegurar que exista un efecto negativo de la perturbación del bosque hacia las poblaciones de anidadores de cavidades primarios.

Los anidadores secundarios son un grupo de especies que utilizan aquellas cavidades que han sido abandonadas por los anidadores primarios. Ocho de estas especies fueron muy abundantes en el área de manejo forestal de Coapilla. Es probable que ya no se registraran otras especies de anidadores primarios y secundarios de acuerdo con la curva de acumulación de especies, ya que a lo largo de los meses de muestreo muy pocas especies se fueron adicionando. Tampoco se encontró una clara relación entre los anidadores de cavidades primarios y los secundarios. Quizás por problemas en el muestreo o porque en realidad no existió una relación directa entre éstos dos gremios de aves. Está documentado que la proporción de aves anidadoras de cavidades observadas en los trópicos y en los bosques húmedos de México está correlacionado con la complejidad estructural de estos bosques (Monterrubio-Rico y Escalante-Pliego 2006), probablemente porque bosques más complejos proveen una alta variedad de cavidades no excavadas, es probable que en el área de manejo forestal de este estudio, existan otros elementos del hábitat que favorecen la anidación de las especies.

Posiblemente la falta de relación entre la comunidad de excavadores y los anidadores secundarios en Coapilla podría ser explicada porque no hay una limitación de sitios de anidación en estos sitios o por la alta abundancia de unos cuantos excavadores (Monterrubio-Rico y Escalante-Pliego 2006). Otra razón podría ser que los bosques tropicales y subtropicales en Centroamérica tienen una baja densidad de árboles muertos comparado con los bosques de Norteamérica (Gibbs *et al.* 1993). Específicamente en Coapilla la presencia de árboles muertos

está limitada a sitios más viejos respecto al manejo forestal (bosque y 7 años), lo que significa que éstos sitios pueden favorecer la presencia de los pájaros carpinteros aunque sea en menor medida.

La región Neotropical típicamente tiene gran complejidad estructural, alta diversidad de especies, alta productividad, rápida descomposición de árboles muertos, mayor complejidad estructural de la comunidad y gran diversidad de tipos de nidos las cuáles pueden afectar la disponibilidad de cavidades. Es probable que las actividades de manejo forestal no permitan definir claramente si existe un efecto hacia la estructura de la red de nidos ya que podrían existir efectos negativos para aves anidadoras primarias y secundarias en sitios manejados (Deng y Gao 2005). Adicionalmente, podría haber efectos indirectos sobre las especies participantes a largo plazo. Se han documentado casos en los que la riqueza de aves decreció después del corte de árboles. Sin embargo, la respuesta entre cada gremio fue diferente, de acuerdo a su selección de hábitat, comportamiento de forrajeo, adaptabilidad a la dieta o sensibilidad a condiciones microclimáticas (Thiollay 1997).

Los nidos de pájaros carpinteros se pueden diferenciar por el tamaño de la cavidad. Por ejemplo, las cavidades que realiza *Colaptes auratus* son más grandes y rodeadas de vegetación más densa que aquellas hechas por *Melanerpes formicivorus*. Los búhos muestran preferencias por los nidos de *Colaptes*, y el género *Sialia* por los nidos de *Melanerpes* (Arsenault 2004). Un análisis a ese detalle de los ensambles entre el anidador primario y su ocupante secundario, nos permite conocer las respuestas de los anidadores a los cambios que ocurren en la cobertura forestal ocasionados por el manejo forestal.

El hecho de que los anidadores secundarios dependan de las cavidades excavadas por los primarios, provoca que tengan un menor control sobre la elección de los sitios en los cuáles tengan que anidar (Eberhard 2002). Debido a esto, se ven obligados a utilizar los sitios de anidación que prevalecen en los sitios más viejos (bosque y 7 años) para el caso de Coapilla.

No obstante, la riqueza y abundancia de los anidadores secundarios no varió fuertemente entre los cuatro sitios. Quizás porque realizan otras actividades como forrajeo en las áreas abiertas. La competencia por el recurso de anidación podría estar fuertemente limitada en los sitios en los que abundan las cavidades excavadas y no excavadas como en el bosque no manejado. Sin embargo, éste sitio es bastante pequeño lo que sugiere una mayor limitación

Las relaciones encontradas en las redes de nidos representan observaciones en periodos de tiempo largos y en áreas extensas en Norteamérica (Blanc y Walters 2008, Drever *et al.* 2008). No obstante, existen elementos importantes que sugieren una relación diferente a lo que ocurre entre los bosques manejados del Neártico y del Neotrópico. En esta última región, parece haber una disponibilidad de cavidades y árboles muertos diferentes, además que las actividades de manejo específicamente en Coapilla se han llevado a cabo en un periodo de tiempo relativamente corto (10 años).

Efectos del manejo forestal en la diversidad de aves

La riqueza de especies se ve favorecida más por los estados de desarrollo del bosque y por la diversidad de especies de árboles, en los bosques muy densos y de dosel muy cerrado decrece la riqueza de especies (Gil-Tena *et al.* 2007). Esto se debe en parte a la variedad de recursos que existen en un ambiente perturbado. Estos sitios suelen ser ocupados por especies oportunistas y generalistas. En sitios manejados, la detectabilidad puede ser mayor, ya que son áreas más abiertas.

Las especies no solo pueden diferir en un gran número de vías en su respuesta al disturbio, sino también coexistir bajo regímenes de disturbio intermedio en diferentes mecanismos fundamentales de coexistencia (Roxburgh *et al.* 2004). Los disturbios naturales son variables, no solo en su frecuencia sino también en su intensidad y extensión espacial (Denslow 1987). Estas características tienen el potencial de proveer futuras oportunidades para

que las especies se diferencien ecológicamente y por lo tanto permitir la coexistencia de más especies. Los patrones de correlación espacial y temporal pueden jugar un papel importante en la respuesta al disturbio, y ésta podría depender de las características de historia de vida de las especies y la composición de la comunidad (Moloney y Levin 1996).

De acuerdo a los datos obtenidos de las aves, pareciera que los disturbios antropogénicos tales como la tala selectiva pueden reducir la disponibilidad de cavidades con consecuencias potencialmente importantes para las poblaciones de aves anidadoras de cavidades en el Neotrópico. Las actividades humanas que modifican los bosques pueden reducir el número de cavidades disponibles para las aves anidadoras. La declinación de varias especies anidadoras de cavidades ha sido reportado en varias regiones de Sudamérica, especialmente en áreas donde las actividades humanas han reducido la cubierta forestal y la complejidad estructural (Cornelius *et al.* 2008). En el área de manejo forestal de Coapilla la complejidad estructural de los bosques se ha reducido debido al tratamiento que se le da a los sitios de manejo, tales como el aclareo y la tala selectiva, así como la eliminación de los árboles muertos.

Los pájaros carpinteros son altamente susceptibles a los cambios en el hábitat. Una razón importante es que la mayoría de éstos son dependientes de madera muerta para forrajeo y excavación de cavidades y muchas especies prefieren hábitat de bosque específicos (Adkins y Cuthbert 2002, Blanc y Walters 2008). Excluyendo la madera muerta y la preferencia de hábitats por los carpinteros, la forestería moderna tal como se practica en Coapilla, crea hábitats inadecuados para muchas especies de carpinteros y puede causar la declinación de sus poblaciones, (Virkkala 2006). En efecto, esto se nota al no encontrar sitios de anidación adecuados en los sitios de mas reciente perturbación (4 y 1 año).

En el caso del área de manejo forestal de Coapilla, la especie excavadora más abundante, *Melanerpes formicivorus*, puede usar ramas muertas, pero prefiere árboles muertos

cuando éstos están presentes (Hooge *et al.* 1999). Es por eso que se encontraron algunas cavidades en el sitio de 4 años pero realizadas en ramas muertas de los pinos y la mayor cantidad de cavidades fueron excavadas en los sitios como el bosque y 7 años.

Otra condición que es necesaria para la excavación de cavidades es el estado de descomposición del árbol (Schepps *et al.* 1999), ya que puede ser duro o suave. La mayor parte de los árboles encontrados en el área de manejo forestal de Coapilla corresponden a pinos suaves que se encontraron con mayor presencia en el sitio de 7 años. Sin embargo, ésta variable no parece asociarse de manera clara a la presencia de anidadores primarios o secundarios. En los sitios en donde se encuentran éstas características del hábitat (bosque y 7 años) no se registraron especies o muy pocas de aves anidadoras.

La riqueza y abundancia de anidadores primarios y secundarios aumentó directamente con el gradiente de perturbación, mientras que el número de árboles muertos disminuyó con este gradiente. Las actividades de forrajeo de las especies anidadoras de cavidades las realizan principalmente en las áreas de manejo de más reciente corte, ya que en éstos sitios fueron observadas con mayor frecuencia. Esto sugiere que sitios como el bosque y 7 años es donde se encuentran las cavidades y realizan sus actividades de anidación.

Por otro lado, la cantidad de cavidades que existen en los sitios más viejos fue mayor que en los sitios de reciente corte. Esto podría indicar que la recuperación del bosque gradualmente va adquiriendo los componentes necesarios para que pueda existir una diversidad de aves mayor, como fue el caso del sitio de 7 años. Sin embargo, las actividades de manejo forestal con los tratamientos que se realiza en Coapilla, no permiten la presencia de árboles muertos lo que conlleva a que transcurra un lapso de tiempo necesario para que éste proceso natural se lleve a cabo.

Existieron otras características del hábitat que se relacionaron con la riqueza y abundancia de los excavadores. La altura del dosel está muy asociada con los anidadores

primarios, los excavadores prevalecen en los sitios donde el dosel es un más bajo. Es decir, en los sitios donde se ha cortado recientemente. Por otro lado, este grupo también prevalece en los sitios donde el diámetro de los árboles se mantiene constante debido al manejo, y es menos probable encontrarlos en sitios como el bosque donde existe una riqueza mayor de plantas de distinto diámetro. Esto nos indica los requerimientos de éstas especies que prefieren las áreas abiertas, donde la presencia de pinos es mayor, contrario a lo que prevalece en los bosques manejados del Neártico, donde muchas especies se asocian más a árboles viejos o muertos y de diámetros muy grandes (Conner y Rudolph 1991, Renken y Wiggers 1993).

En los anidadores secundarios no fue tan clara la relación con las variables del hábitat, debido a que suelen estar presentes en todos los sitios en muy poca abundancia. En cuanto al resto de las especies de aves que no anidan en cavidades, las variables ambientales que se asocian fueron prácticamente las mismas que si analizáramos al total de la comunidad. Estas variables del hábitat son la humedad, la cobertura del dosel y el diámetro de los árboles. Estas variables corresponden claramente a la variación que hay entre los sitios manejados con respecto al bosque. Este último tiene un dosel más cerrado, mayor humedad y variación en el diámetro de los árboles.

De esta manera, el manejo sustentable de los bosques podría contribuir a crear y mantener ecosistemas que proporcionen una alta diversidad estructural y de especies vegetales. Determinar la intensidad del disturbio antropogénico es crucial para mantener la biodiversidad de los bosques y para seleccionar áreas de alto valor para la conservación (Scarascia-Mugnozza *et al.* 2000). Por esto, el manejo forestal que se realiza en Coapilla podría enfocarse en mantener varias especies de árboles de todas las tallas y clases de edades, y eso resultaría en una alta diversidad estructural y de especies donde múltiples agentes de disturbio crearían sitios de anidación y forrajeo (Mahon *et al.* 2008). No obstante, el manejo que actualmente se realiza involucra una serie de tratamientos anuales y crea un mosaico de

distintos niveles de perturbación, lo que a su vez está generando una matriz que simula la dinámica natural de disturbio y que podría mantener los requerimientos de anidación de la mayoría de las especies anidadoras de cavidades. También se puede conservar bloques de grandes áreas y continuas de bosques primarios y fragmentos de bosque extensivos para la conservación de las aves tropicales, muchas de las cuáles son capaces de usar hábitats modificados de manera intermitente (Sodhi *et al.* 2008).

Por otro lado, la presencia de anidadores de cavidades está limitada por factores tales como la disponibilidad de sitios de anidación, estructura de la vegetación y competencia intraespecífica (Holt y Martin 1997). En consecuencia, la adición de sitios de anidación en bosques manejados como se realiza en bosques de Norteamérica, no necesariamente resultará en un incremento global de todos los anidadores de cavidades. Por tal motivo, un paso esencial es delimitar los requerimientos de las especies que anidan en cavidades de Coapilla. Futuros estudios deben de abordar la caracterización de los sitios de anidación y el ensamble entre las especies excavadoras frente a las no excavadoras.

Los anidadores primarios en el área de manejo forestal, se asociaron más a los sitios manejados en cuanto a su riqueza y abundancia. Sin embargo, la presencia de árboles muertos en áreas de reciente corte que el manejo forestal elimina, favorecería la realización de cavidades por parte de los excavadores, lo que a su vez generaría mayor disponibilidad para las especies anidadoras de cavidades secundarias y redundaría en componentes del hábitat que promuevan la diversidad de la comunidad de aves.

CONCLUSIONES

El manejo forestal que se realiza en Coapilla, provoca un disturbio que promueve la interacción de distintos elementos del hábitat que a su vez se reflejan en diferencias en cuanto a la riqueza de especies, abundancia de individuos y diversidad de aves. Estas variaciones se reflejan de manera distinta de acuerdo al parámetro de las aves que se elija. No obstante, se registró una marcada diferencia en los sitios manejados contra el sitio no manejado (bosque). Éste último, principalmente, posee elementos estructurales como mayor cobertura vegetal, mayor diversidad de plantas, menor temperatura y variación del diámetro de los árboles y presentó los parámetros de diversidad de aves más bajos.

Los sitios manejados presentaron mayor uniformidad en cuanto a diámetros y presencia de pinos. Esto se refleja en la variación en la comunidad de aves, el bosque tuvo los valores más bajos de diversidad de aves. La alta riqueza y abundancia de aves en los sitios manejados nos proporcionó una idea de que el disturbio explicó la variación en la diversidad. A una escala local como la de Coapilla, parece soportar la hipótesis del disturbio intermedio, pero es importante tomar en cuenta la matriz que rodea el área de manejo, ya que prevalece un gradiente variable de estadios sucesionales que generan varios recursos para las aves.

No fue tan clara la estructura hipotética de la red de nidos en el área de manejo forestal de Coapilla. Existieron elementos del hábitat que se relacionaron con la presencia de excavadores de cavidades, como es la presencia de árboles muertos que el manejo forestal elimina. Éstos árboles muertos solo se encontraron en el bosque y en el sitio de 7 años, en su mayoría fueron árboles en alto grado de descomposición y con alta presencia de cavidades.

Los resultados indicaron que la especie más abundante fue *Melanerpes formicivorus*, un anidador primario que fue encontrado en mayor abundancia en los sitios de más reciente corte al igual que el resto de los anidadores primarios. Mientras que los anidadores secundarios no varían entre los sitios. El total de la comunidad de aves se asoció con las diferencias que

existen entre los sitios principalmente con el diámetro de los árboles y con las diferencias climáticas.

Los anidadores primarios se asociaron con las variables del hábitat de los sitios más abiertos con menor altura de dosel y con diámetros más uniformes. Sin embargo, las cavidades de anidación y los árboles muertos se encontraron en los sitios más viejos, razón por la cual el manejo forestal de Coapilla podría enfocarse en mantener estos elementos en los sitios de más reciente corte y así evitar la competencia dentro del bosque por los recursos de anidación. Lo cual redundaría en hábitat más heterogéneo con recursos que promoverán la diversidad de aves.

La perturbación del manejo forestal afecta directamente a las cavidades de anidación, ya que éstas decrecen conforme aumenta la perturbación. Esto a su vez incide directamente en las aves anidadoras de cavidades secundarias, aunque la relación no fue clara en presente estudio. Se observó una variación de los parámetros de las aves en los sitios de estudio, lo que sugiere una respuesta diferencial a la perturbación.

LITERATURA CITADA

- Adkins, C., y F. J. Cuthbert. 2002. Influence of surrounding vegetation on woodpecker nest tree selection in oak forest of the Upper Midwest, USA. *Forest Ecology and Management* 179:523-534.
- Aitken, K. E., K. L. Wiebe y K. Martin. 2002. Nest-site reuse patterns for a cavity-nesting bird community in interior British Columbia. *Auk* 119:391-402.
- Aitken, K. E., y K. Martin. 2008. Resource selection plasticity and community responses to experimental reduction of a critical resource. *Ecology* 89:971–980.
- Arsenault, D. P. 2004. Differentiating nest sites of primary and secondary cavity-nesting birds in New Mexico. *Journal of Field Ornithology* 75:257-265.
- Askins, R. A. 1983. Foraging ecology of temperate-zone and tropical woodpeckers. *Ecology* 64:945-956.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess, D. A. Hill, y S. Mustoe. 2000. *Bird Census Techniques*. Academic Press, London, UK.
- Blanc, L. A., y J. R. Walters. 2008. Cavity-nest webs in a longleaf pine ecosystem. *The Condor* 110:80-92.
- Boutin, S., y D. Hebert. 2002. Landscape ecology and forest management: developing an effective partnership. *Ecological Applications* 12:390-397.
- Bradford, D. F., S. E. Franson, G. R. Miller, A. C. Neale, G. E. Canterbury, y D. T. Heggem. 1998. Bird species assemblages as indicators of biological integrity in Great Basin rangeland. *Environmental Monitoring and Assessment* 49:1-22.
- Brown, K., y J. Gurevitch. 2004. Long-term impacts of logging forest diversity in Madagascar. *Ecology* 101:6045-6049.

- Bull, E. L., N. Nielsen-Pincus, B. Wales y J. L. Hayes. 2007. The influence of disturbance events on pileated woodpeckers in Northeastern Oregon. *Forest Ecology and Management* 243:320–329.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 7.5. Persisten URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Connell, J. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Conner, R., y D. C. Rudolph. 1991. Forest habitat loss, fragmentation, and red-cockaded woodpecker populations. *Wilson Bulletin* 103: 446-457.
- Conner, R., y D. C. Rudolph. 1995. Red-cockaded woodpecker population trends and management on Texas National forests. *Journal Field Ornithology* 66:140-151.
- Conner, R., D. Saenz, D. C. Rudolph y R. N. Coulson. 1998. Southern pine beetle-induced mortality of pines with natural and artificial red-cockaded woodpecker cavities in Texas. *Wilson Bulletin* 110:100-109.
- Conner, R., C. Rudolph, R. Schaefer, D. Saenz y C. E. Shackelford. 1999. Relationships among red-cockaded woodpecker group density, nestling provisioning rates, and habitat. *Wilson Bulletin* 111:494-498.
- Cornelius, C., K. Cockle, N. Politi, I. Berkunsky, L. Sandoval, V. Ojeda, L. Rivera, M. Hunter y K. Martin. 2008. Cavity-nesting birds in neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitología Neotropical* 19:253–268.
- Cornell, H. V., y J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61:1-12.
- De la Montaña, E., J. M. Rey-Benayas y L. M. Carrascal. 2006. Response of bird communities to silvicultural thinning of Mediterranean maquis. *Journal of Applied Ecology* 43:651-659.

- DeFries, R., A. Hansen, B. L. Turner, R. Reid, y J. Liu. 2007. Land use change around protected areas: management to balance human needs and ecological function. *Ecological Applications* 17: 1031-1038.
- Deng, W. H., y W. Gao. 2005. Edge effects on nesting success of cavity-nesting birds in fragmented forests. *Biological Conservation* 126:363-370.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- Donovan, T. M., P. W. Jones, E. M. Annand, y F. R. Thompson III. 1997. Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology* 78:2064–2075.
- Drever, M., K. Aitken, A. Norris y K. Martin. 2008. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. *Biological Conservation* 141:624–634.
- Eberhard, J. R. 2002. Cavity adoption and the evolution of coloniality in cavity-nesting birds. *The Condor* 104:240-247.
- Feinsinger, P., W. H. Busby, K. G. Murray, J. M. Beach, W. Z. Pounds, y Y. B. Linhart. 1988. Mixed support for spatial heterogeneity in species interactions: hummingbirds in a tropical disturbance mosaic. *The American Naturalist*. 131:33-57.
- Feeley, K. J., y J. W. Terborgh. 2008. Direct versus indirect effects of habitat reduction on the loss of avian species from tropical forest fragments. *Animal Conservation* 11:353-360.
- Gibbs, J. P., Hunter Jr., M. L. y S. M. Melvin. 1993. Snag availability and communities of cavity nesting birds in tropical versus temperate forests. *Biotropica* 25:236–240.
- Gil-Tena, A., S. Saura y L. Brotons. 2007. Effects of forest composition and structure on bird species richness in a Mediterranean context: Implications for forest ecosystem management. *Forest Ecology and Management* 242:470-476.
- González, M. A. 2007. Plan participativo del municipio de Coapilla para la integración de criterios de conservación de la biodiversidad. Reporte final. Chiapas, México. 30 p.

- Gram, W., P. A. Porneluzi, R. Clawson, J. Faaborg y S. C. Richter. 2003. Effects of experimental forest management on density and nesting success of bird species in Missouri Ozark Forests. *Conservation Biology* 17:1324–1337.
- Halfpter, G., C. E. Moreno, y E. O. Pineda. 2001. Manual para la evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biósfera. M&T- Manuales y Tesis SEA, Volumen 4. Zaragoza. España. 80 pp.
- Heltzel, J. M. y P. L. Leberg. 2006. Effects of Selective Logging on Breeding Bird Communities in Bottomland Hardwood Forests in Louisiana. *The Journal of Wildlife Management* 70:1416-1424.
- Hill, D., D. Hockin, D. Price, G. Tucker, R. Morris, y J. Treweek. 1997. Bird disturbance: improving the quality and utility of disturbance research. *Journal of Applied Ecology* 34:275-288.
- Holt, R. F. y K. Martin. 1997. Landscape modification and patch selection: The demography of two secondary cavity nesters colonizing clearcuts. *The Auk* 114:443-455.
- Hooge, P. N., M. T. Stanback, y W. D. Koenig. 1999. Nest-site selection in the Acorn Woodpecker. *The Auk* 116:45-54.
- Hooper, D.U., F. S. Chapin III, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D.M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, y D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*. 75:3 -35.
- Horn, J. C. 1984. Short-term changes in bird communities after clearcutting in western North Carolina. *Wilson Bulletin* 96:684-689.
- Hutto, R., S. Pletschet y P. Hendricks. 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *The Auk* 103:593-602.

- Jiménez-Valverde, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. 1576:151-157.
- Johnson, M. D. 2007. Measuring habitat quality: a review. *The Condor* 109:489–504.
- Jordano, P., C. García, J. A. Godoy, y J. L. García-Castaño. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:3278-3282.
- Kappes, J. J. y J. M. Davis. 2008. Evidence of positive indirect effects within a community of cavity-nesting vertebrates. *The Condor* 110:441-449.
- Kristan, W. B. 2007. Expected effects of correlated habitat variables on habitat quality and bird distribution. *The Condor* 109:505–515.
- Kristan, W., M. Johnson y J. Rotenberry. 2007. Choices and consequences of habitat selection for birds. *The Condor* 109:485–488.
- Laiolo, P., E. Caprio y A. Rolando. 2004. Can forest management have season-dependent effects on bird diversity? *Biodiversity and Conservation* 13:1925–1941.
- Lee, D. y S. J. Marsden. 2008. Adjusting count period strategies to improve the accuracy of forest bird abundance estimates from point transect distance sampling surveys. *Ibis* 150:315-325.
- Lindenmayer, D. y J. F. Franklin. 1997. Managing stand structure as part of ecologically sustainable forest management in Australian Mountain Ash forest. *Conservation Biology* 11:1053-1068.
- Lindenmayer, D. B., C. R. Margules, y D. B. Botkin. 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology* 14:941-950.

- Loya, D. T. y E. S. Jules. 2008. Use of species richness estimators improves evaluation of understory plant response to logging: a study of redwood forest. *Plant Ecology* 194:179-194.
- Magurran, A. E. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Ediciones Vedral. Barcelona, España. 200 p.
- Mahon, C. L., J. D. Steventon, y K. Martin. 2008. Cavity and bark nesting bird response to partial cutting in Northern conifer forests. *Forest Ecology and Management* 256:2145-2153.
- Martin, K., y J. Eadie. 1999. Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *Forest Ecology and Management* 115:243-257.
- Martin, K., K. E. Aitken, y K. L. Wiebe. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *The Condor* 106:5-19.
- McGarigal, K., S. Cushman y S. Stafford. 2000. *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. Springer-Verlag. USA. 283 p.
- Mendoza, M. A. 1983. *Conceptos básicos de manejo forestal*. 1ª edición. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 118 p.
- Mikusinski, G., M. Gromadzki, y P. Chylarecki. 2001. Woodpeckers as indicators of forest bird diversity. *Conservation Biology*. 15:208-217.
- Monterrubio-Rico, T. C. y P. Escalante-Pliego. 2006. Richness, distribution and conservation status of cavity nesting birds in Mexico. *Biological Conservation* 128:67-78.
- Molino, J. y D. Sabatier. 2001. Tree diversity in tropical rain forest: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294:1702-1704.
- Moloney, K. A. y Levin S. A. 1996. The effects of disturbance architecture on landscape-level population dynamics. *Ecology* 77(2):375-394.

- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T- Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza. España. 84 pp.
- Morgan K., A. Hetherington y S. Wetmore. 1985. The effects of forest management on birds communities of the coastal islands of southern British Columbia: problem analysis. Research Branch, Ministry of forests. WHR-19. Victoria, B.C. Canadá.
- Mülleried, F. J. G. 1957. Geología de Chiapas. Gobierno Constitucional del Estado de Chiapas. México D. F. 180 p.
- O'Connell, T. J., L. E. Jackson, y Brooks, R. P. 2000. Bird guilds as indicators of ecological condition in the central Appalachians. *Ecological Applications*. 10(6):1706-1721.
- Renken, R. y E. P. Wiggers. 1993. Habitat characteristics related to pileated woodpecker densities in Missouri. *Wilson Bulletin* 105:77-83.
- Rudolph C. y R. N. Conner. 1991. Cavity tree selection by red-cockaded woodpeckers in relation to tree age. *Wilson Bulletin* 103:458-467.
- Roxburgh, S. H., K. Shea, y J. B. Wilson. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85(2):359-371.
- SAS Institute. 2008. JMP Statistical Discovery Software. Versión 5.1. USA.
- Scarascia-Mugnozza, G., H. Oswald, P. Piussu, y K. Radoglou. 2000. Forest of the Mediterranean regions: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 132:97-109.
- Schemske, D.W., y N. Brokaw. 1981. Treefalls, and the distribution of understory birds in a tropical forest. *Ecology* 62, 938±45.
- Schepps, J., S. Lohr y T. E. Martin. 1999. Does tree hardness influence nest-tree selection by primary cavity nesters? *The Auk* 116:658-665.
- Schluter, D., y R.E. Ricklefs. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. Pp. 1-10. En Ricklefs, R.E., y D. Schluter (Eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*.

- Historical and Geographical Perspective. The University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Schmiegelow, F. K., y M. Mönkkonen. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscape: avian perspectives from the boreal forest. *Ecology Applied* 12: 375-389.
- Sharitz, R. R., L. R. Boring, D. Van Lear y J. E. Pinder. 1992. Integrating ecological concepts with natural resource management of southern forest. *Ecological Applications* 2(3):226-237.
- Sodhi, N. S., M. R. Posa, T. T. Ming, y I. G. Warkentin. 2008. Effects of disturbance or loss of tropical rainforest on birds. *The Auk* 125(3):511-519.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Tabachnick, B., y L. S. Fidell. 2001. Using multivariate statistics. Cuarta edición. Allin y Bacon. USA. 966 p.
- Temple S. A., y J. A. Wiens. 1989. Bird populations and environmental changes: can birds be bio-indicators?. *American Birds* 43(2):260-270.
- Tilman, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405:208-211.
- Thiollay, J. 1997. Disturbance, selective logging and bird diversity: a Neotropical forest study. *Biodiversity and Conservation* 6:1155-1173.
- Thomlinson, J. R. 1995. Landscape characteristics associated with active and abandoned red-cockaded woodpecker clusters in east Texas. *Wilson Bulletin* 107:603-614.
- Townsend, C. R., M. R. Scarsbrook, y S. Dolédec. 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology Oceanography* 42(2):938-949.
- Virkkala, R. 2006. Why study woodpeckers? The significance of woodpeckers in forest ecosystems. *Ann. Zool. Fennici* 43:82-85.

- Warren, T., M. Betts, y A. W. Diamond. 2005. The influence of local habitat and landscape composition on cavity-nesting birds in a forested mosaic. *Forest Ecology and Management* 214:331–343.
- Walter, S. T., y C. C. Maguire. 2005. Snags, cavity-nesting birds, and silvicultural treatments in western Oregon. *Journal of Wildlife Management* 69(4):1578-1591.
- Waterhouse, M., y H. Armleder. 2007. Forest bird response to partial cutting in lodgepole pine forests on caribou winter range in west-central British Columbia. *BC Journal of Ecosystems and Management* 8:75-90.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities. Foundations and patterns. Volume 1.* Cambridge University Press. Gran Bretaña. 539 p.
- Wunderle, J. M., A. Díaz, I. Velásquez, y R. Sharron. 1987. Forest openings and the distribution of understory birds in a Puerto Rican rain forest. *The Wilson Bulletin* 99:22-37.
- Yahner, R. 1997. Long-term dynamics of bird communities in a managed forested landscape. *Wilson Bulletin* 109:595-613.

APENDICE 1. Lista de especies de aves registradas en el área de manejo forestal de Coapilla, Chiapas. La lista de especies está en orden de AOU (2008).

Orden	Familia	Género	Especie	Bosque 7 años	4 años	1 año
	Cracidae	<i>Penelopina</i>	<i>nigra</i>	x		
	Odontophoridae	<i>Colinus</i>	<i>virginianus</i>		x	x
FALCONIFORMES	Accipitridae	<i>Buteo</i>	<i>albonotatus</i>		x	
COLUMBIFORMES	Columbidae	<i>Patagioenas</i>	<i>flavirostris</i>	x	x	x
		<i>Patagioenas</i>	<i>fasciata</i>	x	x	x
		<i>Zenaida</i>	<i>asiatica</i>	x	x	x
		<i>Leptotila</i>	<i>verreauxi</i>		x	
PSITTACIFORMES	Psittacidae	<i>Amazona</i>	<i>albifrons</i>	x	x	x
CUCULIFORMES	Cuculidae	<i>Piaya</i>	<i>cayana</i>	x	x	x
STRIGIFORMES	Strigidae	<i>Glaucidium</i>	<i>gnoma</i>			x
APODIFORMES	Trochilidae	<i>Hylocharis</i>	<i>leucotis</i>	x	x	x
		<i>Amazilia</i>	<i>cycanocephala</i>		x	
		<i>Eugenes</i>	<i>fulgens</i>	x	x	x
TROGONIFORMES	Trogonidae	<i>Trogon</i>	<i>mexicanus</i>	x	x	x
PICIFORMES	Ramphastidae	<i>Aulacorhynchus</i>	<i>prasinus</i>		x	
	Picidae	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	x	x	x
		<i>Picoides</i>	<i>villosus</i>			x
		<i>Piculus</i>	<i>rubiginosus</i>			x
		<i>Colaptes</i>	<i>auratus</i>		x	x
PASSERIFORMES	Furnariidae	<i>Sittasomus</i>	<i>griseicapillus</i>		x	
		<i>Lepidocolaptes</i>	<i>souleyetii</i>	x		

	<i>Lepidocolaptes</i>	<i>affinis</i>					X
Thamnophilidae	<i>Thamnophilus</i>	<i>doliatus</i>					X
Tyrannidae	<i>Contopus</i>	<i>pertinax</i>				X	X
	<i>Contopus</i>	<i>virens</i>				X	X
	<i>Empidonax</i>	<i>flavescens</i>	X			X	
	<i>Megarynchus</i>	<i>pitangua</i>			X	X	X
	<i>Myiodynastes</i>	<i>luteiventris</i>			X	X	
	<i>Tyrannus</i>	<i>crassirostris</i>					X
	<i>Pachyramphus</i>	<i>aglaiae</i>			X	X	X
Vireonidae	<i>Vireo</i>	<i>solitarius</i>					X
	<i>Vireo</i>	<i>flavoviridis</i>			X		X
	<i>Cyclarhis</i>	<i>gujanensis</i>				X	
Corvidae	<i>Cyanocitta</i>	<i>stelleri</i>				X	X
	<i>Cyanocorax</i>	<i>yncas</i>	X	X		X	X
	<i>Cyanocorax</i>	<i>morio</i>				X	
	<i>Cyanolyca</i>	<i>cucullata</i>			X		
Troglodytidae	<i>Campylorhynchus</i>	<i>zonatus</i>			X	X	X
	<i>Thryothorus</i>	<i>maculipectus</i>	X	X			
	<i>Troglodytes</i>	<i>aedon</i>			X	X	X
Turdidae	<i>Sialia</i>	<i>sialis</i>					X
	<i>Myadestes</i>	<i>unicolor</i>	X	X		X	
	<i>Catharus</i>	<i>aurantiiostris</i>			X		
	<i>Catharus</i>	<i>ustulatus</i>			X		
	<i>Turdus</i>	<i>grayi</i>	X			X	X
	<i>Turdus</i>	<i>rufitorques</i>	X	X		X	X
Parulidae	<i>Vermivora</i>	<i>ruficapilla</i>				X	X
	<i>Dendroica</i>	<i>virens</i>	X	X		X	X
	<i>Dendroica</i>	<i>townsendi</i>			X		X
	<i>Mniotilta</i>	<i>varia</i>			X		X
	<i>Wilsonia</i>	<i>pusilla</i>	X	X		X	X
	<i>Myioborus</i>	<i>miniatus</i>	X	X		X	
	<i>Basileuterus</i>	<i>rufifrons</i>	X	X			
Thraupidae	<i>Piranga</i>	<i>bidentata</i>			X		X
Emberizidae	<i>Sporophila</i>	<i>torqueola</i>				X	
	<i>Atlapetes</i>	<i>albinucha</i>			X		
	<i>Aimophila</i>	<i>rufescens</i>				X	X
Cardinalidae	<i>Saltator</i>	<i>atriceps</i>				X	
	<i>Pheucticus</i>	<i>chrysopeplus</i>					X
Icteridae							

<i>Dives</i>	<i>dives</i>	x		
<i>Molothrus</i>	<i>aeneus</i>		x	x
<i>Icterus</i>	<i>wagleri</i>			x