



# El Colegio de la Frontera Sur

Gremios tróficos aviares en tres condiciones diferentes de cobertura vegetal selvática, al sureste de Chiapas, México

TESIS

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

Con orientación en Manejo y Conservación de Recursos Naturales

por

Eliasaf Caheri López Muñoz

2021



# El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, 26 de agosto de 2021.

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

Eliasaf Caheri López Muñoz

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada:

Gremios tróficos aviáres en tres condiciones diferentes de cobertura vegetal selvática, al sureste de Chiapas, México

Para obtener el grado de **Maestro (a) en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

	Nombre	Firma
Directora	<u>Dra. Paula L. Enríquez Rocha</u>	_____
Asesor	<u>Dr. José Luis Rangel Salazar</u>	_____
Asesor	<u>Dr. Rémy Benoit Marie Vandame</u>	_____
Asesor	<u>M. en C. Jorge Castellanos Albores</u>	_____
Sinodal adicional	<u>M. en C. José Raúl Vázquez Pérez</u>	_____
Sinodal adicional	<u>Dr. Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez</u>	_____
Sinodal suplente	<u>Dr. Eduardo Jorge Naranjo Piñera</u>	_____

## Dedicatoria:

- **Al personal médico** acaecido durante la actual pandemia, las verdaderas heroínas y los verdaderos héroes sin capa.
- **A las(os) biólogas(os), ecologistas, naturalistas y defensoras(es) de la tierra**, quienes han sido cobardemente asesinadas(os) por la defensa de nuestros ecosistemas, de nuestra diversidad biológica y de nuestros recursos naturales.
- A mis abuelos maternos: **M. G. Leonor Valdez Peralta** y **J. S. Elías Muñoz Medina** y a mis abuelos paternos: **Amelia Escamilla Medina** y **José de la Luz López Rodríguez** (q. e. p. d.), por todo el aprendizaje, por su cariño incondicional y por siempre haber estado pendiente de mi hermana, de mi hermano y de mí.
- A mis **tías-abuelas, tíos-abuelos, tías, tíos, primas, primos**, quienes se han adelantado en este camino llamado vida y a quienes seguimos recordando con mucho cariño.
- A mi mamá: **María Soledad Muñoz Valdez** y a mi papá: **José Juan López Escamilla** quienes, en todo momento y bajo cualquier circunstancia, me han alentado y apoyado para cumplir con mis metas.
- A mi superheroína, mejor amiga y modelo a seguir: **Patricia A. López Muñoz** y a mis dos superhéroes, mejores amigos y modelos a seguir: **Adrián Arreguin Muñoz** y **J. Yoali López Muñoz**, junto a ustedes no existe batalla que no se pueda ganar o meta inalcanzable.
- A mis tías: **J. Rosa María López E., María del Refugio López E., Leticia Muñoz V., Irene Muñoz V., Maricela Muñoz V.,** y, **Guadalupe Muñoz V.** A mis tíos: **J. Francisco López E., Arturo L. López E., J. Eduardo López E.,** y, **Arturo Muñoz V.,** por su apoyo incondicional, por sus palabras de aliento, por sus enseñanzas, por ser ejemplares y, sobre todo, por ser quienes son. No pude haber deseado mejores tías y tíos que ustedes.

## **Agradecimientos:**

- A la **Dra. Paula L. Enríquez Rocha**, por su compromiso, por su dedicación, por su paciencia, por su tiempo incondicional, por su confianza, por su apoyo emocional y económico brindando durante este proceso. Sin su ayuda este logro no hubiese sido posible: ¡Muchas gracias Dra! Es un ejemplo en todos los sentidos.
- A los miembros del comité tutorial: **M. en C. Jorge Castellanos Albores, Dr. José Luis Rangel Salazar** y **Dr. Rémy B. Marie Vandame**, por su valioso tiempo, por sus acertadas sugerencias y por acompañarme durante esta etapa profesional.
- Al **M. en C. Francisco Hernández Morales**, al **M. en C.** (y próximamente Dr.) **José Raúl Vázquez Pérez**, y al **Dr. Romeo A. Saldaña Vázquez**, por enseñarme los diferentes técnicas estadísticas utilizadas para este proyecto y por su inigualable amistad.
- Al **M. en C. José Raúl Vázquez Pérez** por la elaboración del mapa.
- A mis sinodales lectores: **M. en C. José Raúl Vázquez Pérez, Dr. Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez** y **Dr. Eduardo Jorge Naranjo Piñera**, por su valioso tiempo, por las acertadas observaciones realizadas al presente escrito, por ser excelentes maestros, por su sencillez y por su valiosa amistad.
- Al **M. en C. Jorge Castellanos Albores** por sus ideas en la parte estadística y por el préstamo del equipo utilizado en campo.
- A **las y los pobladores del ejido Reforma Agraria** (también conocido como “**Las Guacamayas**”), quienes me brindaron todas las comodidades para realizar el trabajo de campo y por permitirme conocer el paraíso al que ustedes llaman hogar.
- Al comisariado ejidal **Sr. Emilio Hernández**, por su confianza, por su buena disposición y por otorgarme los permisos para ingresar al ejido **Reforma Agraria**.
- Al **Sr. Rodrigo Ramírez Castro**, por fungir como guía, por la ayuda en la identificación de las plantas y, sobre todo, por su invaluable amistad.
- A la **Sra. María Ana Manuel Victorino** y **su familia**, por su sincera amistad, por sus palabras de aliento, por abrirme las puertas de su casa y por toda la confianza.

- A la familia **Hernández-Marcelino**, por todas las atenciones otorgadas durante la estancia de campo y por su sincera amistad.
- A todas(os) las(os) M. en C. y futuras(os) M. en C. de la generación 2019-2020: **Alán R. Zepahua, Ana C. Ruíz, Ana L. Suárez, A. Karen Montejo, Andrea Serrano, Carolina Ortiz, Chahim C. Huet, Claudia E. Tovilla, Daniela Pinedo, David E. Ucan, Flor A. Gutiérrez, F. Darío Cerdio, Jennifer A. Guerrero, Gisela Segura, Jorge A. Rodríguez, J. Camilo Saavedra, M. Cristina Solano, M. del Coral Rosas, M. Guadalupe Penagos, M. Paula González, Mayra Romero, Miguel A. Romero, Miriam I. Linares, Nancy A. Farías, Rusell Sántiz, Suzanne Veldhuis, Tatiana (Tata) Y. Cuenca, Viridiana Jiménez** y por último pero, no menos importante **Yanet E. Aguilar**, de quienes aprendí la existencia de otros mundos a través de sus palabras y vivencias. Espero con ansias aquel día en que nuestros caminos vuelvan a conectarse y convivir como lo hicimos.
- Al **Dr. E. Jorge Naranjo Piñera**, al **Dr. Darío A. Navarrete Gutiérrez**, a la **Dra. Ligia G. Esparza Olguín**, a la **Dra. M. Lorena Soto Pinto** y al **Dr. P. Antonio Macario Mendoza**, quienes con esfuerzo, pasión y paciencia nos transmitieron sus conocimientos en las materias optativas, ¡muchas gracias a cada una(o) de ustedes!
- Al **Dr. Darío A. Navarrete Gutiérrez**, por exigirme sacar la mejor versión de mí, por sus enseñanzas, por su tiempo, por su confianza, por sus orientaciones dentro y fuera de la Academia, por los gratos momentos de carcajadas, y por su entrañable amistad. No tengo duda que la Academia se beneficiaría de contar con más maestros como usted.
- A la **Dra. M. Lorena Soto Pinto**, por su clase tan amena, por exponer otras realidades y por mostrarme el camino hacia el Budismo.
- A mis amigas(os) dentro y fuera del ECOSUR: **Daniel Ferreyra, Elisa Maya E., Francisco Pineda H., Fredy A. Falconi B., Gustavo Ramón L., Irving Chávez, Iván Briseño H., José D. Cú, L. Omar Aguilera, Luis Molina G., Luis Osuna, Nancy Cervantes, Reyna Alvarado V., Rodolfo Castro "III", Rosario Ortega M. Rubén A. Carbajal M., Virginia Segura.**
- Al personal administrativo del posgrado: **MDS. Susana G. Carpio M. y Mercedes del R. Castro P.**, y al personal no administrativo: Don **Manuel** y Sra. **Marcela**, por su valiosa ayuda en las diferentes etapas del posgrado.
- Al personal bibliotecario: **Mercedes Guadarrama Olivera, Nancy Zamora Placencia y Hermilio Cruz García**, por las facilidades otorgadas, por las asesorías y por su buena disposición.

- A **todas y todos** quienes colaboraron de alguna manera u otra para llevar este proyecto a buen puerto.
- Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)**, por el apoyo económico para realizar el estudio de posgrado (Beca No. 734982).

“Nunca sabes cuan fuerte eres, hasta que ser fuerte es la única elección que tienes. Y cuando esto sucede, eres intocable”

- **Chuck Palahniuk**



Foto: Wallpaper Access

## Tabla de contenido

<b>Resumen</b> .....	<b>1</b>
<b>CAPÍTULO 1</b> .....	<b>2</b>
INTRODUCCIÓN .....	3
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	<b>12</b>
INTRODUCCIÓN .....	15
MATERIALES Y MÉTODOS .....	17
DISCUSIÓN .....	24
LITERATURA CITADA.....	33
<b>CAPÍTULO 3</b> .....	<b>55</b>
<b>Conclusiones generales</b> .....	56
LITERATURA CITADA.....	60
<b>Anexo 1</b> .....	67
<b>Anexo 2</b> .....	74
<b>Anexo 3.</b> .....	81
<b>Anexo 4.</b> .....	82
<b>Anexo 5</b> .....	83

## Resumen

El crecimiento de la frontera agrícola-pecuaria ha dado como resultado que se acelere la deforestación y la fragmentación de selvas, bosques y otras asociaciones vegetales. Estos cambios ambientales no pasan desapercibidos para las comunidades faunísticas presentes, como las aves. Una manera confiable de conocer las posibles afectaciones antropogénicas en los ecosistemas es a través del análisis de los gremios tróficos aviáres, ya que los cambios en la estructura y composición de la vegetación condicionan la presencia de los distintos gremios tróficos. El propósito del presente estudio fue analizar las variaciones en la riqueza, abundancia y composición de los gremios tróficos aviáres en tres diferentes condiciones de cobertura vegetal (selva con regeneración SCR, ecotonos ECO, y un poblado POB), en una región de la selva Lacandona, Chiapas, México. El muestreo se realizó durante cuatro meses del 2020, donde se recorrieron seis transectos de aproximadamente 2 km de longitud cada uno. En total registramos 6526 individuos, pertenecientes a 201 especies de aves. El ECO presentó la mayor riqueza de aves con 155 especies, seguido por la SCR (104 especies) y el POB (101 especies). Sin embargo, la abundancia de individuos fue mayor en el POB (2661 individuos) con respecto a los otros dos sitios. Las comunidades avifaunísticas del POB y del ECO fueron más parecidas entre sí. El número de gremios tróficos fue mayor en el ECO. En general, los insectívoros tuvieron una buena representatividad en la SCR. Los granívoros y frugívoros estuvieron relacionados con los espacios abiertos (POB) y semiabiertos (ECO). Los nectarívoros se observaron con mayor frecuencia en el POB. La deforestación y la fragmentación reducen el espacio físico de los ecosistemas y también alteran la disponibilidad de alimento para las aves, lo que influye en la composición de los gremios tróficos.

**Palabras claves:** Asociaciones vegetales; avifauna; conservación; recursos alimenticios; selva Lacandona

# CAPÍTULO 1

## INTRODUCCIÓN

En décadas recientes el ser humano ha modificado con mayor intensidad y velocidad la estructura, la composición y la extensión de los bosques, selvas y otras asociaciones vegetales. Dichas alteraciones ambientales son atribuidas a la ampliación de la frontera agrícola-pecuaria (Raman et al. 1998). Quizá uno de los ejemplos más evidentes de la pérdida, simplificación estructural y composicional de la vegetación, sea el caso de la selva Lacandona. La selva Lacandona presenta severas transformaciones antropogénicas y un alto grado de fragmentación paisajística (Fernández-Montes de Oca et al. 2015, González y Pérez 2015), pese a su relevancia biológica, ecológica y social (De la Maza 2015). La selva Lacandona, ubicada en el sureste del Estado de Chiapas, cuenta con una superficie cercana a 1.3 millones de ha de bosque tropical lluvioso (Calleros y Brauer 1983). Sin embargo, a principios de la década de 1980 se perdió casi el 50 % (584 mil ha) de la cobertura selvática Lacandona (Challenger y Caballero 1998) y en los años subsiguientes se deforestaron 142 mil ha adicionales (11 %; Stegen et al. 2009). En la actualidad, se pretende revertir esta situación con diversos programas sociales (González y Pérez 2015).

Cambios drásticos en la vegetación suelen tener fuertes repercusiones en los grupos faunísticos presentes, debido a la simplificación estructural y composicional de la vegetación (Brotons et al. 2004). De los diversos grupos taxonómicos afectados, probablemente las aves sean el grupo más vulnerable (Simberloff 1994, Warkentin et al. 1995), debido a su alta sensibilidad hacia con su medio (Sekercioglu 2002). La vegetación no sólo proporciona a las aves una amplia variedad de sitios donde alimentarse (Whelan 2001, Manninig et al. 2004), también brinda las condiciones necesarias para la reproducción, resguardo ante condiciones ambientales adversas o como refugio de posibles depredadores (MacArthur y MacArthur 1961, Rotenberry y Wiens 1980, Sekercioglu et al. 2007).

Desde hace algunas décadas, se ha discutido la respuesta de la avifauna a la simplificación estructural y composicional de la vegetación en los tropicos (Raman y Sukumar 2002). Los resultados de estas investigaciones sugieren que, si se alteran las asociaciones vegetales consecuentemente se alterará la disponibilidad de recursos

utilizados por las aves, particularmente los alimenticios (Holmes y Recher 1986). Además, los mecanismos de parasitismo, depredación y competencia también sufrirán modificaciones (MacGarigal y McComb 1995). Lo anterior repercute directamente en la estructura, composición y funcionalidad de las comunidades de aves en los ecosistemas (Cody 1981, Brotons et al. 2004).

Una manera confiable de conocer las posibles afectaciones antropogénicas en los ecosistemas es a través del análisis de los gremios tróficos (Pearman 2002, Dunn 2004, Gray et al. 2007). El primer ecólogo en definir formalmente el concepto de “*gremio*” fue Root (1967, p. 335): “*un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales en una manera similar*”. Donde los recursos ambientales hacen referencia a: alimento, refugio, sitios de anidamiento e inclusive de hábitat (Kornan y Kropil, 2014). Desde la perspectiva de Root, el agrupamiento de especies está basado en las *interacciones competitivas simpátricas* que se producen al compartir un mismo recurso (Wiens 1989), cumpliendo posteriormente con una función ecológica (Duffy 2002).

Por lo tanto, los gremios tróficos (GT de aquí en adelante) están conformados por un conjunto de especies que comparten o explotan el mismo recurso alimentario y lo obtienen de una manera similar (Burns 1989, Holmes 1990, Karr et al. 1990, MacNally 1994). Las aves se alimentan de una amplia gama de recursos y dependiendo de la selección de estos recursos, se pueden catalogar a las especies dentro de uno o más GT (Karr et al. 1990). El término *gremio* ha generado controversia desde que fue propuesto formalmente por Root, ya que con frecuencia es empleado en diferentes contextos, comúnmente se realizan fusiones arbitrarias de los GT (Jaksic 1981, Simberloff y Dayan 1991), o se utiliza como sinonimia de otros conceptos que no están necesariamente relacionados entre sí (Gitay y Noble 1997). Por ejemplo, el uso indistinto entre *gremio* y *grupo funcional* (Steneck 2001). *Gremio* hace referencia al recurso que puede ser explotado por un conjunto de especies de forma similar, mientras que *grupo funcional* se centra en el papel ecológico que fue realizado por las especies después de consumir su alimento (Blondel 2003). Dentro de las funciones ecológicas más importantes efectuadas por la avifauna se encuentran: la dispersión de

semillas, control de plagas, reciclaje de materia orgánica polinización, y otras funciones vitales para el funcionamiento de los ecosistemas (Blondel 2003, Neuschulz et al. 2012).

Otro gran desafío para el análisis de los GT ha sido la clasificación de las especies (González-Salazar et al. 2014). En algunos estudios el único criterio para agrupar a las especies en GT ha sido con base en la literatura disponible, y no en las observaciones en campo. O bien, se clasifican las especies con base en la fuente principal de energía (e. g. insectívoro) sin tomar en cuenta la estrategia utilizada para acceder al recurso alimenticio en cuestión (e. g. limpiadores de corteza, recolector del suelo, recolector del dosel; Blondel 2003, González-Salazar et al. 2014). Para reducir la subjetividad al analizar los GT se debe optar por estudios *a posteriori*, donde la categorización de las especies ocurra con observaciones en el campo y no necesariamente en la literatura (*a priori*; Jaksic 1981).

Clasificar a una especie (o a un grupo de especies) dentro de un GT y considerarla como exclusiva también es un error recurrente (Hawkins y MacMahon 1989, Santamaría-Rivero et al. 2016). Por ejemplo, una especie puede estar en dos o más hábitats y en cada hábitat desarrollar comportamientos alimenticios diferentes o alimentarse de recursos diferentes (O'Connell et al. 2000). Las aves cuentan con una amplia plasticidad alimentaria (y de comportamientos alimenticios asociados) y esta plasticidad alimentaria puede ser la clave para que algunas especies de aves se encuentren presentes en sitios perturbados y no perturbados (Jhons 1985), aunque esto último no pueda cumplirse con las especies de dietas más específicas (Jhons 1991). Además, se debe de considerar que, un individuo puede cambiar de GT durante las diferentes estaciones del año (MacNally 1983, 1994, Poulin et al. 1992, et al. 1993), o puede buscar alimento fuera de su hábitat habitual como una respuesta a cambios en su entorno (Karr 1976, Foster 1977). Visto de otro modo, la mayoría de las especies de aves presentan algún grado de oportunismo en cuestiones alimentarias (Coward 1985, Dial y Vaughan 1987).

Fuera de las controversias, los GT son ampliamente utilizados cuando se pretende conocer la respuesta de la avifauna ante una perturbación ambiental,

relacionada con actividades humanas (Blankerpoor 1991, Keller et al. 2003, Gray et al. 2007, Pineda-Diez et al. 2012). Utilizar los GT conlleva ciertas ventajas como: 1) no es necesario que se compartan especies entre los sitios estudiados, ya que los GT contemplan a un conjunto de especies y no a una sola especie (Terborgh y Robison 1986), 2) las distancias taxonómicas de las especies en los GT son poco relevantes (Recher y Davis 1998), 3) son considerados como dinámicos, la presencia de los GT fluctuará a medida que fluctúe la disponibilidad del recurso dominante (Bailey et al. 2004) y de las capacidades de las especies para acceder a los recursos (Gokula y Vijayan 2000), y 4) a partir de los GT se pueden establecer estrategias de conservación para aquellas especies con mayor probabilidad de extinción (Loyn 2002, Olivier y van Aarde 2016).

La complejidad estructural del hábitat y la abundancia de recursos alimenticios asociados a estas condiciones, son considerados los factores ecológicos más determinantes de la estructura de las comunidades avifaunísticas (Wolda 1990). La disponibilidad de alimento está sujeta a una escala espacio-temporal (Wiens y Rotenberry 1981). La escala espacial está determinada por la estructura y composición del hábitat, la cual reflejará la cantidad y disponibilidad de los recursos alimenticios. Mientras que, la escala temporal está basada en las estaciones del año. En los meses de estiaje el crecimiento de la fruta en los árboles se vuelve más común y en los meses de lluvia se propician las condiciones necesarias para que los artrópodos predominen, al menos en la región tropical (Poulin et al. 1992).

Pese a su relevancia en el campo de la ecología de comunidades y la ecología funcional, las investigaciones en torno a los GT aviares han tenido mayor énfasis en años recientes (Dale et al. 2000, Watson et al. 2004, Hodgson et al. 2007). Sin embargo, la mayoría de los resultados que se han obtenido en la región pantropical, sugieren que después de un evento en el cual se modificó considerablemente un determinado hábitat, la complejidad estructural de la vegetación, la cantidad de luz, la humedad del ambiente y la distribución de los recursos asociados también sufrieron modificaciones. Estas modificaciones condicionan la presencia de los GT del interior del bosque como los insectívoros limpiadores de corteza, los insectívoros del

sotobosque, los insectívoros del dosel, y los insectívoros y frugívoros recolectores del suelo (Rosenberg 1993, O'Connell et al. 2000, Barlow et al. 2002), debido a que están estrechamente relacionados con sitios no perturbados (Watson et al. 2004, Mulwa et al. 2012, Ferger et al. 2014). Por el contrario, los gremios generalistas y poco especializados como los omnívoros, granívoros, insectívoros cribadores, insectívoros cazadores por encima del dosel (atrapamoscas), y pequeños frugívoros recolectores del dosel, cuentan con la capacidad de estar presentes en dos sitios o más que difieren sustancialmente en su estructura y composición vegetal. No obstante, se adaptan facultativamente al recurso con mayor disponibilidad (O'Connell et al. 2000) o se desplazan por grandes superficies en búsqueda de su alimento (Eshiamwata et al. 2006).

Debido a que las especies especialistas están limitadas a un conjunto de factores y no cuentan con la plasticidad alimentaria para explorar y colonizar nuevos hábitats, se espera que sean extirpadas localmente (Prosser y Brooks 1998, Lim y Sodhi 2004). Mientras que, las especies que componen a los GT generalistas y poco especializados en la búsqueda y captura de su alimento, serán favorecidos con la simplificación estructural y composicional de la vegetación (Vázquez y Simberloff 2002, Gray et al. 2007). Al parecer, el éxito de captura que tengan las especies de aves dependerá del lugar en la vegetación en el que se alimenten, la disponibilidad de alimento en estos sitios, de su morfometría y de las estrategias de alimentación potencialmente utilizables por ellas (Gill 1990, Ricklefs 1990). Otros factores pueden influir en la respuesta de las aves a la alteración del hábitat son: su ecología, historia evolutiva (Bennet y Owens 2002), masa corporal, tamaños poblacionales, distribución geográfica (Leyequien et al. 2014) e intensidad del fenómeno (p. ej. superficie deforestada, reemplazo parcial de la vegetación, superficie consumida por incendios forestales; Pearman 2002).

Ante la constante pérdida de cobertura vegetal en la selva Lacandona y lo que podría significar para el mantenimiento y continuidad de las comunidades avifaunísticas, resulta crucial comprender cuáles son las posibles repercusiones para este grupo faunístico, analizando para ello la respuesta de los GT aviares. Una vez

realizado lo anterior, se podrá vislumbrar el impacto de la degradación ambiental (Raman et al. 1998). Después de consultar la literatura disponible entorno a los GT y de la problemática ambiental suscitada en la selva Lacandona, formulé dos preguntas de investigación: 1) ¿Cómo son las Cuál es la respuesta de las comunidades avifaunísticas y de los gremios tróficos aviares en tres diferentes tipos de cobertura vegetal selvática chiapaneca? y 2) ¿La complejidad estructural de las asociaciones vegetales repercute en la riqueza, abundancia y composición de los gremios tróficos en el sureste de Chiapas? El propósito general del presente estudio fue describir las variaciones en el número, abundancia y composición de los gremios tróficos aviares en tres diferentes coberturas vegetales, en un sector de la selva Lacandona, Chiapas, México. Los objetivos particulares fueron: 1) Describir la riqueza, abundancia y composición de las comunidades de aves en una selva con regeneración, el ecotono selvático y dentro del ejido “Reforma Agraria”, municipio de Marqués de Comillas, Chiapas y 2) analizar y comparar las variaciones en la riqueza, abundancia y composición de los gremios tróficos aviares en las tres condiciones ambientales seleccionadas.

Para cumplir con los objetivos planteados, seleccioné tres condiciones ambientales, con base en la estratificación de la vegetación, las asociaciones vegetales, seguridad personal y por recomendaciones de la asamblea ejidal de Reforma Agraria:

1) El fragmento de selva con regeneración (SCR) es una reserva ejidal con casi 1500 ha de selva alta perennifolia, destinadas voluntariamente a la conservación de la Guacamaya Roja (*Ara macao*) y el Venado Cola Blanca (*Odocoileus virginianus*) desde hace más de 10 años. Actualmente, está prohibida la caza de animales y la tala con fines comerciales. Sin embargo, hace más de 20 años, esta zona fue impactada por la tala clandestina y en menor medida, la tala comercial (R. Ramírez, comunicación personal). En la SCR se diferenciaron cuatro estratos de la vegetación: a) herbáceo (de 0 a 1.20 m de altura) con representación de las familias Hymenophyllaceae (e. g. *Trichomanes* spp), Arecaceae (e. g. *Camaedorea* spp), Hypodematiaceae (e. g. *Didymochlaena* spp), Cyclanthaceae (e. g. *Aspelundia* spp), entre otras familias. b)

Arbustivo (hasta los 2.5 m de altura) integrado por las familias Piperaceae (*e. g. Piper* spp), Arecaceae (*e. g. Astrocaryum* spp), Heliconiaceae (*e. g. Heliconia* spp), entre otros arbustos. c) Arbóreo inferior (hasta los 8 m de altura) con presencia de las familias Lauraceae (*e. g. Licaria* spp), Araliaceae (*e. g. Dendropanax* spp), Burseraceae (*e. g. Bursera* spp). Y d) estrato emergente (hasta 25 m de altura) conformado por *Cedrela odorata*, *Swietenia macrophylla*, *Bursera simaruba*, *Dialium guianense*, *Ceiba pentandra*, entre otras especies de árboles emergentes. En la SCR se recorrieron dos transectos con una longitud de 2.09 y 2.17 km, respectivamente (Figura 1).

2) Ecotonos (ECO): la carretera que va de Chajul a Pico de Oro divide la SCR de las áreas antropogénicas (potreros y tierras de cultivo abandonadas). Hace aproximadamente 15 años se finalizó la construcción de esta carretera, por lo que su origen es relativamente reciente. Los estratos de la vegetación fueron similares a los de la SCR. Sin embargo, en la parte contraria la vegetación ha sido alterada casi en su totalidad. La poca cobertura vegetal de las áreas antropogénicas provenía de cercas vivas y árboles dispersos, principalmente de *Gliricidia sepium*, *Guazuma ulmifolia*, *Cecropia* spp, *Cedrela odorata*, y *Manilkara zapota*. El estrato herbáceo estuvo dominado por *Arundinella* spp, *Panicum maximum*, *Megathyrsus maximus*, *Cynodon* spp, y *Sporobolus* spp, entre otras herbáceas. Los dos transectos se ubicaron en las afueras del poblado, sobre la carretera, con dirección de norte a sur y viceversa. Ambos transectos tuvieron una longitud de 2.2 km.

3) Poblado (POB): el ejido Reforma Agraria fue establecido a principios de la década de 1980, para ello se removió la vegetación original casi en su totalidad (R. Ramírez, comunicación personal). Posteriormente, se privilegió el crecimiento de árboles tipo sombra, frutales y de ornato. Dentro del POB se pueden diferenciar tres estratos: a) herbáceo compuesto principalmente por *Panicum maximum*, *Arundinella* spp y *Megathyrsus maximus*. Las malezas que crecen sobre los patios de las casas y sobre las parcelas adyacentes son podadas mensualmente. b) arbustivo el cual estaba conformado por una gran variedad de plantas ornamentales de hasta 2.5 m de altura, algunas de ellas exóticas (*e. g. Cordyline fruticosa*, *Geranium* spp, *Etilingera elatior*, *Hibiscus* spp) y otras especies nativas (*Lockhartia oerstedii*, *Dahlia* spp, *Petrea*

*volubilis*). Mientras que, c) el estrato arbóreo inferior estuvo representado por árboles frutales (*Mangifera indica*, *Manilkara zapota*, *Persea americana*, *Psidium guajava*, *Pouteria sapota*, *Byrsonima crassifolia*, *Nephelium lappaceum*, *Theobroma cacao*, entre otras especies de árboles). También se observaron árboles que pertenecían al estrato emergente (e. g. *Dialium guianense*), no obstante, correspondían a la vegetación ribereña, árboles dispersos, muertos, o en las afueras del ejido. Los transectos dentro del POB tuvieron una longitud de 1.5 y 1.7 km, respectivamente. La distancia inferior en los transectos en esta condición se debió a que es un ejido relativamente pequeño, con apenas 20 ha de superficie construida (INEGI, 2015).

Con base en la revisión de literatura y por experiencias laborales previas predije que:

- La composición, estructura y abundancia de las especies que integran a los GT son diferentes en las tres condiciones ambientales seleccionadas.
- En la SCR se espera que los GT estén compuestos en su mayoría por especies con sensibilidad media y alta a los cambios ambientales. Además, supuse que los GT considerados como especialistas en la manera en que buscan y capturan su alimento (e. g. carnívoros, frugívoros terrestres, insectívoros del dosel, insectívoros limpiadores de corteza, nectarívoros) se encuentren restringidos al interior de la selva (Seckercioglu 2002, et al. 2012, Leyequien et al. 2014).
- En el ECO se espera una representación mixta de los GT. Por un lado, en las áreas abiertas, los granívoros, carroñeros e insectívoros que se alimentan sobre el dosel tendrían una buena representación. Mientras que, del lado de la selva supuse que los GT permanecerían constantes, aunque compuestos por especies con sensibilidad media y/o baja a los cambios ambientales (Sekercioglu et al. 2002, Pineda-Diez et al. 2012).
- En el POB asumo que los granívoros, carroñeros, omnívoros e insectívoros que se alimentan debajo y sobre el dosel se encuentran bien

representados por especies con baja sensibilidad a los cambios ambientales (Gray et al. 2007).

- La mayor representatividad de los GT ocurre en los ecotonos selváticos (ECO), debido a que en estos sitios coexisten comunidades de aves selváticas con cierta tolerancia a los cambios en el entorno y comunidades de aves características de zonas abiertas. Además, la heterogeneidad paisajística repercute positivamente en la disponibilidad de alimento para ambas comunidades avifaunísticas (Sekercioglu et al. 2002). En la SCR y en el POB esperaría una menor representatividad de GT, en comparación con el ECO.

# CAPÍTULO 2

Artículo sometido para su publicación en Acta Zoológica Mexicana (n .s.)

## **Gremios tróficos aviares en tres condiciones diferentes de cobertura vegetal selvática, al sureste de Chiapas, México**

<sup>1</sup>Eliasaf Caheri LÓPEZ-MUÑOZ, <sup>1</sup>Paula L. ENRÍQUEZ, <sup>2</sup>Romeo A. SALDAÑA-VÁZQUEZ, <sup>3</sup>Francisco HERNÁNDEZ-MORALES, <sup>4</sup>Rémy VANDAME

<sup>1</sup>Departamento Conservación de la Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur, C.P. 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

<sup>2</sup>Instituto de Investigaciones en Medio Ambiente Xabier Gorostiaga SJ. Universidad Iberoamericana Puebla, C. P. 72820, San Andrés Cholula, Puebla, México.

<sup>3</sup>Facultad de Medicina. Universidad Intercultural de Chiapas, C. P. 29299, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

<sup>4</sup>Departamento de Agricultura, Sociedad y Ambiente. El Colegio de la Frontera Sur, C.P. 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

\*Autor corresponsal: <caherilo@hotmailcom>

**RESUMEN.** Los bosques, selvas y otras asociaciones vegetales han sufrido un proceso de degradación ambiental, atribuido a la deforestación y a la fragmentación del paisaje y con el objetivo de ampliar la frontera agrícola-pecuaria. Estos cambios ambientales no pasan desapercibidos para las comunidades faunísticas presentes, como las aves. Una manera confiable de conocer las posibles afectaciones antropogénicas en los ecosistemas es a través del análisis de los gremios tróficos aviares, ya que los cambios en la estructura de la vegetación condicionan la presencia de los distintos gremios tróficos. El propósito del presente estudio fue analizar las variaciones en la riqueza, abundancia y composición de los gremios tróficos aviares en tres diferentes condiciones de cobertura vegetal (selva con regeneración SCR, ecotonos ECO, y un poblado POB), en una región de la selva Lacandona, Chiapas, México. El muestreo se realizó durante cuatro meses del 2020 donde se recorrieron seis transectos de aproximadamente 2 km de longitud cada uno. Se registraron en total 6190 individuos de 201 especies de aves. El ECO presentó la mayor riqueza de aves con 155 especies, seguido por la SCR (104 especies) y finalmente, el POB (101 especies). Sin embargo, la abundancia de individuos fue mayor en el POB (2661 individuos) con respecto a los otros dos sitios. La mayor semejanza de las comunidades avifaunísticas ocurrió entre el poblado y el ecotono (53%). El mayor número de gremios tróficos también se registró en el ECO (15). En general, los insectívoros tuvieron una buena representatividad, particularmente en la SCR. Por el contrario, los

granívoros estuvieron relacionados con los espacios abiertos y semiabiertos, desprovistos de vegetación arbórea (POB y ECO). Los frugívoros tuvieron mayor número de especies en el ECO, pero fueron más abundantes en el POB. Mientras que, los nectarívoros se observaron con mayor frecuencia en el POB. La deforestación y la fragmentación reducen el espacio físico de los ecosistemas y también alteran la disponibilidad de alimento para las aves. Lo anterior, se verá reflejado en la presencia-ausencia de los diferentes gremios tróficos y en las funciones ecológicas que son capaces de realizar.

Palabras claves: Asociaciones vegetales; avifauna; conservación; recursos alimenticios; selva Lacandona

**ABSTRACT.** Recently many forests, tropical rain forest, and other plant associations have suffered a process of environmental degradation, attributed to deforestation and landscape fragmentation, with the aim of expanding the agricultural-livestock frontier. These environmental changes have a measurable impact on the fauna communities present, such as birds. A reliable way of documenting the possible anthropogenic effects on ecosystems, is through the analysis of the avian trophic guilds since changes in the structure of the vegetation impacts the different trophic guilds. The purpose of this study was to analyze the variations in richness, abundance, and composition of the avian trophic guilds in three different conditions of vegetation cover (rain forest with regeneration SCR, ecotones ECO, and a village POB), located at Lacandon rain forest region, in Chiapas, Mexico. The sampling was carried out along six transects of approximately 2 km in length for about four months in 2020. A total of 6190 individuals from 201 species of birds were recorded. The ECO presented the highest richness of birds with 155 species, followed by SCR (104 species) and finally, POB (101 species). However, the abundance of individuals was higher in the POB (2661 individuals) with respect to the other two sites. The greatest similarity of bird communities occurred between the village and the ecotone (53%). The highest number of trophic guilds was also registered in ECO (15). In general, the insectivores were widely represented, particularly in SCR. As predicted granivores were related to open and semi-open spaces, devoid of arboreal vegetation (POB and ECO). The frugivores had greater diversity in ECO but were more abundant in POB. Nectarivores were observed more frequently in POB. As expected, deforestation and fragmentation reduce the physical space of ecosystems and modify the availability of food for birds. This will be reflected in the presence-absence of the different trophic guilds.

Keywords: Vegetable associations; avifauna; conservation; food resources; Lacandon rain forest

## INTRODUCCIÓN

Los bosques, selvas, y otras asociaciones vegetales han presentado un proceso de degradación ambiental, atribuido a la deforestación y a la fragmentación del paisaje, y con el objetivo de ampliar la frontera agrícola-pecuaria (Raman *et al.*, 1998; Hansen *et al.*, 2013). En México se pierden y/o degradan hasta 200, 000 ha de selvas y bosques anualmente (Hansen *et al.*, 2013), sobrepasando en cinco veces el promedio mundial anual (0.5%; FAO, 2011). Un ejemplo de lo anterior es la selva Lacandona, ubicada en el estado de Chiapas, México. Esta selva alta perennifolia presenta severas transformaciones antropogénicas y un alto grado de fragmentación a nivel paisajístico (Fernández-Montes de Oca *et al.*, 2015). A comienzos de los años 80's se removió casi el 50% (584 mil ha) de la cobertura selvática Lacandona (Challenger & Caballero, 1998) y en los años subsiguientes se deforestaron otras 142 mil ha (11%; Stegen *et al.*, 2009). En la actualidad, se pretende revertir esta situación con diversos programas sociales (González & Pérez, 2015). De cualquier manera, cambios drásticos de la vegetación originados por la deforestación y la fragmentación modifican las comunidades faunísticas presentes, especialmente las aves (Warkentin *et al.*, 1995).

Desde hace algunas décadas, se ha discutido cómo varía la diversidad de la avifauna a través de los cambios estructurales y composicionales de la vegetación tropical y sus consecuencias (Raman & Sukumar, 2002). Los resultados de estas investigaciones sugieren que, si se alteran las asociaciones vegetales consecuentemente se modificará la disponibilidad de recursos utilizados por las aves, particularmente los alimenticios (Holmes & Recher, 1986), así como los mecanismos de parasitismo, depredación y competencia (MacGarigal & McComb, 1995). Lo anterior repercute directamente en la estructura, composición, interacciones y funcionalidad de las comunidades aviares en los ecosistemas (Brotons *et al.*, 2004).

Una manera de evaluar los posibles efectos de las actividades antropogénicas en los ecosistemas es a través del análisis de los gremios tróficos (Pearman, 2002; Gray *et al.*, 2007). El concepto de “gremio” es definido como: “*un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales en una forma similar*” (Root 1967). Los *recursos ambientales* a los que hizo referencia Root son: alimento, refugio, sitios de anidamiento e inclusive de hábitat (Kornan & Kropil, 2014). Por lo tanto, los gremios tróficos (GT's) están integrados por un grupo de especies que comparten o explotan un recurso alimenticio en común y lo obtienen de una manera similar (Holmes, 1990; Karr *et al.*, 1990; MacNally, 1994).

Los GT's son frecuentemente utilizados para analizar la respuesta de la avifauna ante una perturbación ambiental, relacionada con actividades humanas (Gray *et al.*, 2007; Pineda-Diez *et al.*, 2012). Utilizar los GT's en cuestiones ecológicas conlleva ciertas ventajas como: 1) no es necesario que se compartan

especies entre los sitios seleccionados (Terborgh & Robinson, 1986), 2) las distancias taxonómicas de las especies en los GT's son poco relevantes (Recher & Davis, 1998), 3) son considerados dinámicos, la presencia de los GT's fluctuará a medida que fluctúe la disponibilidad del recurso alimentario dominante (Bailey *et al.*, 2004) y, 4) con base en los GT's se pueden establecer estrategias de conservación para la avifauna con mayor probabilidad de extinción (Oliver & Van Aarde, 2016). Por su parte, la disponibilidad del alimento depende de la escala espacio-temporal (Wiens & Rotenberry, 1981). La escala espacial está representada por la complejidad estructural (número de asociaciones vegetales) y refleja la cantidad y disponibilidad de recursos alimenticios. La escala temporal está determinada por las estaciones del año, las cuales dictaminan las tasas de crecimiento y reproducción de las plantas y artrópodos (Poulin *et al.*, 1992).

Pese a su relevancia en el campo de la ecología de comunidades y la ecología funcional, las investigaciones en torno a los gremios tróficos aviarios han tenido mayor énfasis en años recientes (Dale *et al.*, 2000; Watson *et al.*, 2004; Hodgson *et al.*, 2007). Asimismo, la controversia en torno a este concepto también ha ido en aumento (González-Salazar *et al.*, 2014). En algunas investigaciones se suele agrupar a las especies bajo un único criterio: la fuente principal de energía (*e. g.* frugívoros), dejando de lado la manera en cómo se obtiene el recurso (*e. g.* recolector sobre el suelo o en el dosel). O bien, son agrupados con base en la literatura disponible y no en las observaciones directas en campo (Blondel, 2003; González-Salazar *et al.*, 2014). Para reducir la subjetividad al analizar los GT's se debe optar por estudios *a posteriori*, donde la categorización de las especies se realiza con base en las observaciones del campo y no necesariamente, en la literatura (*a priori*; Jaksic, 1981). El propósito del presente estudio fue analizar las variaciones en la riqueza, abundancia y composición de los gremios tróficos aviarios en tres diferentes condiciones de cobertura vegetal, en una región de la selva Lacandona, Chiapas, México. Además, hipotetizamos que el número de GT's será mayor en los ecotonos selváticos (ECO), debido a que en estos sitios coexisten comunidades de aves selváticas con cierta tolerancia a los cambios en el entorno y comunidades de aves características de zonas abiertas. Así como la alta disponibilidad de alimento a consecuencia de la heterogeneidad paisajística (Sekercioglu *et al.*, 2002). Además, los frugívoros que se alimentan en el suelo o en la parte inferior de los árboles, los insectívoros de corteza, del dosel inferior, medio y alto, y los nectarívoros estarán restringidos al interior del bosque y disminuirá su presencia conforme se simplifique el número de estratos de la vegetación (Arriaga-Weiss *et al.*, 2008; Leyequién *et al.*, 2014). Por el contrario, los granívoros, omnívoros, carroñeros, frugívoros de tamaño corporal pequeño, e insectívoros cribadores, serán dominantes en sitios estructuralmente simplificados (Barlow *et al.*, 2002; Donoso *et al.*, 2004; Pineda-Diez *et al.*, 2012).

## MATERIALES Y MÉTODOS

*Zona de estudio.* El estudio se realizó en el ejido “Reforma Agraria” (16° 15’ 18” N y 90° 51’ 33.7” O), municipio de Marqués de Comillas, Chiapas (Fig. 1). El ejido Reforma Agraria se ubica dentro de la selva Lacandona, pero está fuera del polígono de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA; Márquez, 2002). El clima predominante de la región es cálido y húmedo, con abundantes lluvias en primavera-verano (Am(f); ~87 %) y en menor medida, cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw0; ~13 %). La precipitación pluvial oscila entre los 1500 y 3500 mm por año. Las lluvias se concentran en dos cuencas: Lacantún y Chixoy, las cuales pertenecen a la región hidrológica Grijalva-Usumacinta. La temperatura promedio en primavera-verano es de 32° C y en otoño-invierno es de 28° C. Por su parte, la vegetación dominante es la selva alta perennifolia (~73 %), el resto de la cobertura vegetal está repartida entre selva mediana perennifolia, acahuales, potreros, zonas agrícolas y asentamientos humanos (~ 27 %; INEGI, 2015).

*Diseño del muestreo.* Tres condiciones ambientales fueron seleccionadas con base en las asociaciones vegetales, número de estratos de la vegetación, accesibilidad a los sitios, seguridad personal y por recomendaciones de la asamblea ejidal: 1) El fragmento de selva con regeneración (SCR) es una reserva ejidal con aproximadamente 1500 ha de selva alta perennifolia, destinadas voluntariamente a la conservación de la Guacamaya Roja (*Ara macao*) y del Venado Cola Blanca (*Odocoileus virginianus*) desde aproximadamente 10 años. Actualmente, está estrictamente prohibida la caza de animales y la tala con fines comerciales. Sin embargo, hace más de 20 años fue impactada por tala clandestina y en menor medida por tala comercial (R. Ramírez, comunicación personal). En la SCR se diferenciaron cuatro estratos de la vegetación A) herbáceo (de 0 a 1.20 m de altura) con representación de las familias Hymenophyllaceae (*e. g. Trichomanes*), Arecaceae (*e. g. Camaedorea*), Hypodematiaceae (*e. g. Didymochlaena*), Cyclanthaceae (*e. g. Aspelundia*), entre otras. B) arbustivo (hasta los 2.5 m de altura) integrado por las familias Piperaceae (*e. g. Piper*), Arecaceae (*e. g. Astrocaryum*), Heliconiaceae (*e. g. Heliconia*), entre otros arbustos. C) arbóreo inferior (hasta los 8 m de altura) con presencia de las familias Lauraceae (*e. g. Licaria*), Araliaceae (*e. g. Dendropanax arboreus*), Burseraceae (*e. g. Bursera simaruba*). Y, por último, el D) estrato emergente (hasta 25 m de altura) conformado por *Cedrela odorata*, *Swietenia macrophylla*, *Bursera simaruba*, *Dialium guianense*, *Ceiba pentandra*, entre otras especies de árboles emergentes. Algunos árboles presentaban con una altura superior a los 25 m (*e. g. Brosimum alicastrum*), no obstante, fueron minoría y se encontraban dispersos por la zona. En este sitio se recorrieron dos transectos con una longitud de 2.09 y 2.17 km, respectivamente.

2) Ecotono (ECO): la carretera que va de Chajul-Pico de Oro divide la SCR de las áreas antropogénicas (potreros y tierras de cultivo abandonadas). Hace aproximadamente 15 años se finalizó la construcción de

esta carretera, por lo que su origen es relativamente reciente. Los estratos de la vegetación fueron similares a los de la SCR, sin embargo, en la parte contraria la vegetación ha sido alterada casi en su totalidad. La poca cobertura vegetal de las áreas antropogénicas provenía de cercas vivas y árboles dispersos, principalmente de *Gliricidia sepium*, *Guazuma ulmifolia*, *Cecropia* spp, *Cedrela odorata*, y *Manilkara zapota*. El estrato herbáceo estuvo dominado por *Arundinella* spp, *Panicum maximum*, *Megathyrsus maximus*, *Cynodon* spp, y *Sporobolus* spp, entre otras herbáceas. Los dos transectos se ubicaron en las afueras del poblado, sobre la carretera con dirección de norte a sur y viceversa. Ambos transectos tuvieron una longitud de 2.2 km.

3) Poblado (POB): el ejido Reforma Agraria fue establecido a principios de los años 80's, para ello se removió la vegetación original casi en su totalidad (R. Ramírez, comunicación personal). Posteriormente, se privilegió el crecimiento de árboles tipo sombra, frutales y de ornato. Dentro del POB se pueden diferenciar tres estratos: a) herbáceo compuesto principalmente por *Panicum maximum*, *Arundinella* spp y *Megathyrsus maximus*. Cabe señalar que, mensualmente se podan todas las malezas que crecen sobre los patios de las casas y sobre las parcelas adyacentes. b) arbustivo el cual estaba conformado por una gran variedad de plantas ornamentales de hasta 2.5 m de altura, algunas de ellas exóticas (e. g. *Cordyline fruticosa*, *Geranium* spp, *Etilingera elatior*, *Hibiscus* spp) y otras especies nativas (*Lockhartia oerstedii*, *Dahlia* spp, *Petrea volubilis*). Mientras que, c) el estrato arbóreo inferior estuvo representado por árboles frutales (*Mangifera indica*, *Manilkara zapota*, *Persea americana*, *Psidium guajava*, *Pouteria sapota*, *Byrsonima crassifolia*, *Nephelium lappaceum*, *Theobroma cacao*, entre otras especies). También se observaron árboles que pertenecían al estrato emergente (e. g. *Dialium guianense*), no obstante, correspondían a la vegetación ribereña, árboles dispersos, muertos, o en las afueras del ejido. Los transectos dentro del POB tuvieron una longitud de 1.5 y 1.7 km, respectivamente. La distancia inferior en los transectos en esta condición se debió a que es un ejido relativamente pequeño, con apenas 20 ha de superficie (INEGI, 2015).

Los muestreos se llevaron a cabo en marzo, junio, julio y agosto del 2020. Por situaciones extraordinarias, no se visitaron los transectos en abril y mayo (2020). En cada condición se establecieron dos transectos, cada uno fue visitado aleatoriamente dos veces por mes. La duración mensual en el campo fue de doce días, teniendo un total de 48 días de monitoreo para el 2020.

*Muestreo de aves.* Se recorrieron los seis transectos para identificar a la avifauna presente, empleando la técnica de búsqueda intensiva o búsqueda *Ad Libitum* (Ralph *et al.*, 1996). Los muestreo de aves se iniciaron al amanecer y se concluyeron aproximadamente tres horas después. Al detectarse un ave durante los transectos, se registró la hora, especie, número de individuos, posición, altura del ave (respecto al suelo), sustrato, y su comportamiento al momento de ser observado, dentro de un radio de 50 m. Si el

comportamiento era de tipo alimentario, se determinó el GT del ave con base en la selección del alimento que consumía en ese momento.

Los GT's y sustratos basados en la propuesta de González-Salazar *et al.* (2014): **carnívoros** (captura en el aire "CRNc", captura en los árboles "CRNca", captura en el suelo "CRNcs", nocturno "CRNnn", captura en agua dulce "CRNaa"), **frugívoros** (del suelo al estrato inferior "FRGsei", estrato medio y superior "FRGes"), **granívoros** (recolector del suelo y maleza "GRNsm", recolector del estrato inferior al estrato superior "GRNeis"), **insectívoros** (captura por encima del dosel "INSeD", captura debajo del dosel "INSeDd", excavador "INSex", captura sobre la corteza "INSlc", captura sobre el suelo "INSgl", captura del estrato inferior "INSei", captura del estrato medio "INSem", captura del estrato superior "INSeS", nocturno "INSn", **nectarívoros** "NCT", **carroñeros** "CRÑ", **herbívoros** "HRBs", y **omnívoros** (forrajeo sobre los árboles "OMNfa", forrajeo sobre el suelo "OMNfs"). Las especies que no fueron contempladas por González-Salazar *et al.* (2014; mayoritariamente especies acuáticas) fueron obtenidas del estudio de González-García (1993).

Los sustratos considerados fueron: agua, aire, corteza, flor(es), hoja(s), rama primaria, rama secundaria, rama terciaria, suelo, sustrato artificial (*e. g.* concreto), liana, madera muerta y pasto. Cabe señalar que tanto el gremio "INSem", como los últimos cuatro sustratos no estuvieron contemplados por González-Salazar *et al.* (2014). No obstante, algunas especies de aves hicieron uso de estos sustratos y GT, por lo que fueron incluidos en este estudio. Los registros de las golondrinas (Hirundinidae) y vencejos (Apodidae) que conformaron mayoritariamente los "INSeD" fueron excluidos de los análisis de GT's, debido a que no se tuvo la certeza del sitio en donde obtuvieron su alimento. Estas aves presentan una gran movilidad al alimentarse y algunos de ellos (*e. g.* *Streptoprocne zonaris*) estaban presentes en las tres condiciones ambientales casi al mismo tiempo, dificultando su ubicación.

La posición de la avifauna en la columna de la vegetación se determinó midiendo la altura de la planta y la altura en la que se encontraba el individuo en cuestión. Se consideraron cuatro estratos: estrato "0" correspondió al suelo, hojarasca o pasto, "1" al estrato superior, "2" al estrato medio, "3" estrato inferior de la vegetación y "4" en la columna de aire. Las mediciones se realizaron con ayuda de un telémetro Bushnell (Yardage PRO-SPORT 450).

*Muestreo de vegetación.* En paralelo a los transectos avifaunísticos, se realizó un inventario de la vegetación, con el objetivo de conocer la fisionomía de las asociaciones vegetales. En cada condición se establecieron seis puntos (n= 18), de 25 m<sup>2</sup>. Los puntos se ubicaron 50 m después de comenzar los transectos para las aves, a la mitad del transecto y 50 m antes de concluir el recorrido. Todos los puntos fueron georreferenciados, registrando especie del árbol, altura del árbol (m), DAP del árbol ( $\geq 5$ ), área

basal del árbol, densidad de árboles (número de árboles/25m<sup>2</sup>), número de estratos y la cobertura de sombra en el área seleccionada. Una vez obtenidos los datos en los puntos de vegetación, se calculó el Índice de diversidad de Shannon. La medición de la vegetación se realizó en junio del 2020.

*Datos anemométricos.* La temperatura, humedad relativa, humedad absoluta, punto de rocío, e intensidad luminosa, se tomaron cada 60 segundos empleando un recolector de datos Hobo (modelo H08-004-02). La velocidad del viento, dirección del viento y temperatura ambiental, fueron obtenidos con un anemómetro digital y por medio de la aplicación *Physics Toolbox Suite* se registró la intensidad luminosa y los decibeles en el entorno. Por último, el porcentaje de la cobertura de nubosidad se estimó de manera visual, en donde se dividió el cielo en ocho partes (12.5 % cada una) y se sumaron las partes que presentaban algún tipo de nubosidad.

*Análisis de datos. Comunidades avifaunísticas.* El esfuerzo de muestreo en cada condición fue evaluado con base en las curvas de acumulación de especies (Gotelli & Colwell, 2001). Para ello, se empleó el estimador de riqueza “Chao 2”, el cual está basado en la incidencia de las especies en una muestra (presencia-ausencia; Espinosa 2003). Las curvas fueron elaboradas con el programa EstimateS (versión 8.2; Colwell & Elsensohn, 2014). Mientras que, con las curvas de rango-abundancia (o curvas de Whittaker) se compararon la estructura (dominancia) de las comunidades avifaunísticas en cada condición. Las abundancias de las especies fueron transformadas a su logaritmo (*log*), para linealizar los datos (Magurran, 1998). La abundancia relativa de las especies se calculó dividiendo el número total de las observaciones de cada especie entre el número total de observaciones de la especie más abundante, y multiplicando el resultado por 100 (Magurran, 1998). Una vez obtenido el porcentaje, se ubicó dentro de alguna categoría de Penttingill (1969): rara (1-9.9 %), no común (10-30.9 %), moderadamente común (31-64.9 %), común (65-89.9 %) y abundante (90-100 %). Utilizamos el índice de similitud de Bray-Curtis para cuantificar la semejanza de las comunidades avifaunísticas en las tres condiciones ambientales, considerando sus abundancias. Este análisis fue desarrollado con el programa PAST (versión 4.05; Hammer *et al.*, 2001).

*Gremios tróficos.* Para visualizar las abundancias relativas de los GT y su agrupación en función de los sitios muestreados, se realizó un mapa de calor o *Heat map*. El mapa de calor es una técnica de visualización de datos bidimensional, con la cual se representa la magnitud de un determinado fenómeno. En nuestro caso, las tonalidades más brillantes corresponden a los GT's con mayor abundancia relativa para un determinado sitio. Además, esta técnica provee de conglomerados en cada dimensión de los datos, basados en una matriz de distancia euclidiana (Wilkinson & Friendly, 2009).

Las variaciones de las abundancias de los 15 GT's, en los tres sitios, fueron determinadas con los Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM). Se utilizaron las abundancias de los GT debido a que presentaron mayor variación en los tres sitios que el número de especies que integran a los GT. Los GLMM son empleados cuando los datos provienen de conteos de individuos (O'Hara & Kotze 2010). Sin embargo, este tipo de datos suelen presentar sobre dispersión. Para corregir la sobre dispersión, se utilizó la ecuación de cuasi verosimilitud o Quasi-Poisson (Ver Hoef & Boveng, 2007). Las pruebas estadísticas fueron consideradas como significativas cuando  $p \leq 0.05$  (McCullagh & Nelder, 1983).

Con el objetivo de elegir entre un análisis de correspondencia canónica (CCA; distribución unimodal) o un análisis de redundancia (RDA; distribución lineal), realizamos un análisis de correspondencia (DCA). Los resultados del DCA mostraron una longitud del gradiente entre 1.49 (eje 1) y 1.33 desviaciones estándar (eje 4), al ser valores inferiores a 4 desviaciones estándar, utilizamos el RDA (ter Braak & Smilauer, 1998). El análisis de redundancia es una técnica multivariante con la que se pretende estudiar una posible relación entre una matriz de variables de respuesta (Y) y una matriz de variables explicativas (X; Legendre *et al.*, 2011). En el presente estudio, se utilizó el RDA para determinar las posibles relaciones entre las abundancias de las especies de aves, las cuales conforman a los GT's, y las variables climáticas obtenidas en campo (humedad absoluta [g/m<sup>3</sup>], humedad relativa [%], intensidad luminosa [lx], nubosidad [%], ruido ambiental [dB], temperatura [°C] y velocidad de viento [m/s]), las variables fisionómicas de la vegetación (altura [m], área basal [m<sup>2</sup>], cobertura sombra [%], DAP [cm], densidad [número de árboles/25 m<sup>2</sup>], Índice de diversidad de Shannon [H<sup>'</sup>], número de estratos [de uno a cuatro]) y las variables del registro de cada ave en la vegetación al capturar su alimento (altura [m] y posición [0, 1, 2, 3, 4]). Debido a que los valores de las variables presentaban diferentes unidades, se estandarizaron los valores a puntuaciones Z:

$$Z = \frac{x (\text{variable aleatoria}) - \mu (\text{media})}{\sigma (\text{desviación estandar})}$$

La significancia de los ejes canónicos fue determinada con las aleatorizaciones de Monte Carlo (Good, 2000). Debido a que ciertas especies de aves hicieron uso indistinto de sustratos y de recursos alimenticios, se optó por clasificar a las especies dentro de GT principales, con base en su mayor abundancia. Para las especies con abundancias similares, se utilizó como criterio de desempate la literatura disponible (*e. g.* Nocedal, 1990; González-García, 1993; González-Salazar *et al.*, 2014). Los análisis multivariantes se realizaron con el programa PAST (versión 4.05; Hammer *et al.*, 2001).

El listado taxonómico avifaunístico fue de acuerdo con la American Ornithological Society (AOU, 1998), con el suplemento más reciente (61; Chesser *et al.*, 2020). Los nombres comunes en español fueron de Berlanga *et al.* (2015), el estatus migratorio se obtuvo de Howell y Webb (1995), las categorías de riego

las establecidas por la NOM-059 (SEMARNAT, 2019) y la sensibilidad de las especies de aves a las perturbaciones del ambiente, se basó en la obra de Stotz *et al.* (1996).

## RESULTADOS

*Comunidades avifaunísticas.* En total se registraron 6190 individuos, pertenecientes a de 201 especies de aves. Las familias mejor representadas fueron Tyrannidae (22 especies), Parulidae (19 especies) y Thraupidae (17 especies). Por el contrario, 15 familias estuvieron representadas con una sola especie (Anexo 1). Del total de especies observadas, 159 (~79 %) fueron residentes permanentes, 38 (~19 %) migratorias neotropicales, tres (1.5 %) migratorias de verano y *Vireo olivaceus* (0.5 %) como especie transitoria (Howell & Webb, 1995). 49 especies de aves (23.9 %) se encuentran protegidas por la NOM-059 (SEMARNAT, 2019). De las cuales, cuatro especies están “en Peligro de extinción” (*Amazona farinosa*, *Ara macao*, *Onychorhynchus coronatus*, *Pyrilia haematotis*), 13 especies (6.5 %) son reportadas como “Amenazadas” (A; *e. g.* *Crax rubra*, *Heliothryx barroti*, *Trogon massena*) y, 32 (15.9 %) están “Sujetas a protección especial” (Pr; *e. g.* *Ictinia plumbea*, *Pteroglossus torquatus*, *Xenops minimus*).

El ECO fue la condición ambiental con mayor porcentaje de especies esperadas con 90, le continuó la SCR (87%) y el POB (79%), tomando en cuenta el estimador no paramétrico “Chao 2”. Las especies más abundantes en la SCR fueron: *Habia fuscicauda* ( $n= 54$ ), *Formicarius analis* ( $n= 52$ ), y *Henicorhina leucosticta* ( $n= 46$ ), mientras que en el ECO lo fueron: *Ara macao* ( $n= 166$ ), *Eupsittula nana* ( $n= 99$ ), y *Amazona autumnalis* ( $n= 97$ ). En el POB las especies más abundantes fueron: *Quiscalus mexicanus* ( $n= 281$ ), *E. nana* ( $n= 212$ ), y *Pyrilia haematotis* ( $n= 152$ ; Figura 2). En el ECO se registró la mayor riqueza de especies de aves con 155 (24 exclusivas), seguido por la SCR con 104 especies (23 exclusivas), y el POB con 101 especies (20 exclusivas). Entre la SCR y el ECO, y el ECO y el POB se compartieron 51 especies, mientras que, entre la SCR y el POB no se compartieron especies. Veintinueve especies fueron registradas en las tres condiciones. Las comunidades avifaunísticas con mayor semejanza entre sí ocurrieron entre el POB y el ECO (53%), mientras que la SCR tuvo una baja similitud con las comunidades del POB y del ECO (23%; Figura 3). Las categorías de las abundancias relativas presentaron un patrón similar en las tres condiciones ambientales, ya que las especies “raras” estuvieron bien representadas, junto a las especies “no comunes” (SCR =78, ECO =144 y POB =94; Figura 4). Por el contrario, las categorías “moderadamente común”, “común” y “abundante” fueron menos representativas (SCR =26, ECO =11 y POB =7).

*Vegetación.* En las parcelas de la SCR registramos 12 especies de árboles, (dos de ellos sin identificar) y 27 individuos. La altura de los árboles, la densidad de los árboles y el porcentaje de cobertura sombra

fueron mayores en la SCR (Cuadro 1). En el ECO se reconocieron 23 individuos de 18 especies de árboles (seis especies sin identificar y cinco identificadas hasta género) y se presentó la diversidad más alta de los tres sitios  $H' = 2.89$  (*versus* POB  $H' = 2.44$  y SCR  $H' = 2.23$ ). Por último, en el POB se observaron 14 individuos correspondientes a 11 especies de árboles (una especie no identificada) y una especie en el estrato arbustivo (*Cedrela odorata*). El DAP y el área basal fueron superiores en los árboles del POB, que en el resto de los sitios. El índice de diversidad de Shannon no fue significativo para los tres sitios muestreados (MGLM= 4.77, g. l.= 8,  $p > 0.058$ ).

*Gremios tróficos.* Durante nuestro estudio observamos a 1719 individuos (de 157 especies de aves) alimentándose en por lo menos una de las tres condiciones ambientales. Sin embargo, clasificamos a 1384 individuos dentro de GT's principales. El ECO presentó el mayor número de GT's con 15 (ocho insectívoros, dos carnívoros, dos frugívoros, dos granívoros, y un nectarívoro) correspondientes a 101 especies de aves y 483 individuos (Cuadro 2). Después el POB con 11 GT's (ocho insectívoros, un frugívoro, un granívoro, y un nectarívoro) con 72 especies de aves y 641 individuos. En la SCR también se registraron 11 GT (siete insectívoros, dos frugívoros, un granívoro, y un nectarívoro) con 64 especies y 260 individuos. La distribución de los gremios que presentaron un mayor número de individuos en el ECO fueron los FRGes (35.4%), los GRNsm (21.3%) y los INSe (9.3%). En el POB fueron también los FRGes (37.2%), los INSGl (20.7 %) y los GRNsm (12.8%), pero en la SCR los insectívoros presentaron el mayor número de individuos, los INSe (30.8%), los INSlc (22.3%) y los INSei (9.2%; Figura 5).

Las abundancias de individuos de las especies que conforman los GT's variaron significativamente en las tres condiciones ambientales estudiadas y a lo largo de los cuatro meses muestreados (Cuadro 3). Los FRGes fueron más abundantes en el ECO que en la SCR (MGLM= 16.09, g. l.= 1; 60,  $p < 0.0002$ ), y más abundantes en el POB que en la SCR (MGLM=4.94, g. l.= 1; 60,  $p < 0.030$ ). Los GRNsm también fueron más abundantes en el POB que en la SCR (MGLM= 4.28, g. l.= 1; 24,  $p < 0.05$ ). La distribución de las abundancias de los insectívoros (INSe, INSem, INSei, INSlc, INSdd, INSeD, INSex), de los frugívoros del estrato inferior y del suelo (FRGsei), de los granívoros (GRNeis, GRNsm), de los carnívoros (CRNc, CRNcs) y de los nectarívoros (NCT), no mostraron diferencias significativas al realizar las comparaciones entre 2 sitios ( $p > 0.06 - p > 0.99$ ; Cuadro 3). Sin embargo, al realizar la comparación de las abundancias de los GT's en los 3 sitios, los FRGes (MGLM= 3.2, g. l.= 2; 90,  $p < 0.04$ ), los INSeD (MGLM= 3.13, g. l.= 2; 45,  $p < 0.05$ ) y los INSGl (MGLM= 3.15, g. l.= 2; 36,  $p < 0.05$ ) si fueron diferentes (Cuadro 3).

De acuerdo con los resultados obtenidos en el RDA, las variables climáticas con mayor nivel de predictibilidad para la presencia de la avifauna fueron: velocidad de viento, humedad absoluta y temperatura. Mientras que, el porcentaje de cobertura de sombra, el índice de diversidad de Shannon y la

altura de los árboles, fueron las variables fisionómicas de la vegetación con los valores predictivos más altos (Cuadro 4). El 45.36% de la varianza de las especies fue explicada por los tres primeros ejes (eje 1=26.66 %, eje 2 =17.8 %, eje 3 =0.90 %). La prueba de Monte Carlo fue significativa ( $F= 41.15$ ;  $p < 0.001$ ) para todos los ejes canónicos. Además, el RDA mostró una relación alta entre las abundancias de los individuos y las variables analizadas, en el primer eje fue de 0.78, en el segundo eje de (0.68) y 0.21 (0.21) para el tercer eje. El número de individuos de las especies que integran a los GT's afines a la SCR (e. g. FRGsei, INSei, INSem, INSeS, INSlc) estuvieron correlacionadas positivamente con el número de estratos, cobertura sombra, altura de los árboles, densidad de los árboles, la humedad absoluta y relativa y correlacionadas negativamente con la velocidad del viento, intensidad luminosa, área basal, DAP y temperatura (Figura 6). Por el contrario, los GT's que fueron representativos del ECO y del POB (e. g. FRGes, GRNsm, INSDd, INSDed, INSGl, NCT) se correlacionaron positivamente con la velocidad de viento, intensidad luminosa, y con la presencia de viento. Otros GT's como los INSex no mostraron una asociación por algún tipo de condiciones en particular (Figura 6).

## DISCUSIÓN

Las comunidades avifaunísticas y los GT aviares presentaron variaciones respecto a la composición de especies, la riqueza de especies y la abundancia de individuos en los tres tipos de cobertura vegetal estudiada. De manera general, en el ECO se presentó la mayor riqueza de especies (155) y el mayor número de GT (15). Sin embargo, en la SCR las especies residentes y con mayor grado de sensibilidad fueron más abundantes. Además, en la SCR los gremios especialistas fueron más comunes (e. g. INSlc, INSeS). Mientras que, en el POB se distribuyeron las especies y GT's generalistas y poco sensibles a los cambios ambientales.

*Comunidades avifaunísticas.* El listado taxonómico final fue de 201 especies de aves, representando el 17.9 % de las 1123 especies de aves reportadas para México (Navarro-Sigüenza *et al.*, 2014), el 29 % de las 694 especies consideradas para el estado de Chiapas (Rangel-Salazar *et al.*, 2013) y el 44.8 % de las 449 especies observadas en la selva Lacandona (Enríquez *et al.*, no publ.). La superficie conjunta entre la reserva ejidal (1463 ha) y la superficie en el ejido "Reforma Agraria" (aproximadamente 20 ha) no supera las 1500 ha. Sin embargo, la riqueza avifaunística podría ser considerada como relevante para un área relativamente pequeña. Por ejemplo, la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA) presenta una superficie superior a las 330 mil ha y se reconocen 300 especies de aves (SERMANAT-INECOL-CONABIO, 1995), 340 si se anexan las zonas de influencia (González-García 1993). En el Monumento Natural Bonampak de 4357 ha, también fueron reportadas 300 especies de aves, y en la Reserva de la

Biosfera de Calakmul, se han observado 235 especies de aves en más de 720 mil ha (SERMANAT-INECOL-CONABIO, 1995). En este estudio se muestreó una pequeña fracción de la reserva ejidal durante 48 días y, aun así, se cuenta con evidencia de que este tipo de fragmentos selváticos, acompañados de políticas ejidales ambientalmente responsables, puede ser fundamentales para la conservación de las aves y otros grupos taxonómicos (Arriaga *et al.*, 2000). El porcentaje estimado de riqueza de especies fue adecuado, ya que para la SCR se registró el 87% de las especies de aves esperadas, en el ECO fue del 90%, y en el POB de 79%. Se esperaría que 17, 16, y 26 especies de aves enriquezcan los listados taxonómicos conforme se aumenten los muestreos en el ECO, SCR y POB, respectivamente (Anexo 3). De acuerdo con Villareal *et al.* (2004) el estimador “Chao 2” es satisfactorio a partir del 85% de las especies esperadas.

Las especies con mayor abundancia relativa como *Quiscalus mexicanus*, *Eupsittula nana* y *Pyrilia haematotis* en el POB, y de *A. macao*, *E. nana* y *Amazona autumnalis* en el ECO, presentan comportamientos gregarios o sociales, y rara vez son observados individuos solitarios (Álvarez-Álvarez *et al.*, 2018). Asimismo, algunas especies son típicas de zonas abiertas como *Q. mexicanus* (MacGregor-Fors *et al.*, 2010). Por su parte, *A. macao*, *P. haematotis* (ambas en Peligro de extinción), *A. autumnalis* (Amenazada) y *E. nana* (Sujeta a protección especial) presentaron abundancias relativamente altas en el POB. Lo anterior podría sugerir que sitios estructuralmente simplificados, asociados a zonas boscosas poco perturbadas, pueden ser un entorno favorecedor para el mantenimiento y conservación de sus poblaciones a corto y mediano plazo (Carreón-Arroyo, 2006).

El ECO presentó la mayor riqueza avifaunística, de los tres sitios, con 155 especies (24 exclusivas). Sin embargo, nuestros resultados difieren considerablemente con el trabajo de González-García (1993), realizado en la REBIMA, dónde registró 42 especies de aves asociadas a los ecotonos selváticos y 171 especies en el interior de la selva. Por su parte, Nosedal (1990) identificó 19 especies en los ecotonos y 68 especies de aves en la selva alta perennifolia. La reducción del número de especies de aves en las cercanías de los bordes, posiblemente se deba a cambios en la estructura y composición de las asociaciones vegetales (Baier *et al.*, 2002), a cambios microclimáticos asociados a la perturbación de la vegetación (Laurance *et al.* 1997, Beier *et al.* 2002) como la luz solar, velocidad del viento, temperatura y humedad (Laurance, 2001) o bien, al diseño del muestreo (Hill & Hamer, 2004). No obstante, en el presente estudio los ecotonos fueron sitios clave para la presencia de ciertas aves rapaces (*e. g.* *Accipiter cooperii*, *Ictinia plumbea*, *Geranospiza caerulescens*) o la abundancia de algunos psitácidos (*e. g.* *Pionus senilis*, *Amazona farinosa*, *Ara macao*) y de passeriformes residentes (*e. g.* *Euphonia gouldi*, *Stilpnia larvata*, *Ramphocelus sanguinolentus*) o migratorios (*Setophaga dominica*, *Pheucticus ludovicianus*, *Leiothlypis celata*).

Es probable que la riqueza de especies relativamente alta en el ECO esté asociada a la heterogeneidad paisajística, ya que en estos sitios interactúan especies con afinidad forestal, con cierta tolerancia a la perturbación, y las comunidades de aves que son habituales en condiciones depauperadas o colonizadoras de espacios abiertos (Sekercioglu *et al.*, 2002; MacGregor-Fors *et al.*, 2010; MacGregor & Schondube, 2011; Pineda-Diez *et al.*, 2012). No obstante, existe evidencia de que las especies con alta sensibilidad a los cambios en su entorno están restringidas al interior de la selva (Beier *et al.*, 2002; Arriaga-Weiss *et al.*, 2008). En el presente estudio, la SCR tuvo ocho especies consideradas como altamente sensibles a los cambios en el entorno (7.6 %), y tres especies se distribuyeron en el ECO (1.9%; Stotz *et al.*, 1996). También las especies con sensibilidad media fueron más comunes en la SCR (71 especies; 67 %) que en el ECO (69 especies; 43.7 %), a pesar de que esta última condición tuvo 52 especies más que la SCR.

*Gremios tróficos.* Nuestros resultados sugieren que la riqueza de especies, la abundancia y/o composición de los GT's, variaron entre las tres condiciones ambientales. El sitio con mayor número de GT's fue el ECO (15 gremios), aunque en el POB se registró la abundancia más alta de individuos en los GT's (641). Los gremios considerados como generalistas (*e. g.* GRNsm, INSeD, INSeDd) estuvieron bien representados en el POB y en el ECO, mientras que los gremios especialistas y con mayor sensibilidad a los cambios ambientales (*e. g.* FRGsei, INSeS, INSei, INSem, INSlc) fueron más abundantes en la SCR.

*Insectívoros.* Los ocho GT que componen a los insectívoros fueron registrados en las tres condiciones ambientales (con excepción de los INSeD en la SCR) y son el gremio más numeroso en los trópicos (Blake & Loiselle, 2001). Los INSeS estuvieron bien representados en la SCR (17 especies y 80 individuos) y en el ECO (19 especies y 45 individuos), y en menor medida en el POB (ocho especies y 38 individuos). Los INSeS se correlacionaron positivamente con la densidad de árboles, altura de los árboles, porcentaje de cobertura de sombra, número de estratos y a la humedad ambiental. De acuerdo con Leyequién *et al.* (2014), los INSeS no solo estarían relacionados con la alta densidad y altura de los árboles, sino también con el área basal y la edad de los árboles. Este gremio es considerado bioindicador, sensibles a las modificaciones estructurales del entorno y la mayoría de ellos están restringidos a las copas de los árboles (*e. g.* *Microrhophias quixensis*, *Polioptila plumbea*, *Tunchiornis ochraceiceps*) por lo que también se les considera especialistas en la búsqueda y obtención de su alimento (O'Connell *et al.*, 2000).

Los INSem estuvieron mejor representados en la SCR (cinco especies y 10 individuos), que en el ECO (cuatro especies y siete individuos) o en el POB (tres individuos de una especie). Por lo que, es probable que este gremio se vea afectado negativamente por la pérdida de cobertura vegetal. Sin embargo, la escasa literatura disponible complica las comparaciones con estudios previos (*e. g.* Nocedal, 1990; González-García, 1993; Pineda-Diez *et al.*, 2012; Levey *et al.*, 2021). De cualquier manera, especies

como *Habia fuscicauda* y *Schiffornis veraepacis*, (especies con poca tolerancia a los cambios estructurales de la vegetación) estuvieron restringidas a la SCR. Otras especies como *Attila spadiceus*, *Mionectes oleagineus* y *Xenops minimus* fueron registradas en la SCR y el ECO. Mientras que, en el POB *Todirostrum cinereum* fue la única especie representativa de este gremio.

Los INSei estuvieron conformados por siete especies y 24 individuos en la SCR y en el ECO, y por cuatro especies y ocho individuos en el POB. Las especies que conformaron a los INSei en la SCR fueron especies residentes permanentes y sensibles a los cambios en el entorno (*e. g. Dysithamnus mentalis*, *Henicorhina leucosticta*, *Lipaugus unirufus*). Mientras que, en el POB los INSei estuvieron conformados por especies con baja sensibilidad a los cambios ambientales y por especies migratorias neotropicales (*e. g. Cardellina pusilla*, *Setophaga magnolia*, *S. ruticilla*). El ECO presentó una mezcla de especies residentes (*e. g. Arremonops chloronotus*, *Geothlypis poliocephala*) y migratorias neotropicales (*e. g. Icteria virens*, *Setophaga citrina*) todas ellas con baja sensibilidad a los cambios ambientales. Los INSei están asociados positivamente al sotobosque tropical, a la entomofauna del sotobosque y ciertas variables microclimáticas (humedad relativa alta, poca luminosidad, poca variación de la temperatura ambiental y ausencia de viento; Barlow *et al.*, 2002; Arriaga-Weiss *et al.*, 2008). Por lo que, la simplificación estructural de la vegetación pone en riesgo inminente a los INSei del interior del bosque (Sekercioglu *et al.*, 2002; Tschardtke *et al.*, 2008), debido a su alta especificidad (Sekercioglu, 2002; Sekercioglu *et al.*, 2002) y a que son especialistas en la búsqueda y captura de su alimento (Robison, 1969; O'Connell *et al.*, 2000).

Por su parte, los INSgl fueron más numerosos en el POB (nueve especies y 133 individuos) y poco representativos en el ECO (cuatro especies y siete individuos) o en la SCR (dos especies y siete individuos). Las abundancias relativamente altas de *Q. mexicanus* ( $n=78$ ) y de *Crotophaga sulcirostris* ( $n=31$ ) en el POB, probablemente contribuyeron a esta diferencia. Nuestros resultados sugieren que este gremio es favorecido por la simplificación estructural de la vegetación, contradiciendo lo reportado por Johns (1991), Rosenberg (1993), Kattan *et al.* (1994) y Renjifo (2001), quienes consideraron que los INSgl son característicos del interior del bosque tropical y altamente sensibles a la pérdida de cobertura vegetal. En la SCR únicamente se observaron dos especies de aves alimentándose de insectos sobre el suelo ( $n=7$ ; *Formicarius analis* y *Seiurus aurocapilla*).

La mayor representatividad de los INSlc ocurrió en la SCR con siete especies y 58 individuos, donde especies de aves con afinidad forestal, sensibles a los cambios ambientales y residentes permanentes, fueron dominantes en este hábitat, como los trepatroncos (*e. g. Dendrocolaptes sanctithomae*, *Glyphorhynchus spirurus*, *Xyphorhynchus flavigaster*). En el POB se registró la riqueza y abundancia más baja de INSlc con tres especies y siete individuos, de las cuales dos tienen una baja sensibilidad a los

cambios ambientales (*Lepidocolaptes souleyetii* y *Mniotilta varia*). Quizá la poca representatividad de los INSlc en el POB, y en menor medida en el ECO, se debió a que este gremio se correlaciona positivamente con la alta densidad de árboles (Jhons 1991; Raman *et al.*, 1998), la altura de los árboles, el DAP, y la superficie de la corteza (Jhons, 1991; Arriaga-Weiss *et al.*, 2008; Leyequién *et al.*, 2014). Por el contrario, responden negativamente a la perturbación antropogénica (Arriaga-Weiss *et al.*, 2008; Santamaría-Rivero *et al.*, 2016) y a la pérdida de cobertura vegetal (Rosenberg, 1993).

Los INSex fueron ligeramente más numerosos en el ECO (seis especies y 30 individuos), que en la POB (cinco especies y 27 individuos) o en la SCR (cinco especies y 21 individuos). Las especies con mayor sensibilidad a las perturbaciones antropogénicas fueron más abundantes en la SCR y el ECO (*e. g. Celeus castaneus*, *Campephilus guatemalensis*, *Melanerpes pucherani*). Por el contrario, especies con baja sensibilidad a los cambios ambientales fueron comunes en los sitios desprovistos de vegetación (*e. g. Melanerpes aurifrons*, *Dryocopus lineatus*). Presumiblemente, los INSex no se ven seriamente afectados por la simplificación estructural de la vegetación y podrían tener cierta tolerancia a los sitios perturbados (Levey *et al.*, 2021).

Los INSdd tuvieron mayor riqueza de especies y abundancia de individuos en el POB (nueve especies y 34 individuos), en comparación con el ECO (siete especies y 11 individuos) y la SCR (cuatro especies y nueve individuos). En el POB y el ECO los INSdd pertenecieron en su mayoría a la familia Tyrannidae e Hirundinidae, los cuales están adaptados para capturar insectos en pleno vuelo y evitan sitios densamente arbolados (dos Anjos *et al.*, 1997), son considerados especies generalistas (Pineda-Diez *et al.*, 2012). Mientras que, en la SCR fueron representados por dos especies migratorias, con baja sensibilidad hacia el entorno (*Geothlypis formosa* y *Myiodynastes luteiventris*), y dos especies residentes permanentes y sensibles a los cambios ambientales (*Onychorhynchus coronatus* y *Trogon caligatus*). Por último, los INSex fueron observados dentro del POB (dos especies de ocho individuos) y el ECO (dos especies y seis individuos). Los INSex son típicos de áreas antropogénicas, generalistas (Pineda-Diez *et al.*, 2012) y las especies que componen a este gremio tienen baja sensibilidad a los cambios en el entorno (Stotz *et al.*, 1996).

Las especies insectívoras que componen a los gremios especialistas como los INSex, los INSem, los INSei, y los INSlc, se distribuyen en sitios estructuralmente complejos, con poca perturbación antropogénica y son sensibles a los cambios ambientales (Jhons, 1991; Gray *et al.*, 2007; Arriaga-Weiss *et al.*, 2008). Alteraciones drásticas en las asociaciones vegetales pueden desencadenar procesos de extinciones locales o reducción de los tamaños poblacionales para estas especies (Laurance *et al.*, 2004; Barlow *et al.*, 2007; Banks-Leite *et al.*, 2010).

*Frugívoros*. Los frugívoros fueron el segundo gremio mejor representado en nuestro estudio (por detrás de los insectívoros), como se ha reportado previamente por Kissling *et al.* (2007), *et al.* (2009) en otras regiones tropicales. A diferencia de los insectívoros, los frugívoros estuvieron compuestos mayoritariamente por especies residentes ( $n= 35$ ; 97 %). En el ECO, los FRGes estuvieron conformados por 24 especies de aves y 171 individuos, mientras que en el POB fueron 15 especies y 239 individuos y, en la SCR tan solo siete especies y 16 individuos. En hábitats abiertos (POB) y semi-abiertos (ECO), se observó que árboles del género *Ficus*, *Inga*, *Cecropia*, *Byrsonima*, *Spondias* y otros árboles frutales, repercutieron positivamente en la presencia y abundancia de frugívoros pequeños como *Thraupis abbas*, *T. episcopus*, *Euphonia hirundinacea* y frugívoros medianos como *Eupsittula nana*, *Ara macao*, *Pteroglossus torquatus*, entre otras especies de aves. Coincidiendo con lo reportado por Luck y Daily (2003), Eshiamwata *et al.* (2006) y Kissling *et al.* (2007) en diferentes zonas tropicales. De acuerdo con los datos obtenidos en campo, los FRGes se ven favorecidos por la simplificación estructural de la vegetación (baja densidad de árboles, baja altura de los árboles, mayor cantidad de intensidad luminosa y presencia de viento). Recientemente se ha reportado que, los FRGes no están estrechamente relacionados con la complejidad estructural de la vegetación (Kissling *et al.*, 2007; Mulwa *et al.*, 2012; Ferger *et al.*, 2013) o con la heterogeneidad paisajística (Kissling *et al.*, 2012). Más bien, estos frugívoros responden positivamente a la presencia de árboles frutales (Kissling *et al.*, 2007; Chasar *et al.*, 2014), los cuales muestran gran alternancia en su disponibilidad de frutos durante el año (Wirminghous *et al.*, 2001; Kissling *et al.*, 2009). La distribución aleatoria de los árboles frutales condiciona a que los frugívoros se desplacen por grandes superficies en la búsqueda y obtención de su alimento (Chasar *et al.*, 2014), inclusive haciendo uso de hábitats depauperados con relativa frecuencia (Eshiamwata *et al.*, 2006; Berens *et al.*, 2008).

Al contrario de los FRGes, los FRGsei estuvieron relacionados positivamente con la densidad de los árboles, número de estratos, la altura de los árboles y a mayor humedad relativa ya que, su presencia fue mayor en la SCR (cinco especies y 14 individuos), que en el ECO (dos especies y cinco individuos), mientras que en el POB estuvieron ausentes. La correlación positiva entre los FRGsei y la complejidad estructural de la vegetación también fue observada en la selva tabasqueña (Arriaga-Weiss *et al.*, 2008), en la Península de Yucatán (Leyequién *et al.*, 2014) y en Palenque, Chiapas (Levey *et al.*, 2021). Los FRGsei son altamente sensibles a los cambios en el entorno y cuentan con mayor probabilidad de ser extirpados localmente ante la fragmentación y la degradación de su hábitat (Lees & Peres, 2010; Sekercioglu, 2012). La pérdida de ciertas especies de árboles no solo condiciona la disponibilidad de fruta durante el año, sino que también influye en las tasas de reproducción de las especies que conforman a los FRGsei (Forshaw & Cooper, 1977).

*Granívoros*. Los GRNsm se vieron influenciados positivamente por la reducción en el número de estratos y la baja densidad de los árboles en el ECO y en el POB. En el ECO se registró mayor riqueza y abundancia de especies granívoras (nueve especies y 103 individuos), seguido por el POB (siete especies y 82 individuos). Mientras que, en la SCR únicamente se observó a dos individuos de *Arremon aurantiistrostris* alimentándose de semillas sobre el suelo. El POB contó con menor número de estratos, menor densidad de árboles y menor altura de los árboles, en comparación con el ECO, aunque en esta última condición se registró la mayor riqueza y abundancia de GRNsm. Lo anterior probablemente obedezca a que en el POB las malezas son podadas una vez al mes. Mientras que, el pasto que crece en el ECO no es podado periódicamente ya que, es aprovechado como forraje para el ganado (Donoso *et al.*, 2004). Además, los granívoros fueron observados exclusivamente en los potreros y no del lado de la SCR. De acuerdo con algunas investigaciones, la remoción del estrato arbóreo y arbustivo propicia que el estrato herbáceo se torne dominante (Barlow *et al.*, 2002) y los granívoros aprovechan estas condiciones para alimentarse (Gray *et al.*, 2007; MacGregor & Schondube, 2011). Los GRNsm no son considerados como especialistas en la búsqueda de alimento, más bien como oportunistas y, en general, cuentan con baja sensibilidad a la perturbación ambiental (O'Connell *et al.*, 2000; *e. g.* *Columbina talpacoti*, *Sporophila morelleti*, *Tiaris olivaceus*), particularmente a la perturbación antropogénica (Gray *et al.*, 2007).

*Nectarívoros*. La presencia de NCT fue más notoria en el POB (nueve especies y 62 individuos) que, en el ECO (nueve especies y 37 individuos) y en la SCR (cuatro especies y 19 individuos), sin que las abundancias hayan sido diferentes estadísticamente. La buena representatividad de los NCT en el POB sugiere que no son afectados por la simplificación estructural de la vegetación y por perturbaciones antropogénicas, al menos para alimentarse (Jhons, 1991; Stouffer & Bieregaard, 1995; dos Anjos *et al.*, 1997; Blake & Loiselle, 2001; Watson *et al.*, 2004; Vetter *et al.*, 2011). Porque los NCT responden positivamente a la disponibilidad de recursos florales provenientes de plantas ornamentales y árboles productores de néctar en asentamientos humanos (French *et al.*, 2005; Young *et al.*, 2007), como el muestreado en el presente estudio. Mientras que, en el ECO y en la SCR los NCT estuvieron influenciados por la abundancia de herbáceas, puntualmente de *Heliconia*'s. Estas plantas son comúnmente asociadas con *Phaethornis longirostris*, *P. striigularis* y en menor medida *Amazilia tzacatl*, ya que son sus principales polinizadores aviares (Jhons, 1991; Pearman, 2002, Snow & Texeira, 2005).

No obstante, algunas investigaciones sugieren un escenario completamente distinto para los NCT, ya que este gremio estaría estrechamente relacionado con amplios fragmentos selváticos (Pearman, 2002; Arriaga-Weiss *et al.*, 2008), con la complejidad estructural de la vegetación (Arizmendi *et al.*, 2010), y con poca presencia humana (Tejada-Cruz & Sutherland, 2004). Un posible consenso para los NCT es que,

pueden distribuirse en sitios fragmentados, pero pueden estar ausentes con la remoción completa de vegetación y los recursos florales asociados (Kattan *et al.*, 1994; Renjifo, 1999; Pearman, 2002).

*Plasticidad dietaria (oportunismo alimentario)*. La disponibilidad heterogénea de los recursos alimenticios en las zonas tropicales condiciona a que ciertas especies de aves modifiquen su dieta temporalmente o bien, exploren otros tipos de hábitats en busca de alimento (Karr, 1976; Foster, 1977). Hasta hace algunas décadas, se afirmaba que la mayoría de las especies de aves, con afinidad tropical, eran especialistas en la búsqueda y obtención de su alimento (*e. g.* Poulin *et al.*, 1994). Sin embargo, se ha documentado que las aves pueden presentar un alto grado plasticidad dietaria u oportunismo alimenticio (Santamaría-Rivero *et al.*, 2016; Ruíz-Bruce-Taylor *et al.*, 2017). Por ejemplo, los frugívoros pueden complementar su dieta incorporando artrópodos y las aves insectívoras pueden consumir fruta en determinadas estaciones del año (Poulin *et al.*, 1994; Carnicer *et al.*, 2008). Otro ejemplo, es la dualidad alimenticia de los nectarívoros, los cuales están adaptados fisiológicamente para la ingesta de néctar, aunque pueden ampliar su dieta consumiendo insectos (Renssen *et al.*, 1986; Poulin *et al.*, 1994).

Asimismo, la avifauna no está restringida a un solo estrato o sustrato en un hábitat determinado. La mayoría de las especies de aves pueden visitar dos o más estratos y utilizar diferentes técnicas de alimentación en cada uno de ellos (Young *et al.*, 2007), dificultando su clasificación gremial (González-Salazar *et al.*, 2014). En este sentido, nuestros datos sugieren que 75 de las 157 especies de aves (47.8 %) no presentaron plasticidad en su dieta (Anexo 2). Lo anterior no significa que no pueden explotar otros sustratos u otros recursos alimenticios, simplemente se debe al bajo número de observaciones ya que, 57 especies tuvieron menos de tres comportamientos alimenticios. Cuarenta y tres especies (27.2 %) complementaron su dieta con un recurso alimenticio adicional, o bien, explotaron dos sustratos diferentes al alimentarse. Por ejemplo, siete especies de colibríes (70 %) consumieron mayoritariamente néctar, sin embargo, también se les observó cazar insectos, como lo sugieren Renssen *et al.* (1986), Johns (1991), Arizmendi *et al.* (2010). Por último, 39 especies (25 %) presentaron una amplia plasticidad dietaria, haciendo uso indistinto de los estratos presentes o explotando diferentes recursos alimenticios. En este sentido, *Dumetella carolinensis*, *S. petechia*, *S. magnolia*, *T. cinereum* y *Uropsila leucogastra* se alimentaron de insectos hasta en cuatro sustratos diferentes. Mientras que, especies como *Icterus galbula*, *Psilorhinus morio*, *Q. mexicanus* y *Tiaris olivaceus* pueden alimentarse de tres recursos alimenticios sin relación aparente (*e. g.* insectos, fruta y granos), como lo harían las especies generalistas (Poulin *et al.*, 1994). Mientras que, los tiránidos de zonas abiertas y algunos pícidos enriquecieron su dieta con frutos en la temporada de lluvia. Al parecer, el cambio alimenticio temporal de estas especies está influenciado por la abundancia y disponibilidad de los recursos frutales (Levey *et al.*, 1984).

La plasticidad alimentaria puede ser la clave para que un conjunto de especies esté presente en un sitio (Bhagwat *et al.*, 2008). Por el contrario, las especies con dietas específicas o de comportamientos especializados en la captura de presas, tendrán menor probabilidad de adaptarse a los cambios ambientales y extinguirse localmente (Jhons, 1991; Laurance, 2007).

*Temporalidad.* En las regiones tropicales y subtropicales, la temporalidad dictamina las dinámicas de las comunidades avifaunísticas (Loiselle & Blake, 1991). Dichas fluctuaciones están asociadas a las migraciones locales que realizan las especies en búsqueda de alimento (Symes *et al.*, 2002; Herrera-García, 2009) o a las migraciones estacionales de larga distancia (Poulin *et al.*, 1994; Cox, 2010). No obstante, las migraciones estacionales incrementan sustancialmente la riqueza y abundancia de GT en la región Neotropical (Rangel-Salazar *et al.*, 2009; Rochi-Virgolini *et al.*, 2013).

Por su parte, los recursos alimenticios como las frutas, granos y artrópodos también están sujetos a cambios estacionales (Loiselle & Blake, 1991; Poulin *et al.*, 1992) y su dominancia está limitada a una o dos temporadas anualmente (Borghesio & Liolo, 2004). En la temporada de lluvias (de mayo a septiembre) los artrópodos alcanzan tamaños poblacionales considerables. Mientras que los árboles frutales tienen su punto más álgido en la temporada de estiaje (de noviembre a abril; Poulin *et al.*, 1993; Almazán-Núñez *et al.*, 2015).

En este estudio, las comunidades avifaunísticas también variaron de acuerdo con la temporalidad. Las especies de aves migratorias (neotropicales y veraniegas) incrementaron el número de especies que componen los GT's en marzo y en menor medida en agosto, particularmente en el ECO (29 especies), y en el POB (27 especies). Las especies migratorias neotropicales que arriban a las zonas boscosas están conformadas en su mayoría por especies insectívoras, aunque pueden incorporar con relativa frecuencia otros elementos a su dieta como néctar, fruta y granos (Nocedal, 1980; González-García, 1993). La alternancia cíclica en las fuentes de alimento conlleva a que los GT se modifiquen constantemente y no permanezcan estáticos (Bailey *et al.*, 2004), por lo que no se debe de subestimar la respuesta de las aves a la temporalidad (Loiselle & Blake, 1991).

*Conservación.* Los bosques primarios y los bosques secundarios tropicales son estructuralmente más complejos que las zonas urbanas, las tierras de cultivo o de pastoreo (Miller *et al.*, 2004). Debido a esta complejidad, la vegetación puede ofrecer mayor número de sustratos, estratos y condiciones ambientales para que las aves afines a estas condiciones puedan distribuirse, reproducirse y alimentarse (Miller *et al.*, 2004). Sin embargo, el ser humano cuenta con un gran potencial de alterar el entorno (Jhons, 1991), reduciendo el espacio físico de los ecosistemas y subsecuentemente alterando la disponibilidad de los recursos alimenticios (Sodhí, 2002; Somasundarom & Vijayan, 2008). Para aquellas especies de aves con

baja afinidad a su entorno, los sitios desprovistos de vegetación son hábitats ideales en los cuales pueden alimentarse oportunamente (Bhadwat *et al.*, 2008). Sin embargo, las especies con mayor sensibilidad y baja movilidad requieren de condiciones más específicas para su subsistencia (Stoufferr & Bierregaard, 1995). Los bosques secundarios o selvas en regeneración pueden cubrir las demandas para estas especies, pero se debe de optar por hábitats más prístinos (Laurance, 2007).

La deforestación y el cambio de uso de suelo en las regiones tropicales desencadenan el aumento de fragmentos selváticos cada vez más pequeños, los cuales tienen menor probabilidad de sustentar la diversidad biológica y tienen mayor probabilidad de que ocurran extinciones locales (Pearman, 2002). Sin embargo, no solo podríamos perder una gran parte de la diversidad biológica, sino que también se perderán las funciones ecológicas que desarrollan los diferentes grupos taxonómicos en los trópicos (Sekercioglu, 2006; Tschamtker *et al.*, 2008). Fragmentos selváticos asociados a comunidades rurales, como el muestreo en el presente estudio, podrían ser de los últimos bastiones para mantener y conservar una parte importante de la diversidad biológica de la región, siendo relevantes desde un punto de vista biológico (González-García, 1993; Pineda-Diez *et al.*, 2012) e inclusive, social (De la Maza, 2015).

AGRADECIMIENTOS: Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada al primer autor (No. 734982) para estudios de posgrado. A ECOSUR por los fondos fiscales para el trabajo de campo. A todas(os) los revisores quienes ayudaron con sus acertados comentarios a mejorar el manuscrito. A los revisores del ECOSUR: Darío A. Navarrete Gutiérrez, Eduardo J. Naranjo Piñera, J. Luis Rangel Salazar y J. Raúl Vázquez Pérez. A J. Raúl Vázquez Pérez por la elaboración del mapa y Jack C. Eitniear por la revisión del *Abstract*. A las y los pobladores del ejido Reforma Agraria (también conocido como “Las Guacamayas”) quienes brindaron todas las comodidades para el trabajo de campo. A Rodrigo Ramírez C. por su ayuda en la identificación de la vegetación y por su invaluable amistad.

#### LITERATURA CITADA

**Almazán-Núñez, R. C., Arizmendi, M. del C., Eguiarte, L. E., Corcuera, P.** (2015) Distribution of the community of frugivorous birds along a successional gradient in a tropical dry forest in south-western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 31 (1), 57–68. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467414000601>

**Álvarez-Álvarez, E. A., Corcuera, P., Almazán-Núñez, R. C.** (2018) Spatiotemporal variation in the structure and diet types of birds assemblages in tropical dry forest in southwestern Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology*, 130 (2), 457–469. DOI: <https://doi.org/10.1676/17-009.1>

[AOU] American Ornithologist's Union. (1998) *Check-list of North American Birds*. 7th edition. American Ornithologist's Union. Washington, DC, USA, 829 pp.

**Arizmendi, M. C., Rodríguez-Flores, C., Soberanes-González, C.** (2010) White-bellied Emerald (*Amazilia candida*). Disponible en: [http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p\\_p\\_spp%4252571](http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp%4252571) (consultado 25 julio 2020).

**Arriaga-Weiss, S. L. Calmé, S., Kampichler, C.** (2008) Bird communities in rainforest fragments: guild responses to habitat variables in Tabasco, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 17 (1), 173–190. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9238-7>

**Arriaga, E. L., Aguilar, J. M., Martínez, C., Gómez, E., Loa, L. E.** (2000) Lacandona. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/Tlistado.html> (consultado 27 mayo)

**Beier, P., Drielen, M. V., Kankam, B. O.** (2002) Avifaunal collapse in West African forest fragments. *Conservation Biology*, 16 (4), 1097–1111. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01003.x>

**Bailey, S. A., Horner-Devine, M. C., Luck, G., Moore, L. A., Carmey, K. M., Anderson, S., Betrus, C., Fleishman, E.** 2004. Primary productivity and species richness: relationships among functional guilds, residency groups and vagility classes at multiple spatial scales. *Ecography*, 27: 207–217. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03631.x>

**Bank-Leite, B., Ewers, R. M., Metzger, J. P.** (2010) Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. *Oikos*, 119 (6), 918–926. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18061.x>

**Barlow, J., Haugaasen, T., Peres, C. A.** (2002) Effects of ground fires on understory bird assemblages in Amazonian forest. *Biological Conservation*, 105 (2), 157–169. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00177-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00177-X)

**Barlow, J., Mestre L., A. M., Gardner, T. A., Peres, C. A.** (2007) The value of primary, secondary and plantation forest for Amazonian birds. *Biological Conservation*, 136 (2), 212–231. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.11.021>

**Berens, D. G., Farwig, N., Schaab, G., Böhning-Gaese, K.** (2008). Exotic guavas are foci of forest regeneration in Kenyan farmland. *Biotropica*, 40 (1), 104–112. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00338.x>

**Bhagwat, S. A., Willis, K. J., Birks, H. J. B., Wittaker, R. J.** (2008) Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends in ecology & evolution*, 23 (5), 261–267. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.01.005>

**Blake, J. G., Loiselle B. A.** (2001) Bird assemblages in second-growth and old-growth forest, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts. *Auk*, 118 (2), 304–326. DOI: <https://doi.org/10.1093/auk/118.2.304>

**Blondel, J.** (2003) Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 100 (2), 223–231. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12152.x>

**Borghesio, L., Laiolo, P.** (2004) Seasonal foraging ecology in a forest avifauna of northern Kenya. *Journal of Tropical Ecology*, 20, 145–155. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467403001159>

- Brotons, L., Herrandos, S., Martín, J.** (2004) Bird assemblages in forest fragments within Mediterranean mosaics created by wildfires. *Landscape Ecology*, 19 (6), 663–675. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10980-005-0165-2>
- Carreón-Arroyo, G.** (2006) Ecología y biología de la conservación de la guacamaya roja (*Ara macao*) en la selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Carnicer, J., Abrams, P. A., Jordano, P.** (2008) Switching behavior, coexistence and diversification: comparing empirical community-wide evidence with theoretical predictions. *Ecology Letters*, 11 (8), 802–808. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01195.x>
- Challenger, A., Caballero J.** (1998) *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres en México. Pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Instituto de Ecología, y Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D.F., 847 pp.
- Chasar, A., Harrigan, R. J., Holbrook, K. M., Dietsch, T. V., Fuller, T. L., Wikelski, M., Smith, T. B.** (2014) Spatial and temporal patterns of frugivorous hornbill movements in Central Africa and their implications for rain forest conservation. *Biotropica*, 46 (6), 763–770. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12160>
- Chesser, R. T. S., Billerman, S. M., Burns, K. J., Cicero, C., Dunn, J. L., Kratter, A. W., Lovette, I. J., Mason, N. A., Rasmussen, P. C., Remsen, J. V., Stotz, D. F., Winker, K.** (2020) Sixty-first Supplement to the American Ornithological Society's Check-list of North American Birds. *The Auk*, 137 (3), 1–24. DOI: <https://doi.org/10.1093/auk/ukaa030>
- Colwell, R. K., Elsensohn, J. E.** (2014) EstimateS turns 20: statistical estimation of species richness and shared species from samples, with non-parametric extrapolation. *Ecography*, 37 (6), 609–613. DOI: <https://doi.org/10.1111/ecog.00814>
- Cox, G. W.** (2010) *Bird migration and global change*. Island Press, Washington, D. C, 304 pp.
- Dale, S., Mork, K., Solvang, R., Plumptre, A. J.** (2000) Edge effects on understory bird community in a logged forest in Uganda. *Conservation Biology*, 14 (1), 265–276. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98340.x>
- De la Maza, J.** (2015) Contribución a la conservación de las áreas naturales protegidas de la Selva Lacandona. Pp. 307–314. In: Carabias J, de la Maza J, Cadena R. (Eds.). *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias, México, Natura y Ecosistemas Mexicanos* A. C. México, D. F.
- Donoso, D. S., Grez, A. A., Simonetti, J. A.** (2004). Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation*, 115 (1), 63–70. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00094-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00094-6)
- dos Anjos, L., Schuchmann, K. L., Berndt, R.** (1997) Avifaunal composition, species richness, and status in the Tibagi river basin, Panama State, southern Brazil. *Ornitologia Neotropical*, 8 (2), 145–173.
- Eshianwata, G. W., Berens, D. G., Bleher, B., Dean, W. R. J., Böhning-Gaese, K.** (2006) Bird assemblages in isolated Ficus trees in Kenyan farmland. *Journal of Tropical Ecology*, 22 (6): 723–726. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467406003646>

**Espinosa, T. E.** (2003) ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos: Ciencia y cultura*, 52, 53–56.

**FAO** (2011) Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. *State of the world's forest*. Rome: Food and Agriculture Organization. FAO y UNEP. Roma, Italia, 214 pp.

**Ferger, S. W., Böhning-Gaese, K., Wilcke, W., Oelmann, Y., Schleuning, M.** (2013) Distinct carbon sources indicate strong differentiation between tropical forest and farmland bird communities. *Oecologia*, 171 (2), 473–486. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-012-2422-9>

**Fernández-Montes de Oca, A., Gallardo-Cruz, A., Martínez, M.** (2015) Deforestación en la región Selva Lacandona. Pp. 61–68. In: Carabias J, de la Maza J., R. Cadena R. (Eds.). *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias, México, Natura y Ecosistemas Mexicanos*. Natura Mexicana, México, D. F.

**Forshaw, J. M., Cooper, W. T.** (1977) *Parrots of the World*. T. H. F. Publications, Inc., N. J, 574 pp.

**Foster, M. S.** (1977) Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. *Ecology*, 58 (1), 73–85. DOI: <https://doi.org/10.2307/1935109>

**French, K., Major, R., Hely, K.** (2005) Use of native and exotic garden plants by suburban nectarivorous birds. *Biological Conservation*, 121 (4), 545–559. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.06.004>

**González, Q., C. P., Pérez, A.** (2015) Desarrollo sostenible en la Selva Lacandona: análisis de tres proyectos de conservación biológica. CONABIO. *Biodiversitas*, 123, 1–6.

**González-García, F.** (1993) Avifauna de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 55, 1–86. DOI: <https://doi.org/10.21829/azm.1993.55551676>

**González-Salazar, C., Martínez-Meyer, E., López-Santiago, G.** (2014) A hierarchical classification of trophic guilds for North American birds and mammals. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85 (3), 931–941. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.38023>

**Good, P.** (2000) *Permutation test: A practical guide to resampling methods for testing hypotheses*. Springer Science & Business Media, 277 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2346-5>

**Gotelli, N. J., Colwell, R. K.** (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters*, 4 (4), 379–391. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>

**Gray, M. A., Baldauf, S. L., Mayhew, P. J., Hill, J. K.** (2007) The response of avian feeding guilds to tropical forest disturbance. *Conservation Biology*, 21 (1), 133–141. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00557.x>

**Hammer, O., Harper, D. A. T., Ryan, P. D.** (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4: 1–9.

**Hansen, M. C., Potatov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, J. S., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A. V., Chini, L.,**

- Townshend, J. R. G.** (2013) High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342 (6160), 850–853. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Herrera, C. M., García, D.** (2009) The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: being alone is not always so sad. *Biological Conservation*, 142 (1), 149–158. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.10.008>
- Hill, J. K., Hamer, K. C.** (2004) Determining impacts of habitats modification on diversity of tropical forest fauna: the importance of spatial scale. *Journal of Applied Ecology*, 41 (4), 744–754. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00926.x>
- Hodgson, A. P., French, K., Major, R. E.** (2007) Avian movement across abrupt ecological edges: differential responses to housing density in an urban matrix. *Landscape and Urban Planning*, 79 (3-4), 266–272. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.02.012>
- Holmes, R. T.** (1990) Food resource availability and use in forest bird communities: a comparative view and critique. Pp. 387–394. In: Keast A. (Ed.). *Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities*. SPB Academic Publishing bv, The Hague, Netherlands.
- Holmes, R. T., Recher, H. F.** (1986) Determinants of guild structure in forest birds communities: An intercontinental comparison. *The Condor*, 88 (4): 427–439. DOI: <https://doi.org/10.2307/1368268>
- Howell, S. N., Webb S.** (1995) *A guide of the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press, 851 pp.
- INEGI** (2005) Instituto Nacional de Geografía y Estadística. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Marqués de Comillas, Chiapas. Disponible en: [http://www.3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos\\_geograficos/07/07116](http://www.3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/07/07116) (consultado 01 mayo 2020)
- INEGI** (2015) Instituto Nacional de Geografía y Estadística. Catálogo de claves de entidades federativas, municipios y localidades. Disponible en: <http://geoweb.inegi.org.mx/mgn2k/catalogo.jsp> [consultado 01 Mayo 2020].
- Jaksic, F. M.** (1981) Abuse and misuse of the term “guild” in ecological studies. *Oikos*, 37: 397–400. DOI: <https://doi.org/10.2307/3544138>
- Jhons, A. D.** (1991) Responses of Amazonian rain forest birds to habitat modification. *Journal of Tropical Ecology*, 7 (4): 417–437. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400005812>
- Karr, J. R.** (1976) Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *The American Naturalist*, 110 (976), 973–994. DOI: <https://doi.org/10.1086/283121>
- Karr, J. R., Robinson, S. K., Blake, J. G., Bierregaard, R. O.** (1990) Birds of four neotropical forest. Pp: 237–272. In: A. H. Gentry. (Ed). *Four Neotropical Rainforest*. New Haven, Yale University Press.
- Kattan, G. H., Álvarez-Lopez, H., Giraldo, M.** (1994) Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology*, 8 (1), 138–146. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08010138.x>

- Kissling, W. D., Böhning-Gaese, K., Jetz, W.** (2009) The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecology and Biogeography*, 18 (2), 150–162. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00431.x>
- Kissling, W. D., Rahbek, C., Böhning-Gaese, K.** (2007) Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274 (1611), 799–808. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0311>
- Kissling, W. D., Sekercioglu, C. H., Jetz, W.** (2012) Bird dietary guild richness across latitudes, environments and biographic regions. *Global Ecology and Biogeography*, 21 (3), 328–340. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00679.x>
- Koran, M., Kropil, R.** (2014) What are ecological guilds? Dilemma of guilds concepts. *Russian Journal of Ecology*, 45 (5), 445–447. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1067413614050178>
- Laurance, W. F.** (2001) The effects of roads and their edges on the movement patterns and community composition of understory rainforest birds in central Amazonia, Brazil. Ph. D. thesis. University of New England, Armidale, Australia.
- Laurance, W. F.** (2007) Have we overstated the tropical biodiversity crisis? *Trends in Ecology and evolution*, 22 (2), 65–70. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.014>
- Laurance, W. F., Bierregaard, R. O. Jr., Gascon, C., Didham, R. K., Smith, A. P., Lynam, A. J., Viana, V. M., Lovejoy, T. E., Sieving, K. E., Sites, J. W., Andersen, M., Tocher, M. D., Kramer, E. A., Restrepo, C., Moritz, C.** (1997) Tropical forest fragmentation: Synthesis of a diverse and dynamic discipline. Pp: 502–514. In: W. F. Laurance, R. O. Jr. Bierregaard (Eds.). *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press.
- Laurance, S. G., Stouffer, P. C., Laurance, W. F.** (2004) Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. *Conservation Biology*, 18 (4), 1099–1109. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00268.x>
- Lees, A. C., Peres, C. A.** (2008) Avian life-history determinants of local extinction risk in a hyper-fragmented neotropical forest landscape. *Animal conservation*, 11 (2), 128–137. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00162.x>
- Legendre, P., Oksanen, J., ter Braak, C. F.** (2011) Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 2 (3), 269–277. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00078.x>
- Levey, D. J., Moermond, T. C., Denslow, J. S.** (1984) Fruit choice in neotropical birds: the effects of distance between fruits on preference patterns. *Ecology*, 65 (3), 844–850. DOI: <https://doi.org/10.2307/1938058>
- Levey, D. R., Estrada, A., Enríquez, P. L., Navarro-Singüenza A. G.** (2021) The importance of forest-nonforest transition zones for avian conservation in a vegetation disturbance gradient in the northern neotropics. *Tropical Conservation Science*, 14, 1–14. DOI: <https://doi.org/10.1177/19400829211008087>
- Leyequién, E., Hernández-Stefannoni, J. L., Santamaría-Rivero, W., Dupuy-Rada, J. M., Chable-Santos, J. B.** (2014) Effects of tropical successional forest on bird feeding guilds. Pp: 177–202. In: N. Nakagoshi, J. A. Mabuhay (Eds.). *Designing Low Carbon Societies in Landscapes*. Springer, Tokyo, Japan.

- Loiselle, B. A., Blake, L. G.** (1991) Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology*, 72 (1), 180–193. DOI: <https://doi.org/10.2307/1938913>
- Luck, G.W., Daily, G. C.** (2003) Tropical countryside bird assemblages: richness, composition, and foraging differ by landscape context. *Ecological Applications*, 13 (1), 235–247. DOI: [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0235:TCBARC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0235:TCBARC]2.0.CO;2)
- MacGregor-Fors, I., Morales-Pérez, L., Quesada, J., Schondube, J. E.** (2010) Relationship between the presence of House Sparrow (*Passer domesticus*) and neotropical bird community structure and diversity. *Biological Invasions*, 12 (1), 87–96. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9432-5>
- MacGregor-Fors, I., Schondube, J. E.** (2011) Use of tropical dry forest and agricultural areas by Neotropical bird communities. *Biotropica*, 43 (3), 365–370. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00709.x>
- MacGarigal, K., McComb, W.** (1995) Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecological Monographs*, 65 (3), 235–260. DOI: <https://doi.org/10.2307/2937059>
- MacNally, R.** (1994) Habitat specific guild structure of forest birds in southeastern Australia: a regional scale perspective. *Journal of Animal Ecology*, 63 (4): 988–1001. DOI: <https://doi.org/10.2307/5275>
- McCullagh, P., Nelder, J. A. (1983) Quasi-likelihood functions. *Annals of Statistics*, 11 (1), 59–67. DOI: <https://doi.org/10.1214/aos/11176346056>
- Magurran, A. E.** (1998) *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>
- Márquez, R. C.** (2002) Apropiación del territorio y gestión de recursos forestales. Estudio de caso en ejidos de Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas. *Estudios Agrarios*, 8 (19), 9–39.
- Miller, J. R., Dixon, M. D., Turner, M. G.** (2004) Response of avian communities in large-river floodplains to environmental variation at multiple scales. *Ecological Applications*, 14 (5), 1394–1410. DOI: <https://doi.org/10.1890/02-5376>
- Mulwa, R. K., Neuschulz, E. L., Bohning-Gaese, K., Schleuning M.** (2013) Seasonal fluctuations of resource abundance and avian feeding guilds across forest-farmland boundaries in tropical Africa. *Oikos*, 122 (4), 524–532. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20640.x>
- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F, Gordillo-Martínez, A., Peterson, A. T., Berlanga-García, H., Sánchez-González, L. A.** (2014) Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, S476–S495. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.41882>
- Nocedal, J.** (1980) Avifauna de la región Lacanjá-Chansayab, Selva Lacandona, Chiapas. Pp. 11–41. In: P. Reyes-Castillo (Ed.). *Estudios ecológicos en el trópico mexicano*. Instituto de Ecología A. C., México.
- O’Connell, T. J., Jackson, L. E., Brooks, R. P.** (2000) Bird guilds as indicators of ecological condition in central Appalachians. *Ecological Applications*, 10 (6), 1706–1721. DOI: [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[1706:BGAI0E\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[1706:BGAI0E]2.0.CO;2)
- O’Hara, R., Kotze, J.** (2010) Do not long-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution*, 1 (2), 118–122. DOI: <https://doi.org/10.1038/npre.2010.4136.1>

- Olivier, P. I., Van Aarden, R. J.** 2016. The response of bird feeding guilds to forest fragmentation reveals conservation strategies for a critically endangered African eco-region. *Biotropica*, 49 (2), 268–278.
- Pearman, P. B.** (2002) The scale of community structure: habitat variation and avian guilds in tropical forest understory. *Ecology Monography*, 72, 19–39. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0019:TSOCSH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0019:TSOCSH]2.0.CO;2)
- Pettingill, O. S.** (1969) *Ornithology in laboratory and field*. Fourth edition. Burgess, Minneapolis, Minnesota, USA, 544 pp.
- Pineda-Diez de B., E., León-Cortés, J. L., Rangel-Salazar, J. L.** (2012) Diversity of birds feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in a human-modified landscape in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 28, 369–376. DOI: <https://doi.org/10.1017/S026646741200034X>
- Poulin, B., Lefebvre, G., McNeil, R.** (1992) Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology*, 73 (6), 2295–2309. DOI: <https://doi.org/10.2307/1941476>
- Poulin, B., Lefebvre, G., McNeil, R.** (1993) Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habitats. *Ibis*, 135 (4), 432–441. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1993.tb02116.x>
- Poulin, B., Lefebvre, G., McNeil, R.** (1994) Characteristics of feeding guilds and variation in diets of birds species of three adjacent tropical sites. *Biotropica*, 26 (2), 187–197. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388808>
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martín, T. E., DeSante, D. F., Milá, B.** (1996) *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Albany, CA: US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station, 51 pp.
- Raman, T. R., Rawat, G. S., Johnsingh, A. J. T.** (1998) Recovery of tropical rainforest avifauna in relation to vegetation succession following shifting cultivation in Mizoram, north-east India. *Journal of Applied Ecology*, 35, 214–231. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00297.x>
- Raman, T. R., Sukumar, R.** (2002) Responses of tropical rainforest birds to abandoned plantations, edges and logged forest in the Western Ghats, India. *Animal Conservation*, 5 (3), 201–216. DOI: <https://doi.org/10.1017/S1367943002002251>
- Ramírez-Albores, J. E.** (2006) Variación en la composición de comunidades de aves en la Reserva de Montes Azules, Selva Lacandona y áreas adyacentes, Chiapas, México. *Biota Neotropical*, 6 (2), 1–19. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032006000200019>
- Rangel-Salazar, J. L., Enríquez, P. L., Altamirano-González-Ortega, M. A., Macías-Caballero, C., Castillejos-Castellanos, E., González-Domínguez, P., Martínez-Ortega, J. A., Vidal-Rodríguez, R. M.** (2013) Diversidad de aves: un análisis especial. Pp: 329-337. In: Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO; Ed.). *La biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Gobierno del Estado de Chiapas, México.
- Rangel-Salazar, J. L., Enríquez, P. L., Sántiz L., E. C.** (2009) Variación de la diversidad de aves de sotobosque en el Parque Nacional Lagos de Montebello, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 25 (3), 479–495. DOI: <https://doi.org/10.21829/azm.2009.253655>

- Recher, H. F., Davis, W. E.** (1998) The foraging profile of a wandoo Woodland avifauna in early spring. *Austral Ecology*, 23(6), 514–527. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1998.tb00762.x>
- Remsen, J. V., Stiles, R. G., Scott, P. E.** (1986) Frequency of arthropods in stomachs of tropical hummingbirds. *Auk*, 103 (2), 436–444.
- Renjifo, L. M.** (1999) Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conservation Biology*, 13 (5), 1124–1139. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98311.x>
- Renjifo, L. M.** (2001) Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of subandean bird species. *Ecology Applications*, 11 (1), 14–31. DOI: [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0014:EONAAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0014:EONAAL]2.0.CO;2)
- Robison, M. H.** (1969) The defensive behavior of some orthopteroid insects from Panama. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 121, 281–303.
- Ronchi-Virgolini, A. L., Lorenzón, R. E., Blake, J. G., Beltzer, A. H.** (2013) Temporal variation of bird assemblages in a wetland: influence of spatial heterogeneity. *Avian Biology Research*, 6 (3), 198–206. DOI: <https://doi.org/10.3184/175815513X13739097841679>
- Root, R. B.** (1967) The niche exploitation pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37 (4), 317–350. DOI: <https://doi.org/10.2307/1942327>
- Rosenberg, K. V.** (1993) Diet selection in Amazonian antwrens: consequences of substrate specialization. *The Auk*, 110 (2), 361–375. DOI: <https://doi.org/10.1093/auk/110.2.361>
- Ruiz-Bruce-Taylor, M. D. M., Rangel-Salazar, J. L., Enríquez, P. L., León-Cortés, J. L., García-Estrada, C.** (2017) Variation in hierarchical guild structure between two bird assemblages of a wetland in the Mexican Pacific. Digital Appendix 2. *Revista de Biología Tropical*, 65, 1540–1553. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v65i4.26266>
- Santamaría-Rivero, W., Leyequién, E., Hernández-Stefanoni, J. L., Wood, P.** (2016) Influence of landscape structure and forest age on the richness and abundance of different bird feeding guilds and forest-dependent birds in a seasonal dry tropical forest of Yucatan, Mexico. *Tropical Ecology*, 57 (2), 313–332.
- Sekercioglu, C. H.** (2002) Effects of forestry practices on vegetation structure and bird community of Kibale National Park, Uganda. *Biological Conservation*, 107 (2), 229–240. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00097-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00097-6)
- Sekercioglu, C. H.** (2006) Ecological significance of bird populations. Pp. 15–34. In: J. Del Hoyo, A. Elliot, D. Christie (Eds.). *Handbook of the birds of the world – Volume 11: Old world flycatchers to old world warblers*. Lynx, Barcelona, Spain.
- Sekercioglu, C. H.** (2012) Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forest, agroforest and agricultural areas. *Journal of Ornithology*, 153 (1), 153–161. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0869-4>
- Sekercioglu, C. H., Ehrlich, P. R., Daily, G. C., Aygen, D., Goehring D., Sandí, R. F.** (2002) Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99 (1), 263–267. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.012616199>

**SEMARNAT** (2019) Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT. Modificación del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2019, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre del 2010. Disponible en: [https://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5578808&fecha=14/11/2019](https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5578808&fecha=14/11/2019) (consultado 12 de mayo 2021).

**SEMARNAT-INECOL-CONABIO.** (1995) Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca-Instituto Nacional de Ecología-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Reservas de la Biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. Disponible en: <https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/reservasBiosfera1.pdf> (consultado 07 enero 2021).

**Snow, D. W., Texeira, D. L.** (2005) Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie*, 123 (4), 446–450. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01643279>

**Sohdi, N. S.** (2002) A comparison of birds communities of two fragmented and two continuous Southeast Asian rainforest. *Biodiversity and Conservation*, 11 (6), 1105–1119. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1015869106512>

**Somasundaram, S., Vijayan, L.** (2008) Foraging behavior and guild structure of birds in montane wet temperate forest of the Palni Hills, South India. *Podoces*, 3 (1/2), 79–91.

**Stegen, J. C., Swenson, N. G., Valencia, R., Enquist, B. J., Thompson, J.** (2009) Above-ground forest biomass is not consistently related to wood density in tropical forest. *Global Ecology and Biogeography*, 18 (5), 617–625. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00471.x>

**Stotz, D., Fitzpatrick, J., Parker III, T., Moskovits, D.** (1996) *Ecology and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, USA, 478 pp.

**Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O.** (1995) Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology*, 9 (5), 1085–1094. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.9051072.x-i1>

**Symes, C. T., Wirminghaus O., Downs, C. T., Louette, M.** (2002) Species richness and seasonality of forest avifauna in tree South African Afromontane forest. *Ostrich*, 73 (3), 106–113. DOI: <https://doi.org/10.1080/00306525.2002.11446738>

**Tejada-Cruz, C., Sutherland, W. J.** (2004) Bird responses to shade coffee production. *Animal Conservation*, 7(2), 169–179. DOI: <https://doi.org/10.1017/S1367943004001258>

**ter Braak, C. F., Smilauer, P.** (1998) *CANOCO Reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Microcomputer Power. Ithaca, New York, 352 pp.

**Terborgh, J., Robinson, S.** (1986) Guilds and their utility in ecology. Pp 65–90. *In*: J. Kikkawa, D. J. Anderson (Eds). *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications.

- Tscharntke, T., Sekercioglu, C. H., Dietsch, T. V., Sodhi, N. S., Hoehnand, P., Tylianakis, J. M.** (2008) Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology*, 89 (4), 944–951. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-0455.1>
- Ver Hoef, J. M., Boveng, P. L.** (2007) Quasi-Poisson vs. negative binomial regression: how should we model overdispersed count data? *Ecology*, 88 (11), 2766–2772. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-0043.1>
- Vetter, D., Hansbauer, M., Végvári, Z., Storch, I.** (2011) Predictors of forest fragmentation sensitivity in neotropical vertebrates: a quantitative review. *Ecography*, 34 (1), 1–8. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06453.x>
- Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M., Umaña, A. M.** (2004) *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Programa de inventarios de biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia, 236 pp.
- Warkentin, I. G., Greenberg, R., Salgado-Ortiz, J.** (1995) Songbird use of gallery woodlands in recently cleared and older settled landscapes of the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, 9, 1095–1106. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.951095.x>
- Watson, J. E. M., Whittaker, R. J., Dawson, T. P.** (2004) Avifaunal responses to habitat fragmentation in the threatened littoral forest of south-eastern Madagascar. *Journal of Biogeography*, 31 (11), 1791–1807. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01142.x>
- Wiens, J. A., Rotemerry, J. T.** (1981) Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecological Monographs*, 51(1), 21–41. DOI: <https://doi.org/10.2307/2937305>
- Wilkinson, L., Friendly, M.** (2009) The history of the cluster heat map. *The American Statistician*, 63 (2), 179–184. DOI: <https://doi.org/10.1198/tas.2009.0033>
- Wirringhaus, J. O., Downs, C. T., Symes, C. T., Perrin, M. R.** (2001) Fruiting in two Afromontane forest in KwaZulu-Natal, South Africa: the habitat type of the endangered Cape Parrot *Poicephalus robustus*. *South African Journal of Botany*, 6 (2), 325–332. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)31136-4](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)31136-4)
- Young, K. M., Daniels, C. B., Johnston, G.** (2007) Species of street tree is important for southern hemisphere bird trophic guilds. *Austral Ecology*, 32 (5), 541–550. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01726.x>

**Cuadro 1.** Variables registradas en los puntos de vegetación en el ejido Reforma Agraria, mpio. de Marqués de Comillas, Chiapas. S= riqueza de especies, N.A.= número de árboles, H'= índice de diversidad de Shannon, ICI-ICS= intervalos de confianza inferior y superior del índice de diversidad de Shannon,  $\bar{X}$  altura= altura promedio de los árboles,  $\bar{X}$  DAP= diámetro a la altura de pecho promedio de los árboles,  $\bar{X}$  área basal= área basal promedio de los árboles,  $\bar{X}$  densidad= densidad promedio (número de individuos/25m<sup>2</sup>) de los árboles y  $\bar{X}$  % sombra= porcentaje promedio de sombra. Sitios: SCR= selva con regeneración, ECO= ecotono, y POB= poblado.

Sitio	S	N.A.	H'	ICI-ICS	$\bar{X}$ altura (m)	$\bar{X}$ DAP (cm)	$\bar{X}$ área basal (m <sup>2</sup> )	$\bar{X}$ densidad (ind/25 m <sup>2</sup> )	$\bar{X}$ sombra (%)
<b>SCR</b>	12	27	2.23	1.87-2.37	15.25	82.96	0.54	0.18	84%
<b>ECO</b>	19	24	2.89	2.28-2.81	11.4	70	0.38	0.15	54%
<b>POB</b>	12	14	2.44	1.87-2.44	7.4	87.67	0.60	0.09	32%

**Cuadro 2.** Riqueza de especies y abundancia de individuos de cada GT en las tres condiciones ambientales muestreadas. GT's códigos: CRNc= carnívoros aéreos, CRNcs= carnívoros capturadores sobre el suelo, FRGes= frugívoros del estrato medio y alto, FRGsei= frugívoros del estrato inferior y suelo, GRNsm= granívoros del suelo y malezas, GRNeis= granívoros del estrato medio y alto, INSeD= insectívoros por encima del dosel, INSdd= insectívoros por debajo del dosel, INSex= insectívoro excavador, INSlc= insectívoro de corteza, INSGl= insectívoro a ras del suelo, INSei= insectívoro del estrato inferior, INSem= insectívoro del estrato medio, INSeS= insectívoro del estrato superior y NCT= nectarívoros. Sitios: SCR= selva con regeneración, ECO= ecotono y POB= poblado.

GT's	SCR		ECO		POB	
	Riqueza	Abundancia	Riqueza	Abundancia	Riqueza	Abundancia
CRNc	0	0	1	1	0	0
CRNcs	0	0	1	1	0	0
FRGes	7	16	24	171	15	239
FRGsei	5	14	2	3	0	0
GRNeis	0	0	1	3	0	0
GRNsm	1	2	9	103	7	82
INSDd	4	9	7	11	9	34
INSeD	0	0	2	6	2	8
INSei	7	24	7	24	4	8
INSem	5	10	4	7	1	3
INSeS	17	80	19	45	8	38
INSex	5	21	6	30	5	27
INSGl	2	7	4	7	9	133
INSlc	7	58	5	34	3	7
NCT	4	19	9	37	9	62
Total:	11 (64)	260	15 (101)	483	11 (72)	641

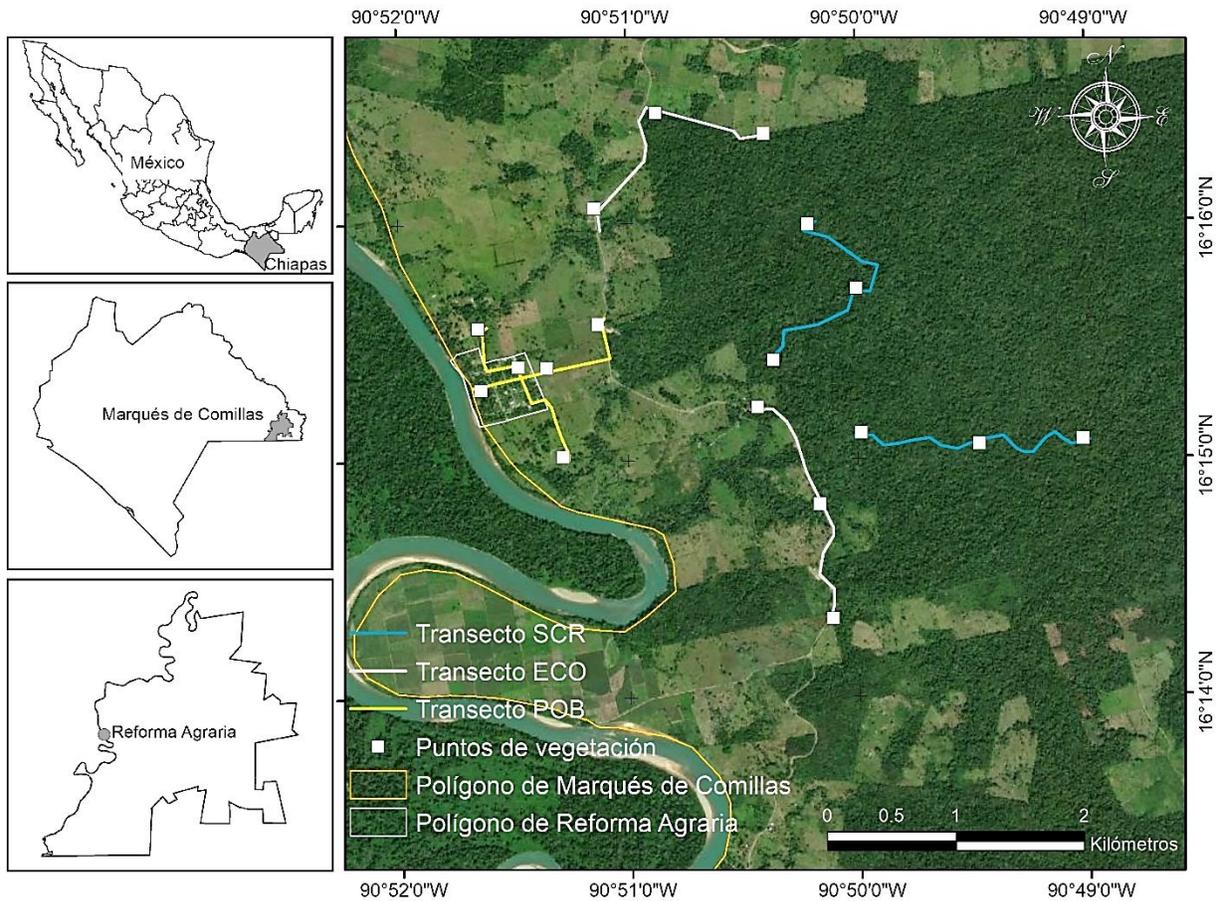
**Cuadro 3.** Variación de las abundancias de los GT's en las tres condiciones ambientales, con base en los Modelos Lineales Generalizados Mixtos. MGLM= Valor del Modelo Lineal Generalizado Mixto, g. l.= grados de libertad, \*= tamaño de la muestra, N/A= no aplica, \* diferencias estadísticamente significativas. GT's códigos: CRNc= carnívoros aéreos, CRNcs= carnívoros capturadores sobre el suelo, FRGes= frugívoros del estrato medio y alto, FRGsei= frugívoros del estrato inferior y suelo, GRNsm= granívoros del suelo y malezas, GRNeis= granívoros del estrato medio y alto, INSei= insectívoros por encima del dosel, INSdd= insectívoros por debajo del dosel, INSex= insectívoro excavador, INSlc= insectívoro de corteza, INSGl= insectívoro recolectores del suelo, INSei= insectívoro del estrato inferior, INSem= insectívoro del estrato medio, INSei= insectívoro del estrato superior y NCT= nectarívoros. Sitios: SCR= selva con regeneración, ECO= ecotono y POB= poblado.

GT's	MGLM (g. l.)	p valor	Sitios comparados	MGLM (g. l.)	p valor	Sitios comparados
CRNc	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
CRNcs	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
FRGes	3.2 (2; 90*)	0.04*	SCR, ECO y POB	16.09 (1; 60*)	0.0002*	SCR ≠ ECO
				4.94 (1; 60*)	0.030*	SCR ≠ POB
				0.44 (1; 60*)	0.51	ECO = POB
FRGsei	1.99 (2; 18*)	0.17	SCR, ECO y POB	2.70 (1; 12*)	0.13	SCR = ECO
				0.00 (1; 12*)	0.99	SCR = POB
				0.00 (1; 12*)	0.99	ECO = POB
GRNeis	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
GRNsm	1.78 (2; 36*)	0.18	SCR, ECO y POB	3.82 (1; 24*)	0.06	SCR = ECO
				4.28 (1; 24*)	0.05*	SCR ≠ POB
				0.19 (1; 24*)	0.66	ECO = POB
INSdd	3.13 (2; 45*)	0.05*	SCR, ECO y POB	0.10 (1; 30*)	0.76	SCR = ECO
				3.20 (1; 30*)	0.09	SCR = POB
				3.52 (1; 30*)	0.07	ECO = POB
INSei	0.89 (2; 39*)	0.42	SCR, ECO y POB	0.00 (1; 6*)	0.99	SCR = ECO
				0.00 (1; 6*)	0.99	SCR = POB
				0.06 (1; 6*)	0.81	ECO = POB
INSem	0.76 (2; 18*)	0.49	SCR, ECO y POB	0.00 (1; 26*)	0.99	SCR = ECO
				1.81 (1; 26*)	0.19	SCR = POB
				1.81 (1; 26*)	0.19	ECO = POB
INSei	1.4 (2; 102*)	0.25	SCR, ECO y POB	0.28 (1; 12*)	0.61	SCR = ECO
				1.38 (1; 12*)	0.27	SCR = POB
				0.62 (1; 12*)	0.45	ECO = POB
INSei	1.4 (2; 102*)	0.25	SCR, ECO y POB	2.47 (1; 68*)	0.12	SCR = ECO
				1.68 (1; 68*)	0.20	SCR = POB

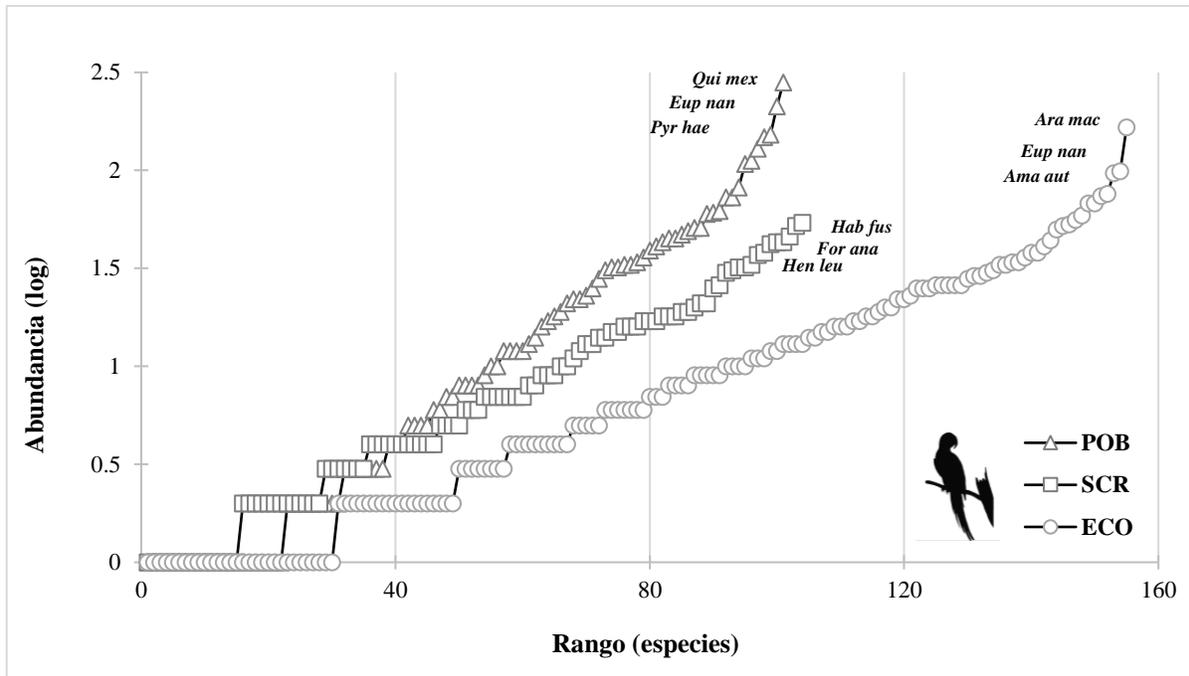
				0.09 (1; 68*)	0.77	ECO = POB
				0.38 (1; 16*)	0.55	SCR = ECO
INSex	0.14 (2; 24*)	0.87	SCR, ECO y POB	0.11 (1; 16*)	0.75	SCR = POB
				0.02 (1; 16*)	0.88	ECO = POB
				0.00 (1; 24*)	0.99	SCR = ECO
INSgl	3.15 (2; 35*)	0.05*	SCR, ECO y POB	2.28 (1; 24*)	0.15	SCR = POB
				2.39 (1; 24*)	0.14	ECO = POB
				0.62 (1; 14*)	0.45	SCR = ECO
INSlc	2.08 (2; 20*)	0.15	SCR, ECO y POB	3.71 (1; 14*)	0.08	SCR = POB
				3.37 (1; 14*)	0.09	ECO = POB
				0.9 (1; 22*)	0.35	SCR = ECO
NCT	0.97 (2; 32*)	0.39	SCR, ECO y POB	1.54 (1; 22*)	0.22	SCR = POB
				0.43 (1; 22*)	0.52	ECO = POB

**Cuadro 4.** Autovalores y porcentaje de varianza explicado por el Análisis de redundancia (RDA), correcciones de Pearson (r) entre las variables empleadas (climáticas, fisionomía de la vegetación y de la avifauna) y los tres ejes canónicos. También se presenta el resultado de la prueba de Monte Carlo. Z (variable)= variable estandarizada.

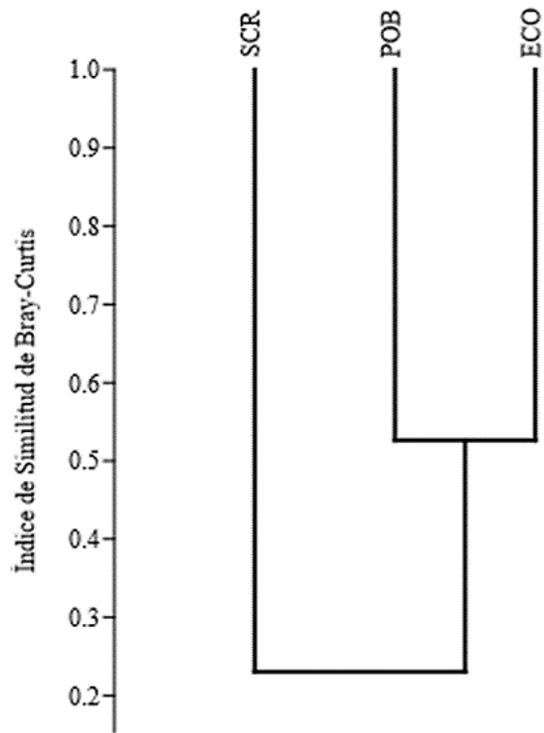
<b>Análisis de Redundancia</b>	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 3</b>
Autovalores	0.80	0.53	0.02
Correlación especies-variables	0.78	0.69	0.22
Varianza porcentual acumulada	26.66	44.46	45.36
<b>Variables de la avifauna</b>			
Z Altura (Aves)	0.06	-0.08	0.02
Z Posición	0.07	-0.02	-0.07
<b>Variables climáticas</b>			
Z Humedad absoluta	0.09	-0.05	0.03
Z Humedad relativa	0.08	-0.05	0.03
Z Intensidad luminosa	-0.09	-0.00	0.02
Z Nubosidad	-0.02	0.02	-0.01
Z Ruido ambiental	0.04	-0.03	0.02
Z Temperatura	0.09	0.02	0.00
Z Velocidad del viento	-0.17	0.08	-0.02
<b>Variables de la vegetación</b>			
Z Altura de los árboles	0.22	-0.23	0.01
Z Área basal	0.02	0.07	0.00
Z Cobertura sombra	0.25	-0.29	-0.00
Z DAP	0.09	0.07	0.00
Z Densidad de árboles	0.13	-0.27	0.00
Z Índice de diversidad de Shannon	-0.24	-0.32	-0.01
Z Número de estratos	0.21	-0.31	-0.00
<b>Prueba de Monte Carlo (999 permutaciones)</b>			
	<i>F</i>	<i>p</i> -valor	
Significancia de todos los ejes	41.15	0.001	



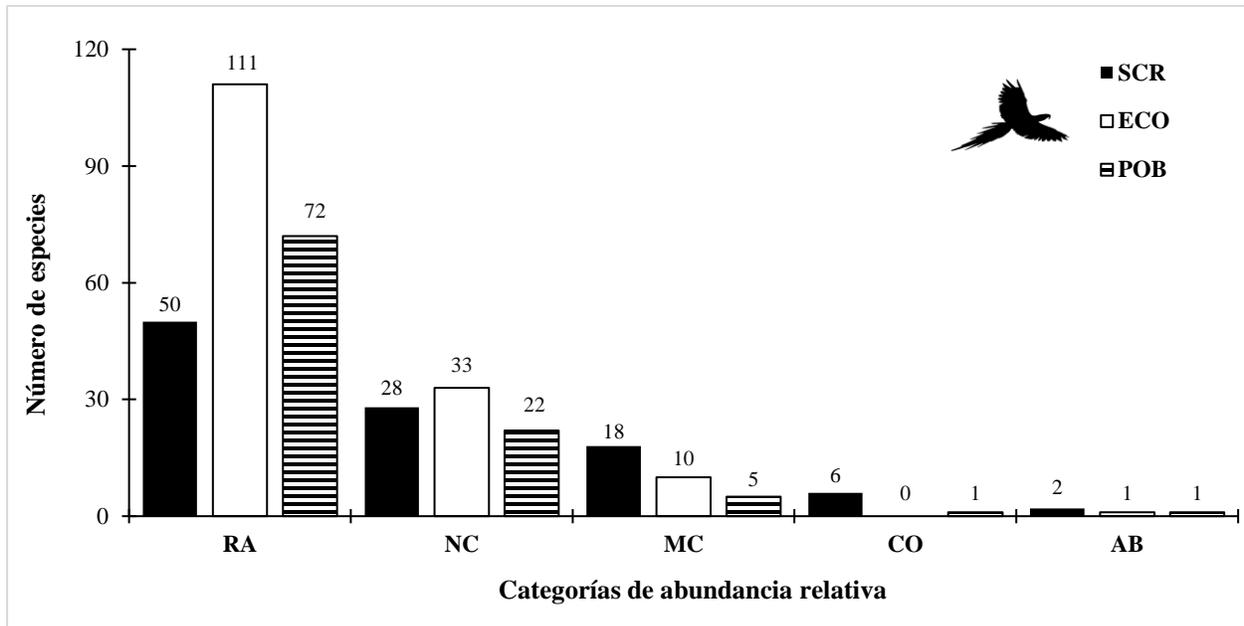
**Figura 1.** Transectos avifaunísticos, puntos de vegetación y ubicación del ejido Reforma Agraria, Municipio Marqués de Comillas, Chiapas, México.



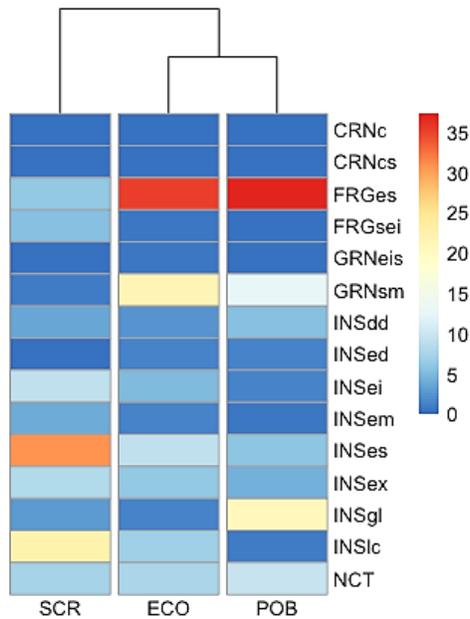
**Figura 2.** Curvas de rango-abundancia de las comunidades avifaunísticas del ejido Reforma Agraria y sus alrededores, mpio. de Marqués de Comillas, Chiapas, correspondientes a los cuatro meses muestreados. *Qui mex*= *Quiscalus mexicanus*, *Eup nan*= *Eupsittula nana*, *Pyr hae*= *Pyrilia haematotis*, *Hab fus*= *Habia fuscicauda*, *For ana*= *Formicarius analis*, *Hen leu*= *Henicorhina leucosticta*, *Ara mac*= *Ara macao*, *Ama aut*= *Amazona autumnalis*. Sitios: SCR= selva con regeneración, ECO= ecotono y POB= poblado.



**Figura 3.** Índice de similitud de Bray-Curtis basado en las comunidades avifaunísticas de la SCR (selva con regeneración), POB (poblado) y ECO (ecotono), del ejido Reforma Agraria y sus alrededores, mpio. de Marqués de Comillas, Chiapas.



**Figura 4.** Número de especies dentro de cada categoría de abundancia relativa, según Pettingill (1969). Ra= rara, NC= no común, MC= moderadamente común, CO= común y AB= abundante, correspondientes a los cuatro meses muestreados en el ejido de Reforma Agraria y sus alrededores, mpio. de Marqués de Comillas, Chiapas. Sitios: SCR= selva con regeneración, ECO= ecotono y POB= poblado.



**Figura 5.** Mapa de calor generado de las abundancias relativas de las especies de aves en los 15 GT's (filas) en las tres condiciones ambientales (columnas). Códigos GT's: CRNc= carnívoros aéreos, CRNcs= carnívoros capturadores sobre el suelo, FRGes= frugívoros del estrato medio y alto, FRGsei= frugívoros del estrato inferior y suelo, GRNsm= granívoros del suelo y malezas, GRNeis= granívoros del estrato medio y alto, INSeD= insectívoros por encima del dosel, INSdd= insectívoros por debajo del dosel, INSex= insectívoro excavador, INSlc= insectívoro de corteza, INSgl= insectívoro a ras del suelo, INSei= insectívoro del estrato inferior, INSem= insectívoro del estrato medio, INSES= insectívoro del estrato superior, NCT= nectarívoros. Sitios: SCR= selva con regeneración, ECO= ecotono y, POB= poblado.



# CAPÍTULO 3

## Conclusiones generales

*Comunidades de aves.* La riqueza avifaunística registrada en el presente estudio (201 especies) es una cifra importante, tomando en cuenta que solo se tuvo acceso a una pequeña superficie de la reserva ejidal (~ 35 ha), sus ecotonos (~ 30 ha) y un pequeño poblado (~ 20 ha). Debido a la riqueza de especies de aves registradas en el ejido Reforma Agraria y sus cercanías, se podría considerar a este sitio como sobresaliente para la diversidad de aves en el estado de Chiapas.

El ecotono (ECO) presentó el mayor número de especies de aves. La combinación de sitios perturbados (potreros, tierras de cultivo, asentamientos humanos) y sitios poco perturbados pueden contribuir a esta riqueza avifaunística, donde se pueden registrar aves típicas de sitios abiertos (p. ej. semilleros, papamoscas, golondrinas) y especies con afinidad forestal (p. ej. trepatroncos, tangaras, rapaces diurnas).

Aunque en la selva con regeneración (SCR) se registró una riqueza de aves inferior a la observada en el ecotono, la composición de especies entre ambientes fue diferente. En la selva con regeneración se registró a las especies altamente sensibles a los cambios ambientales (p. ej. Hojarasquero Oscuro, Piranga Hormiguera Corona Roja, Tangara Capucha Negra, Trepatroncos Barrado) y fueron especies que no se registraron en el ecotono. Además, las especies que están en alguna categoría de riesgo de conservación fueron más abundantes al interior de la selva con regeneración (p. ej. Mosquero Real, Coa Cola Oscura, Colibrí Ermitaño Enano) que en el ecotono o el poblado.

*Gremios tróficos.* Al igual que las comunidades de aves, los gremios tróficos estuvieron mejor representados en el ecotono (15), y en menor medida en el poblado (11) y la selva con regeneración (11). La diversidad de plantas registradas en el ecotono estuvo correlacionada con el número de gremios tróficos. En el poblado se registró la mayor abundancia de individuos en los gremios tróficos, atribuible a la presencia de especies gregarias (p. ej. golondrinas, loros, palomas, pericos).

De manera global, los insectívoros que se alimentan en los diferentes estratos de la vegetación, los insectívoros limpiadores de corteza y los frugívoros del estrato inferior y del suelo, declinaron su riqueza y abundancia conforme la estructura de la vegetación se simplificaba. Por el contrario, los frugívoros del estrato medio y superior, los insectívoros recolectores del suelo, los granívoros del suelo y malezas y los nectarívoros, fueron comunes en las zonas abiertas y semiabiertas.

La riqueza y abundancia de los insectívoros del estrato superior, medio e inferior, los limpiadores de corteza y los frugívoros del estrato inferior y del suelo, estuvieron correlacionados positivamente con la altura de los árboles, la densidad de los árboles, el número de estratos, la cobertura de sombra, la humedad relativa y la humedad absoluta. Estas variables presentaron valores más altos en la selva con regeneración. Los insectívoros del estrato superior e inferior, los limpiadores de corteza y los frugívoros del estrato inferior y del suelo, son especialistas en la forma como buscan y obtienen su alimento (O'Connell et al. 2000).

La riqueza y abundancia de los frugívoros del estrato medio y alto, los granívoros del suelo y malezas y los insectívoros del estrato superior del ecotono, respondieron positivamente a la diversidad vegetal de este sitio, así como a valores intermedios en la altura de los árboles, densidad de los árboles, número de estratos, cobertura de sombra y DAP.

En el poblado, la riqueza y abundancia de los insectívoros recolectores del suelo, insectívoros que capturan sobre del dosel, debajo del dosel, los frugívoros de estrato medio y superior, los granívoros del suelo y malezas y los nectarívoros, respondieron positivamente a la simplificación estructural de la vegetación. La diversidad de árboles frutales, la diversidad de las plantas de ornato y las malezas que crecen en el poblado tuvieron un efecto positivo en estos gremios. Los insectívoros que capturan su alimento sobre del dosel, debajo del dosel y los granívoros del suelo y malezas, son considerados generalistas y con baja sensibilidad a los cambios ambientales (O'Connell et al. 2000).

De acuerdo con los sitios seleccionados y el tiempo en campo, obtuve indicios de cómo la pérdida de cobertura vegetal en la selva alta perennifolia puede afectar

negativamente a los gremios más especialistas y sensibles a la pérdida de cobertura vegetal (e. g. FRGsei, INSES, INSei, INSlc) e influir positivamente a gremios generalistas, con poca afinidad hacia el entorno (e. g. FRGes, GRNsm, INSeD, INSdd).

### **Recomendaciones para futuros estudios de gremios tróficos aviares en la zona:**

- En la mayoría de los casos es conveniente realizar investigaciones que abarquen escalas de tiempo amplias. Considero que uno o dos ciclos anuales pueden brindar información más robusta respecto a las dietas de las aves en las diferentes estaciones del año.
- Estudiar la composición de los gremios tróficos incluyendo otros tipos de cobertura vegetal como selva alta perennifolia poco perturbada (REBIMA), tierras de cultivo (maíz y frijol), vegetación ribereña u otros asentamientos humanos.
- Es deseable establecer sitios de muestreo más distantes entre sí, buscando independencia entre los transectos.
- Realizar recorridos al amanecer y durante la tarde. La finalidad es incluir la actividad de las rapaces diurnas (águilas, aguilillas, halcones), carroñeros y posiblemente, la actividad de los insectívoros y los carnívoros crepusculares.
- Combinar la búsqueda *ad libitum* (búsqueda intensiva) y puntos fijos sobre plataformas. Considero que, los puntos fijos sobre plataformas pueden proporcionar valiosa información de aquellas especies de difícil detección al alimentarse (e. g. carnívoros, frugívoros del suelo, nectarívoros del dosel), que presentan abundancias relativamente bajas o presentan comportamientos furtivos (e. g. Tinamués).

- Es pertinente establecer una terminología común cuando se aborden a los GT como sujetos de estudio. Contar con una terminología común, permitirá que las comparaciones entre estudios sean más acertadas.
- La detectabilidad de las especies de aves debe ser tomada en cuenta para el trabajo de campo, puntualmente en los sitios estructuralmente complejos.
- Debido a la gran plasticidad alimenticia que presentan ciertas especies de aves, su categorización debe de realizarse con las observaciones en campo y en segunda instancia, con base en la literatura disponible.

### **Recomendaciones para el ejido Reforma Agraria**

- Continuar con la prohibición de actividades de alto impacto dentro la reserva ejidal, como lo es la tala ilegal de árboles y la caza de animales.
- Incrementar la presencia de cercos vivos en el ecotono y el poblado. Los cercos vivos con árboles frutales pueden ser benéficos para las aves y para otros grupos taxonómicos (p. ej. monos, ardillas, insectos). Además, los cercos incrementan la conectividad entre fragmentos, ayudando a la movilidad de las especies.
- Para el poblado, exhortaría a seguir conservando la gran variedad de plantas frutales, tipo sombra y ornamentales, haciendo hincapié en que las nuevas plantaciones deben de realizarse con especies vegetales nativas.

## LITERATURA CITADA:

- Bailey SA, Horner-DeVine MC, Luck G, Moore LA, Carney KM, Anderson S, Betrus C, Fleishman E. 2004. Primary productivity and species richness: relationships among functional guilds, residency groups and vagility classes at multiple spatial scales. *Ecography* 27: 207–217.
- Barlow J, Haugaasen T, Peres CA. 2002. Effects of ground fires on understory bird assemblages in Amazonian forest. *Biological Conservation* 105:157–169.
- Bennet PM, Owens IPF. 2002. *Evolutionary ecology of birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Blankespoor GW. 1991. Slash-and-burn shifting agriculture and bird communities in Liberia, West Africa. *Biological Conservation* 57 (1): 41–71.
- Blondel J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100(2): 223–231.
- Brotons L, Herrandos S, Martin J. 2004. Bird assemblages in forest fragments within Mediterranean mosaics created by wildfires. *Landscape Ecology* 19: 663–675.
- Burns TP. 1989. Lindeman's contradiction and the trophic structure of ecosystems. *Ecology* 70: 1355–1362.
- Calleros GF, Brauer FA. 1983. *Problemática regional de la Selva Lacandona*. Dirección de Desarrollo Forestal, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Coordinación Ejecutiva del Programa Ecológico de la Selva Lacandona. Palenque, Chiapas, México.
- Challenger A, Caballero J. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres en México. Pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Instituto de Ecología, y Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, DF.
- Cody ML. 1981. Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors, and productivity. *BioScience* 31:107–113.
- Coward SJ. 1985. Opportunistic feeding behavior in red-shouldered hawks. *Oriole* 50: 38–39.

- Dale S, Mork K, Solvang R, Plumptre AJ. 2000. Edge effects on understory bird community in a logged forest in Uganda. *Conservation Biology* 14 (1): 265–276.
- De la Maza J. 2015. Contribución a la conservación de las áreas naturales protegidas de la Selva Lacandona. En: Carabias J, de la Maza J, Cadena R. eds. 2015. *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias*, México, Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C. México, DF., p. 307–314.
- Dial KP, Vaughan TA. 1987. Opportunistic predation on alate termites in Kenia. *Biotropica* 19: 185–187.
- Duffy JE. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99:201–219.
- Dunn RR. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18: 302–309.
- Eshianwata GW, Berens DG, Bleher B, Dean WRJ, Böhning-Gaese K. 2006. Bird assemblages in isolated *Ficus* trees in Kenyan farmland. *Journal of Tropical Ecology* 22(6): 723–726.
- Ferger SW, Schleuning M, Hemp A, Howell KM, Böhning-Gaese K. 2014. Food resources and vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. *Global Ecology and Biogeography* 23 (5): 541–549.
- Fernández-Montes de Oca A, Gallardo-Cruz A, Martínez M. 2015. Deforestación en la región Selva Lacandona. En: Carabias J, de la Maza J., R. Cadena R. eds. 2015. *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias*, México, Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C. México, DF., p. 61–68.
- Foster MS. 1977. Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous birds and its fruit source. *Ecology* 58: 73–85.
- Gill BF. 1990. *Ornithology*. W. H. Freeman and Company. New York, USA.
- Gitay H, Noble IR. 1997. What are functional types and should we seek them? En: Smith TM, Shugar HH, Woodward FI. Eds. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 3–19.

- Gokula V, Vijayan L. 2000. Foraging pattern of birds during the breeding season in thorn forest of Mudumalai wildlife sanctuary, Tamil Nadu, South India. *Tropical Ecology* 41(2): 195–208.
- González-Salazar C, Martínez-Meyer E, López-Santiago G. 2014. A hierarchical classification of trophic guilds for North American birds and mammals. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85(3): 931–941.
- González QCP, Pérez A. 2015. Desarrollo sostenible en la Selva Lacandona: análisis de tres proyectos de conservación biológica. *CONABIO. Biodiversitas* 123:1–6.
- Gray MA, Baldauf SL, Mayhew PJ, Hill JK. The response of avian feeding guilds to tropical forest disturbance. *Conservation Biology* 21:133–141.
- Hawkins CP, MacMahon JA. 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual Review of Entomology* 34:423–451.
- Hodgson AP, French K, Major RE. 2007. Avian movement across abrupt ecological edges: differential responses to housing density in an urban matrix. *Landscape and Urban Planning* 79: 266–272.
- Holmes RT. 1990. Food resource availability and use in forest bird communities: a comparative view and critique. En: Keast A. ed. *Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities*. The Hague: SPB Academic Publ. bv, p. 387–394.
- Holmes RT, Recher HF. 1986. Determinants of guild structure in forest birds communities: An intercontinental comparison. *The Condor* 88: 427–439.
- [INEGI] Instituto Nacional de Geografía y Estadística. 2015. Catálogo de claves de entidades federativas, municipios y localidades. [consultado 2020 Mayo 20] <http://geoweb.inegi.org.mx/mgn2k/catalogo.jsp>.
- Jaksic FM. 1981. Abuse and misuse of the term “guild” in ecological studies. *Oikos* 37: 397–400.
- Johns AD. 1985. Selective logging and wildlife conservation in tropical rain-forest: problems and recommendations. *Biological Conservation* 31(4): 355–375.
- Johns AD. 1991. Responses of Amazonian rain forest birds to habitat modification. *Journal of Tropical Ecology* 7(4): 417–437.

- Karr JR. 1976. Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *The American Naturalist* 110(976): 973–994.
- Karr JR, Robinson SK, Blake JG, Bierregaard RO. 1990. Birds of four neotropical forest. En: Gentry AH. Ed. *Four Neotropical Rainforest*. New Haven, Yale University Press, p. 237–272.
- Keller JK, Richmond ME, Smith CR. 2003. An explanation of patterns of breeding bird species richness and density following clearcutting in northeastern USA forest. *Forest Ecology and Management* 174: 541–564.
- Koran M, Kropil R. 2014. What are ecological guilds? Dilemma of guilds concepts. *Russian Journal of Ecology* 45(5): 445–447.
- Leyequién E, Hernández-Stefannoni JL, Santamaría-Rivero W, Dupuy-Rada JM, Chable-Santos JB. 2014. Effects of tropical successional forest on bird feeding guilds. En: Nakagoshi N, Mabuhay JA. eds. *Designing Low Carbon Societies in Landscapes*. Springer, Tokyo, Japan, p. 177–202.
- Lim HC, Sodhi NS. 2004. Responses of avian guilds to urbanization in a tropical city. *Landscape and Urban Planning* 66(4):199–215
- Loyn RH. 2002. Patterns of ecological segregation among forest and woodland birds in south-eastern Australia. *Ornithological Science* 1(1): 7–27.
- MacArthur RH, MacArthur JW. 1961. On the bird species diversity. *Ecology* 42: 594–598.
- MacGarigal K, McComb W. 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecological Monographs* 63: 235–260.
- MacNally RC. 1983. On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology* 64: 1646–1652.
- MacNally RC. 1994. Habitat-specific guild structure of forest birds in south-eastern Australia: a regional scale perspective. *Journal of Animal Ecology* 63: 988–1001.
- Manning AD, Lindenmayer BD, Barry SC. 2014. The conservation implications of bird reproduction in the agricultural “matrix”: a case of study of the vulnerable superb parrot of south-eastern Australia. *Biological Conservation* 120(3): 363–374.

- Mulwa RK, Neuschulz EL, Böhning-Gaese K, Schleuning M. 2013. Seasonal fluctuations of resource abundance and avian feeding guilds across forest-farmland boundaries in tropical Africa. *Oikos* 122(4): 524–532.
- Neuschulz EL, Brown M, Farwing N. 2012. Frequent bird movements across a highly fragmented landscape: the role of species traits and forest matrix. *Animal Conservation* 16(2): 170–179.
- O’Connell TJ, Jackson LE, Brooks RP. 2000. Birds as indicators of ecological condition in the central Appalachians. *Ecological Applications* 10(6): 1706–1721.
- Olivier PI, Van Aarde RJ. 2016. The response of bird feeding guilds to forest fragmentation reveals conservation strategies for a critically endangered Africa eco-region. *Biotropica* 49(2): 268–278.
- Pearman PB. 2002. The scale of community structure: habitat variation and avian guilds in tropical forest understorey. *Ecology Monography* 72: 19–39.
- Pineda-Diez EB, León-Cortés JL, Rangel-Salazar JL. 2012. Diversity of bird feeding guilds in tropical forest understory. *Ecology Monography* 72:19–39.
- Poulin B, Lefebvre G, McNeil R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73(6): 2295–2309.
- Poulin B, Lefebvre G, McNeil R. 1993. Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habitats. *Ibis* 135(4): 432–441.
- Prosser DJ, Brooks RP. 1998. A verified habitat suitability index for the Louisiana Waterthrush. *Journal of Field Ornithology* 69: 288–298.
- Raman TR, Rawat GS, Johnsingh AJT. 1998. Recovery of tropical rainforest avifauna in relation to vegetation succession following shifting cultivation in Mizoram, north-east India. *Journal of Applied Ecology* 35:214–231.
- Raman TR, Sukumar R. 2002. Responses of tropical rainforest birds to abandoned plantations, edges and logged forest in the Western Ghats, India. *Animal Conservation Forum* 5: 201–216.
- Recher HF, Davis WE. 1998. The foraging profile of a wandoo Woodland avifauna in early spring. *Austral Ecology* 23(6): 514–527.

- Ricklefs RE. 1990. *Ecology*. W. H. Freeman and Company. New York, USA.
- Rosenberg KV. 1993. Diet selection in Amazonian Antwrens consequences of substrate specialization. *Auk* 110:361–375.
- Root RB. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317–350.
- Rotenberry JT, Wiens JA. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61: 1228–1250.
- Santamaría-Rivero W, Leyequién E, Hernández-Stefanoni JL, Wood P. 2016. Influence of landscape structure and forest age on the richness and abundance of different bird feeding guilds and forest-dependent birds in a seasonal dry tropical forest of Yucatan, Mexico. *Tropical Ecology* 57(2): 313–332.
- Sekercioglu CH. 2002. Effects of forestry practices on vegetation structure and bird community of Kibale National Park, Uganda. *Biological Conservation* 107(2): 229–240.
- Sekercioglu CH, Loarie SR, Oviedo Brenes F, Ehrlich PR, Daily GC. 2007. Persistence of forest birds in the Costa Rican agricultural countryside. *Conservation Biology* 21(2): 482–494.
- Simberloff D. 1994. Habitat fragmentation and population extinction of birds. *Ibis* 137:105–111.
- Simberloff D, Dayan T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual review of ecology and systematics* 115–143.
- Stegen, JC, Swenson NG, Valencia R, Enquist BJ, Thompson J. 2009. Above-ground forest biomass is not consistently related to wood density in tropical forest. *Global Ecology and Biogeography* 18:617–625.
- Steneck RS. 2001. Functional groups. En: Levin SA. Ed. *Encyclopedia of biodiversity*. Academic Press, p. 121–39.

- Terborgh J, Robinson S. 1986. Guilds and their utility in ecology. En: Kikkawa J, Anderson DJ. Eds. Community ecology: pattern and process. Blackwell Scientific Publications, p. 65–90.
- Vázquez DP, Simberloff D. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *The American Naturalist* 159(6): 606–623.
- Warkentin IG, Greenberg R, Salgado-Ortiz J. 1995. Songbird use of gallery woodlands in recently cleared and older settled landscapes of the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 9: 1095–1106.
- Watson JE, Whittaker RJ, Dawson TP. 2004. Habitat structure and proximity to forest edge affect the abundance and distribution of forest-dependent birds in tropical coastal forest of southeastern Madagascar. *Biological Conservation* 120(3): 311–327.
- Whelan CJ. 2001. Foliage structure influences foraging insectivorous forest birds: An experimental study. *Ecology* 82: 219–231.
- Wiens JA. 1989. The ecology of bird communities. Cambridge University Press.
- Wiens JA, Rotenberry JT. 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecological Monographs* 51: 21–41.
- Wolda H. 1990. Food availability for an insectivore and how to measure it. *Studies in avian biology* 13: 38–43.

**Anexo 1.** Listado taxonómico de la avifauna registrada en el ejido Reforma Agraria y sus alrededores, mpio. Marqués de Comillas, Chiapas. Códigos EM (estatus migratorio): R= residente permanente, MI= migratorio invernal, MV= migratorio veraniego, y T= transitorio. Códigos SSE (sensibilidad hacia el entorno): A= alto, M= medio y, B= bajo. Códigos NOM 059: P= en peligro de extinción, A= amenazada, Pr= sujeta a protección especial, y Exo= exótica-invasora. \* Especie observada fuera de los transectos. \*\* Especies excluidas de los análisis por presentar una gran movilidad. Códigos condición: SCR= selva con regeneración, ECO= ecotono, y POB= poblado.

Orden	Familia Especie	Nombre común en español	EM	SSE	NOM 059	Abundancia		
						SCR	ECO	POB
<b>TINAMIFORMES</b>								
TINAMIDAE								
	<i>Tinamus major</i>	Tinamú Mayor	R	M	A	12	14	0
<b>ANSERIFORMES</b>								
ANATIDAE								
	<i>Dendrocygna autumnalis</i>	Pijije Alas Blancas	R	B		0	2	32
<b>GALLIFORMES</b>								
CRACIDAE								
	<i>Ortalis vetula</i>	Chachalaca Oriental	R	B		7	2	3
	<i>Penelope purpurascens</i>	Pava Cojolita	R	M	A	1	11	0
	<i>Crax rubra</i>	Hocofaisán	R	M	A	10	1	0
ODONTOPHORIDAE								
	<i>Odontophorus guttatus</i>	Codorniz Bolonchaco	R	A	Pr	0	1	0
<b>COLUMBIFORMES</b>								
COLUMBIDAE								
	<i>Patagioenas cayennensis</i>	Paloma Colorada	R	M		0	34	148
	<i>Patagioenas flavirostris</i>	Paloma Morada	R	M		4	1	0
	<i>Patagioenas nigrirostris</i>	Paloma Triste	R	M	Pr	43	19	0
	<i>Columbina talpacoti</i>	Tortolita Canela	R	B		0	38	43
	<i>Geotrygon montana</i>	Paloma Canela	R	M		3	0	0
	<i>Claravis pretiosa</i>	Tórtola Azul	R	B		0	3	0
	<i>Leptotila verreauxi</i>	Paloma Arroyera	R	B		7	13	1
	<i>Leptotila cassinii</i>	Paloma Pecho Gris	R	M	Pr	2	1	0
<b>CUCULIFORMES</b>								
CUCULIDAE								
	<i>Crotophaga sulcirostris</i>	Garrapatero Pijuy	R	B		0	17	51
	<i>Piaya cayana</i>	Cuclillo Canelo	R	B		0	2	0
<b>CAPRIMULGIFORMES</b>								
CAPRIMULGIDAE								
	<i>Chordeiles acutipennis</i>	Chotacabras Menor	MI	B		0	0	1

<i>Nyctidromus albicollis</i>	Chotacabras Pauraque	R	B		0	6	0
<b>APODIFORMES</b>							
APODIDAE							
<i>Streptoprocne zonaris**</i>	Vencejo Collar Blanco	R	B		8	171	26
<i>Chaetura vauxi**</i>	Vencejo de Vaux	R	M		7	75	11
TROCHILIDAE							
<i>Florisuga mellivora</i>	Colibrí Capucha Azul	R	B		0	0	9
<i>Phaethornis longirostris</i>	Ermitaño Pico Largo	R	M		32	20	2
<i>Phaethornis striigularis</i>	Colibrí Ermitaño Enano	R	M	<b>Pr</b>	16	4	0
<i>Heliothryx barroti</i>	Colibrí Hada Enmascarada	R	M	<b>A</b>	1	0	0
<i>Anthracothorax prevostii</i>	Colibrí Garganta Negra	R	B		0	1	2
<i>Heliomaster longirostris</i>	Colibrí Picudo Coroniazul	R	M	<b>Pr</b>	0	0	1
<i>Archilochus colubris</i>	Colibrí Garganta Rubí	MI	B		0	0	1
<i>Phaeochroa cuvierii</i>	Colibrí Pecho Escamoso	R	B		0	9	1
<i>Amazilia candida</i>	Colibrí Cándido	R	M		0	4	10
<i>Amazilia tzacatl</i>	Colibrí Cola Canela	R	B		5	14	73
<b>CHARADRIIFORMES</b>							
CHARADRIIDAE							
<i>Charadrius vociferus*</i>	Chorlo Tildío	MI	B		*	*	*
<i>Charadrius semipalmatus*</i>	Chorlo Semipalmeado	MI	B		*	*	*
JACANIDAE							
<i>Jacana spinosa</i>	Jacana Norteña	R	B		0	0	2
SCOLOPACIDAE							
<i>Actitis macularius</i>	Playero Alzacolita	MI	B		0	0	2
<b>SULIFORMES</b>							
PHALACROCORACIDAE							
<i>Phalacrocorax brasilianus*</i>	Cormorán Neotropical	R	B		*	*	*
<b>PELECANIFORMES</b>							
ARDEIDAE							
<i>Tigrisoma mexicanum</i>	Garza Tigre Mexicana	R	M	<b>Pr</b>	0	1	1
<i>Ardea alba</i>	Garza Blanca	MI	B		0	0	1
<i>Egretta thula*</i>	Garza Dedos Dorados	MI	B		*	*	*
<i>Egretta caerulea</i>	Garza Azul	MI	M		0	0	1
<i>Egretta tricolor*</i>	Garza Tricolor	MI	M		*	*	*
<i>Bubulcus ibis</i>	Garza Ganadera	R	B	<b>Exo</b>	0	50	60
<i>Butorides virescens*</i>	Garcita Verde	R	B		*	*	*
<i>Nycticorax nycticorax*</i>	Garza Nocturna Corona Negra	MI	B		*	*	*
<b>CATHARTIFORMES</b>							
CATHARTIDAE							
<i>Coragyps atratus</i>	Zopilote Común	R	B		0	23	5
<i>Cathartes aura</i>	Zopilote Aura	R	B		0	26	8
<i>Sarcoramphus papa*</i>	Zopilote Rey	R	M	<b>P</b>	*	*	*

<b>ACCIPITRIFORMES</b>							
ACCIPITRIDAE							
<i>Leptodon cayanensis</i> *	Gavilán Cabeza Gris	R	M	Pr	*	*	*
<i>Accipiter cooperii</i>	Gavilán de Cooper	MI	M	Pr	0	1	0
<i>Ictinia plumbea</i>	Milano Plomizo	MV	M	Pr	0	5	0
<i>Geranospiza caerulescens</i>	Gavilán Zancón	R	M	A	0	4	0
<i>Rupornis magnirostris</i>	Aguililla Caminera	R	B		0	25	33
<i>Buteo plagiatus</i>	Aguililla Gris	R	M		0	13	5
<i>Buteo platypterus</i>	Aguililla Alas Anchas	MI	M	Pr	0	0	28
<b>STRIGIFORMES</b>							
STRIGIDAE							
<i>Ciccaba virgata</i> *	Búho Café	R	M		*	*	*
<b>TROGONIFORMES</b>							
TROGONIDAE							
<i>Trogon massena</i>	Coa Cola Oscura	R	M	A	6	1	0
<i>Trogon melanocephalus</i>	Coa Cabeza Negra	R	B		7	16	1
<i>Trogon caligatus</i>	Coa Violácea Norteña	R	M		21	25	12
<i>Trogon collaris</i>	Coa de Collar	R	M	Pr	4	1	0
<b>CORACIIFORMES</b>							
MOMOTIDAE							
<i>Momotus lessonii</i>	Momoto Corona Azul	R	M		16	11	0
ALCEDINIDAE							
<i>Megaceryle torquata</i>	Martín Pescador de Collar	R	B		0	0	1
<i>Chloroceryle americana</i>	Martín Pescador Verde	R	B		0	3	2
<b>PICIFORMES</b>							
BUCCONIDAE							
<i>Notharchus hyperhynchus</i>	Buco de Collar	R	M	A	2	0	0
GALBULIDAE							
<i>Galbula ruficauda</i>	Jacamar Cola Canela	R	B	A	2	3	0
RAMPHASTIDAE							
<i>Pteroglossus torquatus</i>	Tucancillo Collarejo	R	M	Pr	11	29	22
<i>Ramphastos sulfuratus</i>	Tucán Pico Canoa	R	M	A	18	31	19
PICIDAE							
<i>Melanerpes pucherani</i>	Carpintero Cara Negra	R	M		30	28	4
<i>Melanerpes aurifrons</i>	Carpintero Cheje	R	B		0	53	61
<i>Dryobates fumigatus</i>	Carpintero Café	R	B		4	0	0
<i>Colaptes rubiginosus</i>	Carpintero Olivo	R	B		0	6	2
<i>Celeus castaneus</i>	Carpintero Castaño	R	M	Pr	20	4	0
<i>Dryocopus lineatus</i>	Carpintero Lineado	R	B		2	7	12
<i>Campephilus guatemalensis</i>	Carpintero Pico Plateado	R	M	Pr	17	8	1
<b>FALCONIFORMES</b>							
FALCONIDAE							

<i>Herpetotheres cachinnans</i>	Halcón Guaco	R	B		0	3	0
<i>Micrastur semitorquatus</i>	Halcón Selvático de Collar	R	M	<b>Pr</b>	17	3	0
<i>Caracara cheriway</i>	Caracara Quebrantahuesos	R	B		0	2	0
<i>Falco sparverius</i>	Cernícalo Americano	MI	B		0	1	0
<i>Falco ruficularis</i>	Halcón Murcielaguero	R	B		0	5	4

## PSITTACIFORMES

PSITTACIDAE							
<i>Eupsittula nana</i>	Perico Pecho Sucio	R	B	<b>Pr</b>	21	99	212
<i>Ara macao</i>	Guacamaya Roja	R	M	<b>P</b>	9	166	129
<i>Pyrilia haematotis</i>	Loro Cabeza Oscura	R	M	<b>P</b>	4	74	152
<i>Pionus senilis</i>	Loro Corona Blanca	R	M	<b>A</b>	2	22	7
<i>Amazona autumnalis</i>	Loro Cachetes Amarillos	R	M	<b>A</b>	19	97	108
<i>Amazona farinosa</i>	Loro Corona Azul	R	M	<b>P</b>	31	25	0

## PASSERIFORMES

THAMNOPHILIDAE							
<i>Thamnophilus doliatus</i>	Batará Barrado	R	B		13	33	0
<i>Dysithamnus mentalis</i>	Hormiguero Sencillo	R	M	<b>A</b>	7	1	0
<i>Microrhophias quixensis</i>	Hormiguero Alas Punteadas	R	M	<b>Pr</b>	17	3	0
<i>Cercomacroides tyrannina</i>	Hormiguero Cantor	R	B		2	6	0
FORMICARIIDAE							
<i>Formicarius analis</i>	Hormiguero Cholino Cara Negra	R	M		52	9	0
FURNARIIDAE							
<i>Sclerurus guatemalensis</i>	Hojarasquero Oscuro	R	A	<b>A</b>	3	0	0
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	Trepatroncos Cabeza Gris	R	M		3	1	0
<i>Dendrocincla homochroa</i>	Trepatroncos Canelo	R	A		6	0	0
<i>Dendrocincla anabatina</i>	Trepatroncos Sepia	R	A	<b>Pr</b>	9	4	0
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	Trepatroncos Pico Cuña	R	M	<b>A</b>	33	12	0
<i>Dendrocolaptes sanctithomae</i>	Trepatroncos Barrado	R	A	<b>Pr</b>	6	0	0
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	Trepatroncos Bigotudo	R	M		26	15	1
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	Trepatroncos Corona Rayada	R	B		32	41	12
<i>Xenops minutus</i>	Picolezna Común	R	M	<b>Pr</b>	2	1	0
<i>Automolus ochrolaemus</i>	Musguero Garganta Pálida	R	M	<b>Pr</b>	4	0	0
<i>Synallaxis erythrothorax</i>	Hormiguero Pepito	R	B		19	1	0
PIPRIDAE							
<i>Manacus candei</i>	Saltarín Cuello Blanco	R	M	<b>Pr</b>	3	15	0
<i>Ceratopipra mentalis</i>	Saltarín Cabeza Roja	R	M		4	0	0
COTINGIDAE							
<i>Lipaugus unirufus</i>	Pía Guardabosques	R	M		7	0	0
TITYRIDAE							
<i>Schiffornis veraepacis</i>	Flautín Cabezón Mesoamericano	R	A		17	0	0
<i>Tityra semifasciata</i>	Titira Puerquito	R	M		13	33	34

<i>Tityra inquisitor</i>	Titira Pico Negro	R	M		0	8	3
<i>Pachyrampus major</i>	Cabezón Mexicano	R	M		1	2	0
<i>Pachyrampus aglaiae</i>	Cabezón Degollado	R	M		2	4	0
ONYCHORHYNCHIDAE							
<i>Onychorhynchus coronatus</i>	Mosquero Real	R	A	<b>P</b>	8	0	0
<i>Terenotriccus erythrurus</i>	Mosquerito Cola Castaña	R	M	<b>Pr</b>	14	1	0
TYRANNIDAE							
<i>Platyrinchus cancrinus</i>	Mosquerito Pico Chato	R	M	<b>Pr</b>	2	0	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	Mosquerito Ocre	R	M		7	4	0
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	Mosquerito Gorra Café	R	M		7	6	0
<i>Oncostoma cinereigulare</i>	Mosquerito Pico Curvo	R	B		25	10	0
<i>Poecilotriccus sylvia</i>	Mosquerito Espatulilla Gris	R	M		0	4	0
<i>Todirostrum cinereum</i>	Mosquerito Espatulilla Común	R	B		0	16	14
<i>Rhynchocyclus brevirostris</i>	Mosquerito Pico Plano	R	M		1	1	0
<i>Tolmomyias sulphureus</i>	Mosquerito Ojos Blancos	R	M		38	26	25
<i>Elaenia flavogaster</i>	Mosquero Elenia Copetón	R	B		0	2	8
<i>Attila spadiceus</i>	Mosquero Atila	R	M		10	16	0
<i>Rhytipterna holerythra</i>	Mosquero Canelo	R	M		1	0	0
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Papamoscas Triste	R	B		18	26	13
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	Papamoscas Gritón	R	B		0	1	2
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Luis Bienteveo	R	B		0	14	47
<i>Megarynchus pitangua</i>	Luis Pico Grueso	R	B		0	13	17
<i>Myiozetetes similis</i>	Luisito Común	R	B		0	26	82
<i>Myiodynastes luteiventris</i>	Papamoscas Rayado Común	MV	B		9	10	21
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Tirano Pirirí	R	B		0	13	62
<i>Tyrannus couchii</i>	Tirano Cuír	R	B		0	0	3
<i>Contopus cinereus</i>	Papamoscas Tropical	R	B		0	1	1
<i>Empidonax flaviventris</i>	Papamoscas Vientre Amarillo	MI	B		0	1	2
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	Papamoscas Cardenalito	R	B		0	0	1
VIREONIDAE							
<i>Tunchiornis ochraceiceps</i>	Vireocillo Corona Canela	R	M	<b>Pr</b>	15	0	0
<i>Pachysylvia decurtata</i>	Vireocillo Cabeza Gris	R	M	<b>Pr</b>	3	0	0
<i>Vireo griseus</i>	Vireo Ojos Blancos	MI	B		0	0	3
<i>Vireo flavifrons</i>	Vireo Garganta Amarilla	MI	B		0	0	1
<i>Vireo olivaceus</i>	Vireo Ojos Rojos	T	B		0	1	0
CORVIDAE							
<i>Psilorhinus morio</i>	Chara Pea	R	B		15	68	73
HIRUNDINIDAE							
<i>Tachycineta albilinea</i>	Golondrina Manglera	R	B		0	0	18
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	Golondrina Alas Aserradas	R	B		0	5	15
<i>Progne chalybea**</i>	Golondrina Pecho Gris	MV	B		0	17*	42
TROGLODYTIDAE							

<i>Troglodytes aedon</i>	Saltapared Común	R	B		0	7	39
<i>Campylorhynchus zonatus</i>	Matraca Tropical	R	B		8	38	0
<i>Pheugopedius maculipectus</i>	Saltapared Moteado	R	M		43	59	0
<i>Uropsila leucogastra</i>	Saltapared Vientre Blanco	R	M		37	8	0
<i>Henicorhina leucosticta</i>	Saltapared Pecho Blanco	R	M		46	17	0
POLIOPTILIDAE							
<i>Ramphocaenus melanurus</i>	Saltón Picudo	R	B		1	2	0
<i>Polioptila plumbea</i>	Perlita Tropical	R	M	<b>Pr</b>	16	9	0
TURDIDAE							
<i>Hylocichla mustelina</i>	Zorzal Moteado	MI	M		5	0	0
<i>Turdus grayi</i>	Mirlo Café	R	B		5	18	51
<i>Turdus assimilis</i>	Mirlo Garganta Blanca	R	M		4	0	0
MIMIDAE							
<i>Dumetella carolinensis</i>	Mauilador Gris	MI	M		1	5	1
FRINGILLIDAE							
<i>Euphonia affinis</i>	Eufonia Garganta Negra	R	B		2	4	0
<i>Euphonia hirundinacea</i>	Eufonia Garganta Amarilla	R	B		0	44	8
<i>Euphonia gouldi</i>	Eufonia Olivácea	R	M	<b>Pr</b>	0	2	0
PASSERELLIDAE							
<i>Arremonops chloronotus</i>	Rascador Dorso Verde	R	B		4	36	0
<i>Arremon aurantirostris</i>	Rascador Pico Naranja	R	M		3	0	0
ICTERIIDAE							
<i>Icteria virens</i>	Chipe Grande	MI	B		0	1	0
ICTERIDAE							
<i>Amblycercus holosericeus</i>	Cacique Pico Claro	R	M		0	2	0
<i>Sturnella magna</i>	Pradero Tortillaconchile	R	B		0	0	22
<i>Psarocolius montezuma</i>	Oropéndola de Moctezuma	R	M	<b>Pr</b>	1	52	112
<i>Icterus prothemelas</i>	Calandria Caperuza Negra	R	B		0	2	0
<i>Icterus spurius</i>	Calandria Castaña	MI	B		0	2	10
<i>Icterus galbula</i>	Calandria de Baltimore	MI	M		0	2	6
<i>Molothrus aeneus</i>	Tordo Ojos Rojos	R	B		0	0	32
<i>Dives dives</i>	Tordo Cantor	R	B		0	34	41
<i>Quiscalus mexicanus</i>	Zanate Mayor	R	B		0	1	281
PARULIDAE							
<i>Seiurus aurocapilla</i>	Chipe Suelero	MI	M		2	1	0
<i>Parkesia motacilla</i>	Chipe Arroyero	MI	M		0	1	0
<i>Parkesia noveboracensis</i>	Chipe Charquero	MI	M		0	0	2
<i>Vermivora cyanoptera</i>	Chipe Alas Azules	MI	M		1	0	0
<i>Mniotilta varia</i>	Chipe Trepador	MI	B		3	2	3
<i>Leiothlypis peregrina</i>	Chipe Peregrino	MI	B		0	2	5
<i>Leiothlypis celata</i>	Chipe Oliváceo	MI	B		0	2	1
<i>Geothlypis poliocephala</i>	Mascarita Pico Grueso	R	B		0	6	3
<i>Geothlypis formosa</i>	Chipe Patilludo	MI	M		1	1	0

<i>Setophaga citrina</i>	Chipe Encapuchado	MI	M		1	2	0
<i>Setophaga ruticilla</i>	Pavito Migratorio	MI	B		0	6	8
<i>Setophaga americana</i>	Chipe Pecho Manchado	MI	B		0	0	1
<i>Setophaga magnolia</i>	Chipe de Magnolias	MI	B		1	5	6
<i>Setophaga petechia</i>	Chipe Amarillo	MI	B		0	8	16
<i>Setophaga pensylvanica</i>	Chipe Flancos Castaños	MI	B		0	1	1
<i>Setophaga dominica</i>	Chipe Garganta Amarilla	MI	B		0	1	0
<i>Setophaga virens</i>	Chipe Dorso Verde	MI	B		0	2	0
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Chipe Cejas Negras	R	M		42	1	0
<i>Cardellina pusilla</i>	Chipe Corona Negra	MI	B		0	1	4
<b>CARDINALIDAE</b>							
<i>Piranga rubra</i>	Piranga Roja	MI	B		0	7	3
<i>Piranga ludoviciana</i>	Piranga Capucha Roja	MI	M		0	0	1
<i>Habia rubica</i>	Piranga Hormiguera Corona Roja	R	A		18	3	0
<i>Habia fuscicauda</i>	Piranga Hormiguera Garganta Roja	R	M		54	8	0
<i>Caryothraustes poliogaster</i>	Picogordo Cara Negra	R	M		12	0	0
<i>Pheucticus ludovicianus</i>	Picogordo Degollado	MI	M		0	6	0
<i>Amaurospiza concolor*</i>	Semillero Azul	R	M	<b>P</b>	*	*	*
<i>Cyanoloxia cyanooides</i>	Picogordo Azulnegro	R	M		5	3	0
<i>Passerina cyanea</i>	Colorín Azul	MI	M		0	1	0
<i>Passerina ciris</i>	Colorín Sietecolores	MI	B	<b>Pr</b>	0	1	4
<b>THRAUPIDAE</b>							
<i>Thraupis episcopus</i>	Tangara Azulgris	R	B		0	26	49
<i>Thraupis abbas</i>	Tangara Alas Amarillas	R	B		0	9	36
<i>Stelpnia larvata</i>	Tangara Capucha Dorada	R	B		0	20	0
<i>Volatinia jacarina</i>	Semillero Brincador	R	B		0	76	45
<i>Eucometis penicillata</i>	Tangara Cabeza Gris	R	M	<b>Pr</b>	2	0	0
<i>Lanio aurantius</i>	Tangara Capucha Negra	R	A	<b>Pr</b>	4	0	0
<i>Ramphocelus sanguinolentus</i>	Tangara Rojinegra	R	B		0	10	0
<i>Ramphocelus passerinii</i>	Tangara Rabadilla Roja	R	B		0	68	5
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	Mielero Patas Rojas	R	B		1	11	1
<i>Coereba flaveola</i>	Reinita Mielera	R	B		2	18	7
<i>Tiaris olivaceus</i>	Semillero Oliváceo	R	B		0	9	32
<i>Sporophila funerea</i>	Semillero Pico Grueso	R	B		0	2	0
<i>Sporophila corvina</i>	Semillero Variable	R	B		0	56	31
<i>Sporophila moreletti</i>	Semillero de Collar	R	B		0	30	45
<i>Saltator atriceps</i>	Saltador Cabeza Negra	R	M		4	22	0
<i>Saltator maximus</i>	Saltador Garganta Ocre	R	B		1	29	0
<i>Saltator coerulescens</i>	Saltador Gris	R	B		0	3	0

**Anexo 2.** Gremios tróficos aviares observados en el ejido Reforma Agraria y sus cercanías, mpio. de Marqués de Comillas, Chiapas. GT a priori= establecidos con base en la literatura, GT a posteriori= establecidos con base en las observaciones de campo. GT códigos: CRNc= carnívoros aéreos, CRNcs= carnívoros capturadores sobre el suelo, FRGes= frugívoros del estrato medio y alto, FRGsei= frugívoros del estrato inferior y suelo, GRNsm= granívoros del suelo y malezas, GRNsei= granívoros del estrato medio y alto, INSeD= insectívoros por encima del dosel, INSdd= insectívoros por debajo del dosel, INSex= insectívoro excavador, INSlc= insectívoro de corteza, INSl= insectívoro del suelo, INSei= insectívoro del estrato inferior, INSem= insectívoro del estrato medio, INSeS= insectívoro del estrato superior, NCT= nectarívoros. Sitios: SCR= selva con regeneración, ECO= ecotono, POB= poblado. \* Especies que fueron excluidas de los análisis debido a su gran movilidad para la búsqueda y captura de alimento. La abundancia de los individuos de cada especie es mostrada entre paréntesis.

Espece	GT a priori	GT a posteriori	SCR	ECO	POB
TINAMIDAE					
<i>Tinamus major</i>	FRGsei	FRGsei	100% (1) FRGsei		
CRACIDAE					
<i>Ortalis vetula</i>	FRGsei	FRGes			100% (3) FRGes
<i>Penelope purpurascens</i>	FRGes	FRGes		83% (5) FRGes, 17% (1) FRGsei	
<i>Crax rubra</i>	FRGsei	FRGsei	100% (7) FRGsei		
COLUMBIDAE					
<i>Patagioenas cayennensis</i>	FRGes	FRGes		100% (1) INSeS	100% (19) FRGes
<i>Patagioenas nigrirostris</i>	FRGsei	FRGes		100% (1) FRGes	
<i>Columbina talpacoti</i>	GRNs m	GRNsm		100% (17) GRNsm	100% (11) GRNsm
<i>Claravis pretiosa</i>	GRNs m	GRNsm		100% (1) GRNsm	
<i>Leptotila verreauxi</i>	GRNs m	FRGsei	100% (4) FRGsei	100% (1) FRGsei	
CUCULIDAE					
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	INSgl	INSgl		50% (2) INSgl, 50% (2) INSei	89% (31) INSgl, 11% (4) INSeS
APODIDAE					
<i>Streptoprocne zonaris</i> *	INSeD	INSeD	100% (8) INSeD	100% (171) INSeD	100% (26) INSeD
<i>Chaetura vauxi</i> *	INSeD	INSeD	100% (7) INSeD	100% (75) INSeD	100% (11) INSeD
TROCHILIDAE					
<i>Florisuga mellivora</i>	NCT	NCT			83% (5) NCT, 17% (1) INSdd
<i>Phaethornis longirostris</i>	NCT	NCT	55% (5) INSdd, 44% (4) NCT	94% (16) NCT, 6% (1) INSdd	100% (2) NCT

<i>Phaethornis striigularis</i>	NCT	NCT	69% (9) NCT, 21% (4) INSdd	100% (2) NCT	
<i>Heliothryx barroti</i>	NCT	NCT	100% (1) NCT		
<i>Anthracothorax prevostii</i>	NCT	NCT		100% (1) NCT	50% (1) NCT, 50% (1) INSdd
<i>Archilochus colubris</i>	NCT	INSdd			100% (1) INSdd
<i>Phaeochroa cuvierii</i>	NCT	INSdd		100% (2) INSdd	100% (1) INSeD
<i>Amazilia candida</i>	NCT	NCT		100% (4) NCT	78% (7) NCT, 22% (2) INSdd
<i>Amazilia tzacatl</i>	NCT	NCT	100% (5) NCT	100% (9) NCT	84% (38) NCT, 16% (7) INSdd
JACANIDAE					
<i>Jacana spinosa</i>	INSgl	INSgl			100% (1) INSgl
SCOLOPACIDAE					
<i>Actitis macularius</i>	INSgl	INSgl			100% (2) INSgl
ARDEIDAE					
<i>Bubulcus ibis</i>	INSgl	INSgl			100% (6) INSgl
ACCIPITRIDAE					
<i>Ictinia plumbea</i>	INSeD	INSeD		100% (1) INSeD	
<i>Buteo plagiatus</i>	CRNcs	CRNcs		100% (1) CRNcs	
TROGONIDAE					
<i>Trogon massena</i>	FRGes	FRGsei	100% (1) FRGsei		
<i>Trogon melanocephalus</i>	FRGes	FRGes		50% (3) FRGes, 50% (3) INSdd	
<i>Trogon caligatus</i>	FRGes	INSdd	100% (1) INSdd		100% (1) INSei
GALBULIDAE					
<i>Galbula ruficauda</i>	INSdd	INSdd		100% (1) INSdd	
RAMPHASTIDAE					
<i>Pteroglossus torquatus</i>	FRGes	FRGes	100% (3) FRGes	100% (23) FRGes	100% (13) FRGes
<i>Ramphastos sulfuratus</i>	FRGes	FRGes	100% (2) FRGes	100% (3) FRGes	
PICIDAE					
<i>Melanerpes pucherani</i>	INSex	INSex	50% (1) INSex, 50% (1) INSlc	75% (9) INSex, 17% (2) FRGes, 8% (1) INSlc	75% (3) INSlc, 25% (1) INSex
<i>Melanerpes aurifrons</i>	INSex	INSex		64% (9) INSex, 21% (3) FRGes, 14% (2) INSlc	54% (15) INSex, 25% (7) FRGes, 21% (6) INSlc
<i>Dryobates fumigatus</i>	INSex	INSex	75% (3) INSex, 25% (1) INSdd		
<i>Colaptes rubiginosus</i>	INSex	INSex		100% (3) INSex	100% (1) INSex
<i>Celeus castaneus</i>	INSex	INSex	83% (10) INSex, 17% (2) INSlc	67% (2) FRGes, 33% (1) INSlc	
<i>Dryocopus lineatus</i>	INSex	INSex	100% (2) INSex	100% (6) INSex	100% (9) INSex
<i>Campephilus guatemalensis</i>	INSex	INSex	100% (5) INSex	100% (2) INSex	100% (1) INSex
FALCONIDAE					
<i>Falco ruficularis</i>	CRNc	CRNc		100% (1) CRNc	
PSITTACIDAE					

<i>Eupsittula nana</i>	FRGes	FRGes		100% (10) FRGes	100% (98) FRGes
<i>Ara macao</i>	FRGes	FRGes		100% (2) FRGes	50% (13) FRGes, 50% (13) GRNeis
<i>Pyrrhuloxia haematotis</i>	FRGes	FRGes	100% (2) FRGes	100% (7) FRGes	100% (19) FRGes
<i>Pionus senilis</i>	FRGes	FRGes	100% (2) FRGes		
<i>Amazona autumnalis</i>	FRGes	FRGes		87% (5) FRGes, 13% (1) FRGsei	100% (6) FRGes
<i>Amazona farinosa</i>	FRGes	FRGes		100% (4) FRGes	
THAMNOPHILIDAE					
<i>Thamnophilus doliatus</i>	INSei	INSei	100% (1) INSem	54% (6) INSei, 27% (3) INSem, 18% (2) INSei	
<i>Dysithamnus mentalis</i>	INSei	INSei	67% (4) INSei, 16% (1) INSem, 16% (1) INSei		
<i>Microrhynchus quixensis</i>	INSei	INSei	79% (11) INSei, 21% (3) INSem		
<i>Cercomacroides tyrannina</i>	INSei	INSei		100% (1) INSei	
FORMICARIIDAE					
<i>Formicarius analis</i>	INSei	INSei	100% (5) INSei		
FURNARIIDAE					
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	INSei	INSei	100% (2) INSei	100% (1) INSei	
<i>Dendrocincla anabatina</i>	INSei	INSei	100% (1) INSei		
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	INSei	INSei	100% (30) INSei	100% (8) INSei	
<i>Dendrocolaptes sanctithomae</i>	INSei	INSei	67% (4) INSei, 33% (2) INSem		
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	INSei	INSei	87% (13) INSei, 13% (2) INSei	100% (8) INSei	100% (1) INSei
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	INSei	INSei	86% (6) INSei, 14% (1) FRGes	100% (15) INSei	100% (3) INSei
<i>Xenops minutus</i>	INSei	INSei	100% (2) INSei	100% (1) INSei	
<i>Automolus ochrolaemus</i>	INSei	INSei	100% (3) INSei		
<i>Synallaxis erythrothorax</i>	INSei	INSei	64% (7) INSei, 18% (2) INSei, 18% (2) INSem		
PIPRIDAE					
<i>Manacus candei</i>	FRGes	FRGes	100% (2) FRGes	100% (2) FRGsei	
<i>Ceratopipra mentalis</i>	FRGes	FRGes	100% (3) FRGes		
COTINGIDAE					
<i>Lipaugus unirufus</i>	INSei	INSei	33% (2) INSei, 33% (2) INSei, 17% (1) INSem, 17% (1) INSei		
TITYRIDAE					
<i>Schiffornis veraepacis</i>	INSei	INSei	100% (1) INSei		
<i>Tityra semifasciata</i>	INSei	FRGes		100% (3) FRGes	57% (4) INSei, 28% (2) FRGes, 14% (1) FRGsei

<i>Tityra inquisitor</i>	INSes	INSes		60% (3) INSes, 20% (1) INSdd, 20% (1) FRGes	
<i>Pachyrampus major</i>	INSdd	INSes		100% (2) INSes	
<i>Pachyrampus aglaiae</i>	INSdd	INSes	100% (2) INSes	100% (1) INSes	
ONYCHORHYNCHIDAE					
<i>Onychorhynchus coronatus</i>	INSdd	INSdd	71% (5) INSdd, 29% (2) INSes		
<i>Terenotriccus erythrurus</i>	INSdd	INSes	60% (3) INSes, 20% (1) INSem, 20% (1) INSdd		
TYRANNIDAE					
<i>Platyrinchus cancrorninus</i>	INSei	INSei	50% (1) INSei, 50% (1) INSdd		
<i>Mionectes oleagineus</i>	INSdd	INSem	33% (1) INSdd, 33% (1) INSei, 33% (1) INSem	50% (1) INSem, 50% (1) FRGes	
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	INSdd	INSes	100% (6) INSes	75% (3) INSes, 25% (1) INSdd	
<i>Oncostoma cinereigulare</i>	INSei	INSes	100% (1) INSes		
<i>Todirostrum cinereum</i>	INSdd	INSem		36% (4) INSei, 36% (4) INSem, 18% (2) INSes, 10% (1) INSdd	38% (3) INSem, 25% (2) INSei, 25% (2) INSes, 12% (1) INSdd
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	INSdd	INSes	86% (6) INSes, 14% (1) INSem	50% (2) INSdd, 50% (2) INSei	71% (5) INSes, 29% (2) INSei
<i>Elaenia flavogaster</i>	INSdd	INSdd		100% (1) INSdd	50% (2) INSdd, 25% (1) INSei, 25% (1) INSem
<i>Attila spadiceus</i>	INSGl	INSem	100% (1) INSem	100% (1) INSem	
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	INSdd	INSdd		67% (2) INSdd, 33% (1) INSei	100% (2) INSdd
<i>Pitangus sulphuratus</i>	INSes	INSes		100% (1) INSdd	40% (2) INSes, 40% (2) FRGes, 20% (1) FRGsei
<i>Megarynchus pitangua</i>	INSdd	INSdd		100% (2) INSdd	67% (2) FRGes, 33% (1) INSdd
<i>Myiozetetes similis</i>	INSdd	INSei		100% (5) INSei	38% (8) FRGes, 33% (7) INSei, 24% (5) INSdd, 5% (1) INSem
<i>Myiodynastes luteiventris</i>	INSdd	INSdd	100% (2) INSdd	50% (1) INSes, 50% (1) FRGes	100% (3) INSdd
<i>Tyrannus melancholicus</i>	INSdd	INSdd			55% (11) INSdd, 20% (4) FRGes, 15% (3) INSei, 10% (2) INSes
<i>Tyrannus couchii</i>	INSdd	INSei			100% (1) INSei
<i>Contopus cinereus</i>	INSdd	INSdd		100% (1) INSdd	
<i>Empidonax flaviventris</i>	INSdd	INSdd			
VIREONIDAE					
<i>Tunchiornis ochraceiceps</i>	INSei	INSes	69% (9) INSes, 31% (4) INSem		
<i>Pachysylvia decurtata</i>	INSes	INSes	100% (1) INSes		
<i>Vireo griseus</i>	INSei	INSes			100% (3) INSes

<i>Vireo flavifrons</i>	INSei	INSeS		100% (1) INSeS
<i>Vireo olivaceus</i>	INSei	INSeS		100% (1) INSeS
CORVIDAE				
<i>Psilorhinus morio</i>	OMNfa	FRGes		57% (8) FRGes, 29% (4) GRNsm, 7% (1) INSeS, 7% (1) INSem, 100% (5) FRGes
HIRUNDINIDAE				
<i>Tachycineta albilinea</i>	INSeD	INSeDd		57% (4) INSeD*, 43% (3) INSeDd
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	INSeD	INSeDd	100% (2) INSeDd	64% (9) INSeDd, 36% (5) INSeD*
<i>Progne chalybea*</i>	INSeD	INSeD	100% (17) INSeD	100% (19) INSeD
TROGLODYTIDAE				
<i>Troglodytes aedon</i>	INSei	INSeGl		64% (7) INSeGl, 18% (2) INSei, 18% (2) INSeIc
<i>Campylorhynchus zonatus</i>	INSei	INSeS		71% (5) INSeS, 29% (2) INSei
<i>Pheugopedius maculipectus</i>	INSei	INSeS	60% (3) INSeS, 40% (2) INSei	33% (3) INSei, 33% (3) INSeS, 33% (3) INSem
<i>Uropsila leucogastra</i>	INSeGl	INSeS	55% (5) INSeS, 22% (2) INSei, 22% (2) INSeIc	100% (2) INSem
<i>Henicorhina leucosticta</i>	INSeGl	INSei	86% (12) INSei, 14% (2) INSeGl	
POLIOPTILIDAE				
<i>Ramphocaenus melanurus</i>	INSei	INSeS	100% (1) INSei	100% (2) INSeS
<i>Polioptila plumbea</i>	INSeS	INSeS	100% (6) INSeS	86% (6) INSeS, 14% (1) INSem
TURDIDAE				
<i>Hylocichla mustelina</i>	INSeGl	FRGSei	100% (1) FRGSei	
<i>Turdus grayi</i>	INSeGl	FRGes	100% (2) INSeGl	100% (3) FRGes, 88% (14) FRGes, 6% (1) INSeGl, 6% (1) INSem
<i>Turdus assimilis</i>	INSeGl	INSeS	50% (1) INSeS, 50% (1) FRGes	
MIMIDAE				
<i>Dumetella carolinensis</i>	INSeGl	INSeS	100% (1) INSeS	33% (1) INSeGl, 33% (1) INSeS, 33% (1) INSei 100% (1) INSem
FRINGILLIDAE				
<i>Euphonia affinis</i>	FRGSei	FRGes		100% (3) FRGes
<i>Euphonia hirundinacea</i>	FRGSei	FRGes		86% (31) FRGes, 5% (2) INSem, 5% (2) INSeDd, 3% (1) INSeS 83% (5) FRGes, 17% (1) INSeS
<i>Euphonia gouldi</i>	FRGSei	FRGSei		100% (2) FRGSei
PASSERELLIDAE				
<i>Arremonops chloronotus</i>	GRNs m	INSei	100% (1) INSei	75% (12) INSei, 19% (3) GRNsm, 6% (1) INSeS

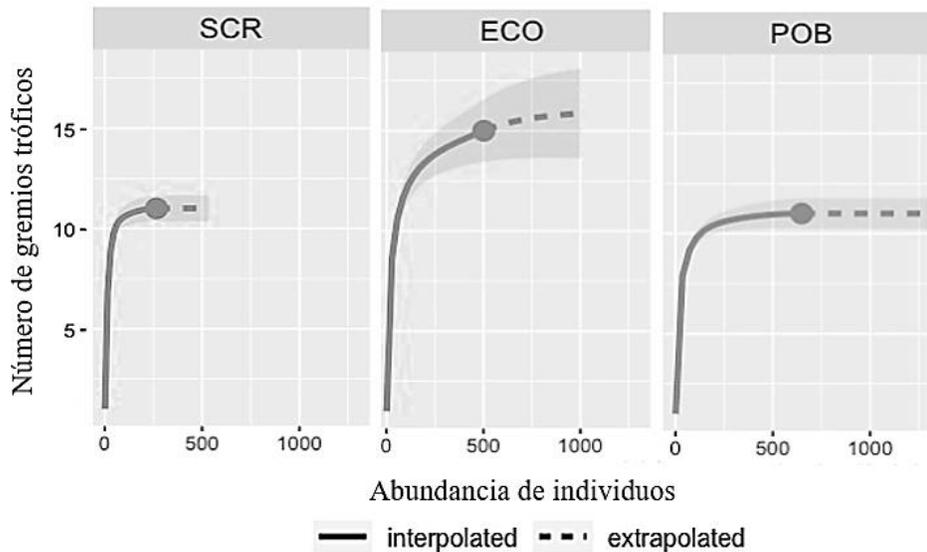
<i>Arremon aurantirostris</i>	GRNs m	GRNsm	100% (2) GRNsm		
ICTERIIDAE					
<i>Icteria virens</i>	INSei	INSei		100% (1) INSei	
ICTERIDAE					
<i>Amblycercus holosericeus</i>	OMNfa	INSex		100% (1) INSex	
<i>Sturnella magna</i>	INSgl	INSgl			100% (2) INSgl
<i>Psarocolius montezuma</i>	FRGes	INSES		67% (2) INSES, 33% (1) FRGes	91% (20) INSES, 9% (2) FRGes
<i>Icterus prosthemelas</i>	INSei	INSES		100% (1) INSES	
<i>Icterus spurius</i>	INSES	NCT		100% (2) NCT	100% (3) NCT
<i>Icterus galbula</i>	INSES	NCT		50% (1) FRGes, 50% (1) NCT	50% (2) NCT, 25% (1) INSES, 25% (1) INSei
<i>Molothrus aeneus</i>	GRNs m	GRNsm			100% (1) GRNsm
<i>Dives dives</i>	INSgl	INSgl		75% (3) INSgl, 25% (1) INSei	67% (4) INSgl, 33% (2) INSES
<i>Quiscalus mexicanus</i>	OMNfs	INSgl			90% (78) INSgl, 9% (7) GRNsm, 1% (1) FRGsei
PARULIDAE					
<i>Seiurus aurocapilla</i>	INSgl	INSgl	100% (2) INSgl	100% (1) INSgl	
<i>Parkesia motacilla</i>	INSgl	INSgl		100% (1) INSgl	
<i>Parkesia noveboracensis</i>	INSgl	INSgl			100% (2) INSgl
<i>Vermivora cyanoptera</i>	INSei	INSES	100% (1) INSES		
<i>Mniotilta varia</i>	INSlc	INSlc	67% (2) INSlc, 33% (1) INSES	100% (2) INSlc	100% (3) INSlc
<i>Leiothlypis peregrina</i>	INSei	NCT		50% (1) INSei, 50% (1) NCT	40% (2) NCT, 40% (2) INSem, 20% (1) INSES
<i>Leiothlypis celata</i>	INSei	NCT		100% (1) NCT	100% (1) NCT
<i>Geothlypis poliocephala</i>	INSei	INSei		75% (3) INSei, 25% (1) INSgl	100% (1) INSei
<i>Geothlypis formosa</i>	INSgl	INSdd	100% (1) INSdd	100% (1) INSES	
<i>Setophaga citrina</i>	INSei	INSei	100% (1) INSem	100% (2) INSei	
<i>Setophaga ruticilla</i>	INSdd	INSei		67% (4) INSei, 16% (1) INSem, 16% (1) INSES	42% (3) INSei, 29% (2) INSem, 29% (2) INSES
<i>Setophaga americana</i>	INSei	INSES			100% (1) INSES
<i>Setophaga magnolia</i>	INSei	INSES	100% (1) INSES	60% (3) INSem, 20% (1) INSei, 20% (1) NCT	50% (3) INSei, 50% (3) INSES
<i>Setophaga petechia</i>	INSei	INSES		43% (3) INSem, 43% (3) INSES, 14% (1) INSei	38% (5) INSES, 31% (4) INSei, 15% (2) INSem, 8% (1) INSdd, 8% (1) NCT
<i>Setophaga pensylvanica</i>	INSei	INSES		100% (1) INSES	100% (1) INSES
<i>Setophaga dominica</i>	INSei	INSES		100% (1) INSES	
<i>Setophaga virens</i>	INSei	INSES		100% (2) INSES	

<i>Basileuterus culicivorus</i>	INSei	INSeS	47% (14) INSeS, 30% (9) INSem, 23% (7) INSei	100% (1) INSeS	
<i>Cardellina pusilla</i>	INSei	INSei		50% (2) INSem, 25% (1) INSdd, 25% (1) INSei	100% (1) INSei
CARDINALIDAE					
<i>Piranga rubra</i>	INSeS	INSeS		100% (1) INSeS	
<i>Habia rubica</i>	INSei	INSeS	100% (1) INSeS		
<i>Habia fuscicauda</i>	INSei	INSem	63% (5) INSem, 25% (2) INSeS, 12% (1) INSdd	100% (4) INSei	
<i>Pheucticus ludovicianus</i>	INSeS	GRNeis		50% (3) GRNeis, 50% (3) NCT	
<i>Cyanoloxia cyanoides</i>	GRNs m	GRNsm	100% (2) FRGes	100% (3) GRNsm	
<i>Passerina cyanea</i>	GRNs m	GRNsm		100% (1) GRNsm	
<i>Passerina ciris</i>	GRNs m	GRNsm			100% (2) GRNsm
THRAUPIDAE					
<i>Thraupis episcopus</i>	FRGes	FRGes		100% (11) FRGes	100% (22) FRGes
<i>Thraupis abbas</i>	FRGes	FRGes		80% (4) FRGes, 20% (1) INSeS	94% (16) FRGes, 6% (1) INSeS
<i>Stelpnia larvata</i>	FRGes	FRGes		100% (12) FRGes	
<i>Volatinia jacarina</i>	GRNs m	GRNsm		100% (32) GRNsm	100% (18) GRNsm
<i>Lanio aurantius</i>	INSei	INSeS	100% (2) INSeS		
<i>Ramphocelus sanguinolentus</i>	INSei	FRGes		86% (6) FRGes, 14% (1) INSeS	
<i>Ramphocelus passerinii</i>	FRGes	FRGes		77% (10) FRGes, 23% (3) FRGsei	100% (1) FRGes
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	NCT	FRGes		67% (2) FRGes, 33% (1) FRGsei	100% (1) FRGes
<i>Coereba flaveola</i>	NCT	FRGes		64% (9) FRGes, 36% (5) NCT	100% (1) NCT
<i>Tiaris olivaceus</i>	GRNs m	GRNsm		100% (7) GRNsm	65% (11) GRNsm, 11% (2) FRGes, 11% (2) INSeS, 6% (1) INSdd, 6% (1) INSgl
<i>Sporophila funerea</i>	GRNs m	GRNsm		100% (2) GRNsm	
<i>Sporophila corvina</i>	GRNs m	GRNsm		93% (25) GRNsm, 7% (2) GRNeis	94% (16) GRNsm, 6% (1) FRGes
<i>Sporophila moreletti</i>	GRNs m	GRNsm		93% (14) GRNsm, 7% (1) NCT	100% (23) GRNsm
<i>Saltator atriceps</i>	FRGsei	FRGes		50% (1) FRGes, 50% (1) INSem	
<i>Saltator maximus</i>	FRGsei	FRGes		72% (5) FRGes, 14% (1) FRGsei, 14% (1) INSem	

**Anexo 3.** Número de especies de aves observadas, número de especies exclusivas y número de especies potenciales en la selva con regeneración (SCR), ecotono (ECO), y poblado (POB) del ejido Reforma Agraria, mpio. de Marqués de Comillas, Chiapas. Además, se presentan los resultados del estimador no paramétrico Chao 2, sus intervalos de confianza (IC; inferior y superior) al 95 %, las especies de aves en un evento (*singletons*) o dos eventos (*Doubletons*) y el esfuerzo de muestreo para cada sitio.

	<b>SCR</b>	<b>ECO</b>	<b>POB</b>
Especies observadas	104	155	101
Especies exclusivas	23	24	20
Chao 2	120.4	172.1	127.4
IC Inferior 95%	110.1	162.4	112.2
IC Superior 95%	147.9	194.4	163.8
Especies potenciales	16	17	26
Esfuerzo de muestreo	87%	90%	79%
Singletons	15	30	22
Doubletons	13	19	9

**Anexo 4.** Número de gremios tróficos estimados para la SCR (selva con regeneración), ECO (ecotono) y POB (poblado) del ejido Reforma Agraria, mpio. Marqués de Comillas, Chiapas y sus alrededores. Se muestran las curvas de rarefacción basadas en el número de individuos registrados en los GT. Los valores de referencia están presentados con líneas sólidas, el número de gremios tróficos extrapolados se presentan son representados con las líneas punteadas. El área grisácea alrededor de las líneas hace referencia al intervalo de confianza del 95 %.



**Anexo 5.** Clúster de K-medias realizado con las variables fisionómicas de la vegetación, obtenidas en el ejido Reforma Agraria y sus alrededores, mpio. Marqués de Comillas, Chiapas. Códigos: S= Selva con regeneración, E= Ecotono y POB= poblado.

