



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Diversidad de avifauna durante la sucesión  
secundaria de la selva baja caducifolia en  
Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca,  
México**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**B I Ó L O G A**

**P R E S E N T A:**

**ABRIL COPALLI HEREDIA MORALES**



DIRECTOR DE TESIS:  
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
Secretaría General  
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ  
Jefe de la División de Estudios Profesionales  
Facultad de Ciencias  
**Presente**

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

**Diversidad de avifauna durante la sucesión secundaria de la selva baja caducifolia en Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México.**

realizado por **Heredia Morales Abril Copalli** con número de cuenta **3-0055471-5** quien ha decidido titularse mediante la opción de **tesis** en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza

Propietario Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

Propietario Tutor Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Suplente Biól. José Alberto Gallardo Cruz

Suplente M. en C. Vicente Rodríguez Contreras

Atentamente,

“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”

Ciudad Universitaria, D. F., a 15 de junio de 2009

EL COORDINADOR DEL COMITÉ ACADÉMICO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

DR. PEDRO GARCÍA BARRERA

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

\*nlm.

## DEDICATORIA

A MI MAMÁ Y MI PAPÁ, QUIENES A LO LARGO DE MI VIDA ME ENSEÑARON DE MÁGICAS E INDESCRIPCIÓNES FORMAS QUE EL AMOR EXISTE.

A MI FAMILIA, POR SU INFINITA BONDAD Y LA FORTUNA DE TENERLOS A MI LADO. ESPECIALMENTE QUIERO AGRADECER A MI TÍO SALVADOR Y A MI PAPÁ LA OPORTUNIDAD QUE TUVE CON ELLOS DE CONOCER Y DISFRUTAR LA NATURALEZA.

A MARIANA CAMACHO, ALEJANDRA MENA Y ROMÁN HERNÁNDEZ POR TODO.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, por aceptar y disfrutar dirigir esta tesis. Agradezco su infinito apoyo, paciencia y forma de transmitir el conocimiento, los cuales desde que fue mi profesor de Ecología hasta ahora hicieron de este proceso una de las experiencias más importantes de mi vida.

A mis sinodales, los Drs., María del Coro Arizmendi y Adolfo Navarro, el M. en C. Vicente Rodríguez y el Biól. Alberto Gallardo Cruz, y por sus correcciones y sugerencias que enriquecieron esta tesis.

A la familia Reyes Manuel por haberme recibido siempre con los brazos abiertos en Nizanda, haciéndome sentir en casa.

A Vicente Rodríguez, pues no imagino la realización de este trabajo sin su presencia y a quien consideraré siempre mi maestro de la maravillosa vida de las aves.

A Alberto Gallardo, por su invaluable amistad; sus palabras, su comprensión y sus lecciones hicieron de esta experiencia algo muy especial.

Al equipo de trabajo del Laboratorio de Ecología. Especialmente a Marco Antonio Romero por su amable ayuda siempre que fue necesaria, especialmente en aspectos de cómputo, y a Eduardo Pérez García por sus comentarios y sugerencias respecto a la tesis.

A Laila Yunes y Cristian Montes por su ayuda en el trabajo de campo, el cual disfrutamos bien felices en Nizanda.

A Bruno Barrales por su compañía, por las discusiones sobre este trabajo y su apoyo incondicional.

A Rafa, George, Paco, Luis, Lau, Jairo y Fer por la sorpresa de conocerlos. Por las incontables vivencias y su apoyo en la recta final de este trabajo. Never to surrender...we shall overcome!!!

A todos con los que compartí momentos inolvidables a lo largo de esta carrera. Cada uno de ustedes ocupa un lugar muy alto...Somewhere over the rainbow...y solo puedo agradecer su enorme y fuerte amistad ¡¡Bandita!!

La Dirección General de Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México otorgó financiamiento para la realización de este estudio a través de los proyectos de PAPIIT IN221503-3 e IN216007-3, incluyendo una beca para la terminación de tesis. Este proyecto también recibió apoyo parcial del CONACyT a través del fondo sectorial CONACYT-SEMARNAT, proyecto 2002-C01-0267, y de la Facultad de Ciencias (UNAM) a través del presupuesto operativo otorgado a Jorge Meave.

## Resumen

A lo largo del proceso de sucesión secundaria la estructura de un hábitat sufre modificaciones que pueden tener diferentes efectos sobre la comunidad de avifauna asociada. Varios estudios han propuesto que tanto la estructura como la composición florística de la vegetación son determinantes importantes de las características de las comunidades de aves. En este estudio se analizaron los cambios de diversidad que ocurren en la comunidad de avifauna residente y migratoria en tres categorías de edad sucesional distintas (joven, intermedia y vieja) derivadas de una selva baja caducifolia en el sur de México. Se realizaron seis muestreos bimensuales que abarcaron la época de lluvias y la de secas. El estudio se hizo en nueve acahuals, tres por cada categoría sucesional. En ellos se realizaron registros de todas las especies de aves observadas, siempre y cuando éstas hubieran hecho contacto físico con la vegetación. Se registró el tipo de uso que el ave realizó: percheo o forrajeo. Se hizo un conteo de los nidos encontrados en cada acahual. Se obtuvo un índice de uso del hábitat para cada especie. Se registraron 47 especies de aves (34 residentes y 13 migratorias) en total. La categoría de edad sucesional menos rica fue la joven. De las 47 especies, 14 estuvieron presentes en las tres categorías, mientras que 21 fueron exclusivas de alguna categoría. Los avistamientos de las especies exclusivas fueron muy pocos, excepto los de *Aimophila ruficauda* en la categoría joven. La categoría intermedia y la vieja fueron las más similares en cuanto a la composición de su avifauna. Más de 50% de todos los avistamientos (969) correspondió a cuatro especies: *Icterus pustulatus*, *Myiarchus tyrannulus*, *Passerina leclancherii* y *Polioptila albiloris*. Los índices de uso variaron de acuerdo con la especie y la categoría en la que fue registrada. Se presentaron especies pertenecientes a cinco gremios alimenticios en las tres categorías de edad de los acahuals. Las actividades de forrajeo del gremio omnívoro estuvieron representadas únicamente en la categoría intermedia y la vieja, mientras que las actividades de forrajeo del gremio granívoro estuvieron mejor representadas en la categoría joven. Los resultados indican que la vegetación secundaria derivada de selva baja caducifolia ofrece condiciones de hábitat adecuadas para una proporción importante de la avifauna regional, y que los acahuals de mayor edad parecen ser atractivos para un mayor número de especies.

*Palabras clave:* avifauna, gremios alimenticios, selva baja caducifolia, sucesión, uso del hábitat.

## Abstract

During the process of secondary succession the structure of a given habitat undergoes transformations that may have different effects on the associated avian community. Several studies have proposed that both vegetation structure and floristic composition are important drivers of the bird community's characteristics. In this study the changes in diversity taking place in both the resident and migratory bird communities in three successional age categories (young, intermediate and old) derived from a tropical dry forest in southern Mexico were analyzed. Six bi-monthly censuses were performed covering the rainy and the dry season. The study was conducted in nine fallows, three for each successional category; in them, records were made of all observed species, as long as they made physical contact with the vegetation. The type of use made by the bird was recorded: perching or foraging. Nests occurring in each fallow were tallied. For each species a habitat use index was calculated. Forty-seven bird species (34 resident and 13 migratory) were recorded in total. The least rich category of successional age was the young one. Of the recorded 47 species, 14 occurred in all three categories, whereas 21 were exclusive of one of them. Sightings of exclusive species were scarce, excepting for *Aimophila ruficauda* in the young category. The most similar age categories regarding avifauna composition were the intermediate and the old. Over 50% of all sightings (969) was accounted for by four species: *Icterus pustulatus*, *Myiarchus tyrannulus*, *Passerina leclancherii* and *Polioptila albiloris*. Use indices varied according to species and age category. Species representing five feeding guilds were recorded in all three successional categories, but foraging activities of the omnivorous guild were represented only in the intermediate and old categories, whereas foraging activities of the granivorous guild were better represented in the young category. The results indicate that secondary vegetation derived from tropical dry forest provides adequate habitat conditions for an important proportion of the regional avifauna, and that older secondary fallows appear to attract larger numbers of bird species.

*Key words:* avifauna, feeding guilds, habitat use, succession, tropical dry forest.

## ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
1.1 Presentación del estudio	1
1.2 La selva baja caducifolia	1
1.3 El proceso de sucesión secundaria	3
1.4 Selección y uso del hábitat	3
1.5 Diversidad de avifauna durante la sucesión	6
1.6 Uso de los recursos durante la sucesión	8
1.7 Planteamiento del problema	10
1.8 Objetivos	11
<b>II. SITIO DE ESTUDIO</b>	<b>12</b>
2.1 Ubicación y descripción	12
2.2 Vegetación y avifauna	13
<b>III. MÉTODO</b>	<b>15</b>
3.1 Clasificación de los acahuales	15
3.2 Trabajo de campo	16
3.3 Registro de aves en los acahuales	16
3.3.1 Parcelas de estudio	16
3.3.2 Registro de especies	17
3.3.3 Actividades realizadas por las aves (tipos de uso)	17
3.4 Análisis de datos	18
3.4.1 Riqueza	18
3.4.2 Composición	18
3.4.3 Frecuencia de avistamiento	19

3.4.4 Índice de uso	19
<b>IV. RESULTADOS</b>	<b>20</b>
4.1 Riqueza	20
4.1.1 Riqueza y composición entre categorías	21
4.2 Comparación de las frecuencias de avistamiento entre categorías	26
4.3 Diversidad de gremios alimenticios	27
4.4 Uso del hábitat	29
4.4.1 Forrajeo de gremios alimenticios	30
<b>V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES</b>	<b>32</b>
5.1 Riqueza y diversidad de la avifauna en la vegetación secundaria de SBC	32
5.2 Relación entre la avifauna y las etapas sucesionales	34
5.3 Complejidad del uso de la vegetación por parte de las aves	37
5.4 Diversidad de gremios alimenticios	39
5.5 Conclusiones	40
<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>42</b>
APÉNDICE 1	51
APÉNDICE 2	53

# I. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Presentación del estudio

Las áreas cubiertas originalmente por selva baja caducifolia (SBC) en México se han reducido por causa de la presión antropogénica y este proceso amenaza su diversidad biológica (Trejo y Dirzo, 2000). La conversión del suelo para el uso agrícola tradicional es común en las zonas rurales localizadas en regiones de SBC. Este tipo de uso promueve el abandono de los terrenos después de ser usados como campos agrícolas por un tiempo; cuando eso sucede, suele comenzar un proceso de regeneración natural que resulta en la existencia de numerosos parches de vegetación secundaria. Cuando desaparece la cubierta vegetal, se elimina un componente fundamental del hábitat para la avifauna asociada a ella. La estructura de la vegetación es importante para las aves, pues ellas dependen de los recursos que la vegetación les proporciona, como por ejemplo sitios de percha, forrajeo y anidación, así como refugio y alimento, todo lo cual es requerido por las aves para su supervivencia (Orians y Wittenberger, 1991; Powell y Steidl, 2000; Ortiz-Pulido *et al.*, 2000).

A lo largo del desarrollo sucesional, la estructura del hábitat de las aves se modifica conforme cambian los atributos estructurales y de composición florística de la vegetación. Diversos estudios realizados en zonas templadas y tropicales han demostrado que la sucesión secundaria tiene efectos claros sobre los patrones de las comunidades avifaunísticas (Shugart y James, 1973; Shankar, 2000; Smith *et al.*, 2001), como su diversidad y la manera en que usan los recursos. Sin embargo, la información que se tiene para la SBC sobre estos aspectos es mínima. En este estudio se abordan las siguientes preguntas: ¿qué patrones presenta la comunidad de aves asociados al proceso de regeneración natural en la SBC?, y ¿de qué recursos hacen uso las aves en estas comunidades secundarias? Esta investigación forma parte de un estudio sobre la sucesión secundaria de la selva baja caducifolia (Lebrija-Trejos, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Brienen *et al.*, 2009) que se lleva a cabo en una localidad del sur de México.

## 1.2 La selva baja caducifolia

Por situarse en la franja tropical, las selvas bajas caducifolias (SBC) constituyen comunidades cuyo funcionamiento y estructura están fuertemente influenciados por el régimen estacional de la

precipitación, la temperatura, el viento y la radiación solar (Murphy y Lugo, 1986). De manera local, las características topográficas y edáficas del terreno también afectan la estructura y la composición de estas selvas (Pérez-García *et al.*, 2001; Durán *et al.*, 2006; Gallardo-Cruz *et al.*, 2006). La SBC está presente en México en porciones aisladas de la vertiente del Atlántico, mientras que en la del Pacífico se distribuye de forma más extensa y continua desde el sur de Sonora (28° N) hasta Chiapas (Trejo y Dirzo, 2000). Este tipo de vegetación destaca por su apariencia tan contrastante entre la época de lluvias y la época de secas, durante la cual carece de follaje. En este aspecto fenológico, al menos los árboles suelen sincronizarse al expandir las nuevas hojas durante la época de lluvias, mientras que la floración, la fructificación y la dispersión de semillas muestran patrones más variables entre las especies (Bullock y Solís-Magallanes, 1990).

Tanto la estructura como la composición florística de la SBC son componentes fundamentales del hábitat que ocupan otros organismos, entre éstos los animales. De hecho, la porción de SBC que se extiende a lo largo de las costas mexicanas del Pacífico está considerada como un centro de diversidad y endemismo de vertebrados terrestres (Ceballos y García, 1995), entre ellos la avifauna (Gordon y Ornelas, 2000; García-Trejo y Navarro, 2004). Las aves que hacen uso de hábitats tan estacionales como la SBC se enfrentan a una fuerte variación estacional en la disponibilidad de recursos, con sus consecuentes efectos en quienes la habitan. Por ejemplo, la abundancia de colibríes varía de acuerdo con los patrones de floración en la SBC de Chamela (Arizmendi y Ornelas, 1990). Asimismo, hay especies que realizan movimientos estacionales a otros tipos de vegetación en busca de recursos (Gordon y Ornelas, 2000; Renton, 2001). Las aves también se enfrentan a los cambios ejercidos por el disturbio antropogénico, como el incremento de asentamientos humanos (Murphy y Lugo, 1986), las actividades ganaderas (Maass, 1995; Challenger, 1998) y las actividades agrícolas (Maass, 1995), todo lo cual ha hecho desaparecer porciones del hábitat. Esta pérdida no sólo tiene impacto sobre las aves residentes, pues un gran número de especies migratorias neárticas usan la SBC en territorios neotropicales como hábitat invernal (Hutto, 1989, 1998; Winker, 1995).

A medida que se elimina la selva madura y dependiendo del grado de perturbación en el sistema, la cubierta vegetal puede comenzar a regenerarse de forma natural, dando inicio al proceso conocido como sucesión secundaria. Si se considera a este proceso como un mecanismo de recuperación de las características del hábitat, entonces el manejo y la distribución de los

bosques secundarios son componentes importantes en los planes de conservación de la biodiversidad tropical (DeWalt *et al.*, 2003; Schulze, 2004).

### 1.3 El proceso de sucesión secundaria

La práctica tradicional agrícola de tumba, roza y quema utilizada por muchos pobladores de zonas rurales localizadas en las regiones de SBC ha promovido el proceso de sucesión, pues tras abandonar los campos de cultivo, la vegetación comienza a regenerarse de forma natural a partir de dos vías principales: semillas o regeneración vegetativa (Vieira y Scariot, 2006). Las semillas pueden dispersarse antes del disturbio, permaneciendo viables en el suelo (Mena-Gallardo, 2009), o bien pueden ser dispersadas hacia el sitio después de la destrucción de la vegetación original (Ewel, 1980). A lo largo de la sucesión, las interacciones bióticas (planta-planta o planta-animal), las interacciones abióticas, los eventos estocásticos y la biología misma de las especies vegetales (Guariguata y Ostertag, 2001) se conjuntan para ir modificando el hábitat a lo largo del tiempo a través de un recambio de especies vegetales. Este recambio trae consigo variaciones en dos atributos fundamentales de la vegetación: la estructura y la composición florística.

Durante el proceso de sucesión la interacción entre la vegetación y las aves es importante por dos razones. La primera recae en la efectividad de algunas especies de aves para dispersar semillas o polinizar flores (Sekercioglu, 2006). Por otro lado, la vegetación proporciona recursos estructurales y florísticos elementales para las aves como sitios de percheo, forrajeo, anidación, refugio y alimentación (Sutherland y Green, 2004). Por lo tanto, existe una estrecha relación ecológica entre ambas comunidades, la vegetal y la de avifauna. Sin embargo, la relación entre las aves y la vegetación depende también de otro conjunto de factores conocidos como selección de hábitat, de entre los cuales destaca la estructura de este último.

### 1.4 Selección y uso del hábitat

En una gran variedad de hábitats las especies vegetales presentes y la organización espacial de todas sus partes configuran un espacio físico, reflejando así la estructura del hábitat. Esta estructura es importante para las aves porque representa un factor próximo de selección (Cody, 1981; Block y Brennan, 1993). La ‘selección del hábitat’ es un proceso complejo, pues en él participan no sólo factores físicos del ambiente sino también las interacciones competitivas, los

efectos de depredación, las relaciones mutualistas, la morfología, la conducta y en sí todas las historias de vida de las especie involucradas (Cody, 1985). El resultado final del proceso de selección del hábitat es el denominado ‘uso del hábitat’ (Block y Brennan, 1993), término que se refiere a la manera en la que las aves usan una colección de elementos que se encuentran en el hábitat para satisfacer sus requerimientos básicos, mediante actividades específicas como el percheo, el forrajeo y la anidación. Para cualquiera de estas actividades, varios estudios han concluido que tanto los atributos de estructura como los de composición florística de la vegetación juegan un papel fundamental. Esto se ha observado por ejemplo en humedales de Almería, España, donde los sitios caracterizados por una mayor cobertura y altura de las hierbas eran los que estaban siendo usados por el mayor número de especies de aves (Paracuellos, 2006). También se ha reportado que estos atributos son importantes en humedales del estado de Washington, Estados Unidos, donde las hembras de *Xanthocephalus xanthocephalus* mostraron preferencia por sitios con una cobertura vegetal moderadamente densa que permite un mejor soporte de los nidos y protección ante depredadores (Orians y Wittenberger, 1991).

En los hábitats boscosos se han observado otros patrones de uso que también se relacionan con la estructura y la composición florística de la vegetación. En una comunidad de vegetación ribereña en Arizona, Estados Unidos, se encontró que las especies de aves se podían dividir en dos grupos, dependiendo de la altura a la que construyen sus nidos (Powell y Steidl, 2000). *Icterus cucullatus* y *Passerina caerulea* anidaron casi exclusivamente en lo alto del árbol *Platanus wrightii*, mientras que aves más pequeñas como *Vireo bellii* y *Auriparus flaviceps* construyeron sus nidos en árboles de menor tamaño o arbustos. En los bosques de *Pinus taeda* en Carolina del Sur, Estados Unidos, los tocones son un recurso crítico para la anidación de varias especies (Lohr *et al.*, 2002). De manera análoga, en las selvas tropicales, incluyendo la SBC, las especies de trogones y pericos usan termiteros construidos en los árboles para anidar (Brightsmith, 2000; Valdivia *et al.*, 2005).

Tanto la selección como el uso de los sitios de anidación se consideran como fenómenos locales en términos de la restricción territorial que tienen las especies. La anidación está considerada como una actividad de naturaleza intensiva, sobre todo en los sistemas estacionales, donde la abundancia de recursos se reduce en cierta época del año (Orians y Wittenberger, 1991). El forrajeo, por su parte, representa una actividad de naturaleza extensiva por llevarse a cabo de manera repetida a lo largo del periodo en el que el ave hace uso del hábitat (Orians y

Wittenberger, 1991). Se piensa que la estructura del hábitat tiene mucha relevancia para esta actividad. En el forrajeo el ave muestra una especialización adicional en la búsqueda de recursos, ya sea por su dieta o por su táctica de forrajeo. La repartición del alimento entre las aves insectívoras de un bosque deceduo en New Hampshire, Estados Unidos, depende por un lado de los sustratos vegetales en los que el ave busca los insectos, ya sea en el follaje, la corteza o la hojarasca, y por otro de la conducta en las tácticas de forrajeo desarrollada por cada especie (Robinson y Holmes, 1982).

Al igual que el forrajeo, el percheo es una actividad constante. Los sitios de percha son utilizados para vocalizar, descansar, defecar o acechar. Las aves emiten cantos o llamados para relacionarse con otras aves de la misma o de otras especies. Inclusive en el percheo, las aves muestran preferencia por ciertas estructuras sobre otras (Castrale, 1983). La estructura del hábitat permite o limita estas actividades (Sutherland y Green, 2004). Las actividades de percheo juegan un papel ecológico importante en el contexto de la dispersión de semillas en el sistema. Por ejemplo, los árboles remanentes en pastizales son recursos atractivos para las actividades de percheo y forrajeo (Ortiz-Pulido *et al.*, 2000; Bleher y Böhning-Gaese, 2001). Para el percheo las aves cuentan con una gama amplia de estructuras, en tanto que para el forrajeo y más aún para la anidación, los factores se vuelven más específicos.

El reconocimiento de que cada una de estas actividades está asociada al uso de un recurso permite establecer la importancia que tienen la abundancia y las características de éstos en el hábitat. En general, una mayor abundancia de recursos representa un hábitat más productivo (Cody, 1981) y esto a su vez puede traducirse en un hábitat de alta “calidad intrínseca”. Sin embargo, la calidad está en función de la especie evaluada, lo cual implica también que la especie esté provista de protección ante depredadores, parásitos y otros factores de amenaza, lo cual permite asegurar un crecimiento, una supervivencia y una producción de descendencia mejores (Müller *et al.*, 1997).

El uso del hábitat se vincula con la idea de que a lo largo del desarrollo sucesional, cada una de sus etapas puede ser considerada como un hábitat diferente, definidos por una colección particular de recursos estructurales y florísticos. Las etapas iniciales son menos complejas estructuralmente para las aves, es decir, tienden a una mayor homogeneidad en cuanto al componente vegetacional, aunque la complejidad del hábitat depende del taxón de estudio (DeWalt *et al.*, 2003). Por su parte, las etapas tardías son más heterogéneas, pues para ese

entonces el espacio ya está configurado por un mayor número de especies vegetales (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008), con sus diferentes follajes, copas y cortezas. Este aumento de complejidad representa una adición de recursos, los cuales podrían llegar a ser utilizados por un mayor número de especies. Los hábitats derivados de un disturbio antropogénico intenso son pobres en diversidad estructural y cuentan con una avifauna menos rica, o al menos no cuentan con todas las aves que dependen de la estructura del interior del bosque (Saab y Petit, 1992; Confer y Holmes, 1995; Estrada *et al.*, 1997). Por lo tanto, a medida que esta calidad se vea disminuida, se tienen efectos de empobrecimiento no sólo en la diversidad vegetal, sino también en la diversidad de avifauna residente y migratoria.

### 1.5 Diversidad de avifauna durante la sucesión

El entendimiento de los factores que estructuran las comunidades de avifauna tiene sus inicios en trabajos ecológicos que examinan tanto el papel de los factores abióticos como de los bióticos (Wiens y Rotenberry, 1981; Welsh y Loughheed, 1996). Entre los referentes a los factores bióticos, el estudio de tipo ecológico sobre la relación entre la vegetación y la diversidad de aves nació cuando MacArthur y MacArthur (1961) se plantearon la pregunta: ¿qué tiene el ambiente que es capaz de controlar la diversidad de aves? La búsqueda de una respuesta condujo a evaluar la distribución vertical del follaje en los bosques como uno de los factores que promueven la distribución de las aves (MacArthur *et al.*, 1966; Recher, 1969; Karr y Roth, 1971), aunque queda claro que no es el único determinante (Willson, 1974), pues cada tipo de hábitat posee sus propias características de la vegetación, así como mecanismos ecológicos con la avifauna asociada. Por otro lado, en esa época se desarrollaba a grandes pasos el conocimiento botánico acerca de la sucesión ecológica. Así, los estudios sobre la ecología de las aves comenzaron a considerar a la sucesión secundaria como un proceso conducente a un mejor entendimiento de los efectos que tienen los cambios de la vegetación en patrones de la comunidad de avifauna. Entre los principales patrones que se busca comparar están los relacionados con la riqueza y la abundancia de las aves. Los primeros trabajos orientados en esta dirección fueron realizados en los bosques templados y los de coníferas en los Estados Unidos de América, donde la riqueza y la densidad de especies aumentaban con la edad sucesional (Johnston y Odum, 1956; Shugart y James, 1973). Sin embargo, esos estudios no tomaron en cuenta el hecho de que las especies transitorias o invernantes en la zona también contribuyen con patrones ecológicos particulares. Por ejemplo,

cuando Kricher (1973) incluyó a las especies transitorias o invernantes en sus cuentas, observó que la mayor proporción de éstas se reunía en campos herbáceos, mientras que las que construían nidos se restringían a etapas sucesionalmente tardías del bosque. El mismo caso se presentó en un bosque ribereño de Nuevo México, Estados Unidos (Farley *et al.*, 1994), ya que varias especies no reproductivas en la zona fueron muy abundantes en los hábitats menos complejos estructuralmente.

Poco tiempo después se comenzó a poner más atención en un mayor número de hábitats, entre ellos los tropicales. Las zonas tropicales poseen una mayor diversidad de aves que las regiones templadas, así como una organización y estructura más compleja de la comunidad (Terbogh *et al.*, 1990). Esta complejidad se refleja en una amplia gama de aspectos que varían dependiendo de las características del hábitat y sus especies asociadas. Una implicación interesante de esto es que encontrar una mayor diversidad de aves en estadios maduros no es la regla. De hecho, hay indicios de que a lo largo de la sucesión la composición de especies de aves se recupera más lentamente que la riqueza (Dunn, 2004).

La composición de la avifauna es importante al evaluar la distribución de las especies consideradas como especialistas, raras o en estado crítico de conservación en las distintas etapas de sucesión, pues su presencia (o inclusive su ausencia) ayuda a identificar el grado de perturbación que tienen los hábitats (Stotz *et al.*, 1996). En una selva húmeda de Mizoram, India, se encontró que el bosque maduro es el hábitat principal de las aves especialistas consideradas típicas de bosque húmedo, así como de las especies raras y migratorias altitudinales, mientras que las especies de amplia distribución en la región se correlacionaron negativamente con la recuperación de la selva (Shankar, 2001). Un caso similar se presentó en una selva mediana subperennifolia de Campeche, México, en donde a pesar de que la diversidad no mostró cambios significativos entre tres estadios sucesionales, la mayor proporción de especies residentes especialistas de interior de bosque se encontró en la selva de fisonomía madura (Smith *et al.*, 2001). En la selva húmeda de la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, la vegetación cambia drásticamente de un sitio dominado por arbustos a sitios donde se ha incrementado el número de árboles, lianas y cobertura de las copas, disminuyendo a la vez el estrato arbustivo. Nuevamente las especies dependientes de bosque se encontraron en etapas más viejas, mientras que las generalistas se encontraban en estadios tempranos (Loiselle y Blake, 1994). Las selvas en regeneración son ambientes atractivos para una gran diversidad de especies por sus altas tasas de

producción de flores, frutos y follaje (Loiselle y Blake, 2001; Bojorges-Baños y López-Mata, 2006). Por ello, se puede decir que la recuperación de los atributos estructurales y florísticos ha favorecido en algún grado la recuperación de la diversidad de aves, tomando en cuenta que las especies con alguna especialización al hábitat llegan a ser las más sensibles a estas modificaciones. Aunado a la diversidad estrictamente taxonómica de las aves se encuentra la diversidad de gremios alimenticios definidos por la dieta de cada especie. En este aspecto se ha observado un patrón interesante: a lo largo de la sucesión no sólo aumenta el número de gremios, sino que además nuevas especies se van añadiendo a cada gremio ya establecido (May, 1982). Por otro lado, se ha encontrado que los pastizales que representan estadios muy tempranos de sucesión dominados por hierbas son los más pobres en riqueza tanto de aves residentes (Estrada *et al.*, 1997) como migratorias (Saab y Petit, 1992), o al menos que contienen la composición de avifauna menos compleja (Cárdenas *et al.*, 2003). En algunos casos, los hábitats de menor calidad botánica y estructural han sido muy diversos en la avifauna de tipo generalista o que no depende del bosque (Sekercioglu, 2002).

Mientras que la diversidad se relaciona con cambios numéricos que responden a las preguntas ¿cuántas especies hay? y ¿cuáles son?, el análisis del uso de los recursos por parte de las aves responde a la siguiente interrogante: ¿qué actividades realizan en torno a los mismos? En última instancia, la presencia de una especie depende del uso que esté haciendo en el hábitat (Kricher, 1973).

## 1.6 Uso de los recursos durante la sucesión

El uso que hacen las aves de la vegetación puede variar de acuerdo con las características de los propios recursos que estos organismos encuentran en cada tipo de hábitat sucesional. Por ejemplo, la abundancia de diversas plantas con fruto que caracterizan a estadios sucesionales tempranos es un factor atractivo para el forrajeo de aves migratorias neártico-neotropicales, tanto en territorios de la zona templada de Estados Unidos de América durante la migración de otoño (Suthers *et al.*, 2000), como en bosques secundarios húmedos durante la migración de primavera en América Central (Martin, 1985). Los frutos son un recurso importante durante el recorrido latitudinal de varias especies de aves, las cuales a pesar de ser insectívoras en sus hábitats de residencia, aprovechan las reservas energéticas que contienen los frutos de una gran diversidad de plantas. Por el contrario, la ausencia de ciertos recursos como los sitios de percha reduce el

movimiento de aves frugívoras hacia pastizales abandonados (Cardoso Da Silva *et al.*, 1996). En los pastizales adyacentes a la SBC de Costa Rica, la ausencia de dispersores como *Calocitta formosa* ha dejado a estos sitios sin el aporte de semillas de los árboles representativos de la selva madura como los del género *Bursera* (Janzen, 1988). La retención de arbustos y árboles para el percheo también son recursos importantes para las especies migratorias (Saab y Petit, 1992).

Varios estudios han encontrado que en los bosques secundarios están ausentes o por lo menos se encuentran en menor abundancia las especies especialistas del interior de bosque. Esta especialidad descansa en el tipo de recurso que cada especie busca o requiere. Por ejemplo, en las selvas tropicales húmedas las aves insectívoras especialistas en alimentarse de multitudes de hormigas forrajean en el sotobosque (Borges y Stouffer, 1999; Estrada *et al.*, 2000), que es un estrato diferenciable en selvas maduras y que proporciona diversos insectos y vertebrados pequeños, además de que existe una cubierta protectora proporcionada por la vegetación del dosel. De hecho, se considera que las especies insectívoras de este tipo son incapaces de cruzar campos abiertos o con cubierta vegetal muy abierta (Sekerciouglu *et al.*, 2002). En estos sitios se han encontrado especies que forrajean principalmente en el suelo en busca de semillas (Farley *et al.*, 1994), mientras que los frugívoros y nectarívoros han estado totalmente ausentes (Saab y Petit, 1992). En la región de la Selva Lacandona, en el sur de México, se encontró que la mayor riqueza de especies de la familia Tyrannidae se encontraba en la selva madura, pero la abundancia de las especies fue mayor en hábitats sucesionales, pues fue aquí donde se observó que forrajeaban la mayor parte del tiempo (Ramírez-Albores, 2006).

Para las actividades de anidación se requieren diversos sustratos materiales de construcción. Hay especies que por su morfología y características en uso del hábitat prefieren árboles de gran tamaño (Díaz *et al.*, 2005) o una mayor cobertura de copa (King y DeGraaf, 2000); estos atributos sólo se alcanzan después de varios años de sucesión. En una selva húmeda de Panamá, las aves que usan árboles de gran tamaño para anidar pueden encontrar este recurso en bosques que tengan al menos 70 años de desarrollo, mientras que las que aniden en cavidades de árboles muertos pueden encontrar que este recurso es bastante escaso (DeWalt *et al.*, 2003).

Estos estudios muestran cómo distintas especies explotan los recursos de acuerdo con su ecología y que hay recursos que sólo están disponibles una vez que el hábitat ha recuperado ciertos atributos de la vegetación. Por ello, la estructura del hábitat y la abundancia de recursos repercuten directamente en el uso del hábitat, y así en la riqueza y diversidad de especies de aves.

## 1.7 Planteamiento del problema

Los patrones de diversidad y uso de los recursos en las comunidades de avifauna varían en función de los cambios en las características del hábitat, tales como la estructura y la composición florística de la vegetación a lo largo del desarrollo sucesional. Sin embargo, hay poca información acerca de esta relación ecológica para los hábitats de selva baja caducifolia, los cuales están entre los más ricos en flora y avifauna, pero también entre los más amenazados (Janzen, 1988; Trejo y Dirzo, 2000). Con este estudio se busca analizar la relación que existe entre los patrones de la comunidad de avifauna tales como su riqueza, composición, diversidad de gremios alimenticios y patrones de uso del hábitat, con el proceso de sucesión secundaria de una selva baja caducifolia del sur de México. Este análisis permitirá tener un mejor entendimiento sobre la relación entre los recursos que la vegetación les proporciona a las aves en distintas etapas sucesionales, y a la vez permitirá explorar la manera en la que están repercutiendo estos cambios de desarrollo de la vegetación sobre la diversidad de aves, tanto residentes como migratorias, en cada uno de los sitios. Para efecto de este trabajo se plantean las siguientes preguntas: ¿Están presentes las aves de la región en la vegetación secundaria? ¿Son las mismas especies las que están presentes en diferentes categorías sucesionales? ¿Varía el uso de los recursos que las aves hacen en diferentes categorías sucesionales?

La hipótesis se desprende a partir de la visualización de dos situaciones extremas y poco probables. La primera sería que todas las aves estuvieran presentes en las tres categorías sucesionales; la segunda, que cada categoría sucesional contara con su exclusiva composición de especies, las cuales harían un uso específico de los recursos que ahí se les proporcionara. Sin embargo, de acuerdo con la teoría revisada, las aves discriminan entre los componentes del hábitat de acuerdo con factores de selección, siendo uno de ellos las características de la vegetación. Por lo tanto, es razonable esperar que la mayor riqueza de especies de aves se encuentre en los sitios de mayor edad sucesional, pues su estructura y composición florística configuran un hábitat más complejo. Esto implica fundamentalmente que habría una mayor abundancia de recursos, independientemente de la estacionalidad del sitio. Por esta misma razón, tendría que ser en estos sitios donde se observaría que las aves hacen un mayor uso de los recursos.

## 1.8 Objetivos

El objetivo general de esta tesis fue analizar los cambios de diversidad de la comunidad de aves residentes y migratorias en tres estadios sucesionales de una selva baja caducifolia en el sur de México. Se plantearon además los siguientes objetivos particulares:

- (1) Registrar las especies de aves presentes en la vegetación secundaria.
- (2) Determinar la riqueza de especies y la composición de avifauna residente y migratoria en sitios de distinta edad sucesional.
- (3) Registrar las actividades que realizan las aves en cada sitio de distinta edad sucesional para comparar el uso de los recursos.
- (4) Comparar la composición de gremios alimenticios de aves residentes y migratorias en sitios de distintas edades sucesionales.

## II. SITIO DE ESTUDIO

### 2.1 Ubicación y descripción

El estudio se llevó a cabo en los alrededores de Nizanda ( $16^{\circ} 39' 30''$  N,  $95^{\circ} 00' 40''$  O), poblado ubicado en el sur del Istmo de Tehuantepec y que pertenece al municipio de Asunción Ixtaltepec, Distrito de Juchitán, Oaxaca, México (Fig. 1). Nizanda poseía alrededor de 208 habitantes en el último conteo realizado en 2005 (Cortés, 2007), y se encuentra sobre la ruta del Ferrocarril Transístmico que conecta los puertos de Coatzacoalcos en el Golfo de México y Salina Cruz en el Océano Pacífico.

Las estimaciones climáticas para la región arrojan una temperatura anual promedio de  $26^{\circ}\text{C}$  y una precipitación media anual de 1,000 mm (Pérez-García *et al.*, 2005); la época de secas es muy marcada y se extiende de noviembre a mayo, mientras que la de lluvias es más corta, concentrándose entre junio y octubre. El viento que atraviesa la región, de más fuerza durante el invierno (Romero-Centeno *et al.*, 2003), es uno de los aspectos más sobresalientes del clima en la región.



**Figura 1.** Ubicación geográfica del área de estudio en el sur de Oaxaca, México.

El paisaje está dominado por lomeríos bajos, los cuales están interrumpidos esporádicamente por afloramientos de roca caliza bastante escarpados (Pérez-García y Meave, 2004). El más representativo de éstos es el Cerro Verde o Daniró, cuyo picos más altos alcanzan altitudes de más de 500 m, y que en conjunto constituye un sitio importante por la presencia de un remanente relativamente grande de selva baja caducifolia bien conservada (Gallardo-Cruz *et al.*, 2005). El intervalo altitudinal de la zona va de 90 a 700 m s.n.m., siendo el punto más alto la cima del cerro Naranjo.

## 2.2 Vegetación y avifauna

En correspondencia con la topografía, en esta región se presenta un mosaico complejo de comunidades vegetales. La más representativa del área por su extensión es la selva baja caducifolia (SBC). La vegetación regional también incluye bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, sabana, selva mediana (subcaducifolia y subperennifolia), vegetación acuática y subacuática (Pérez-García *et al.*, 2001).

La SBC se caracteriza porque los árboles conforman un dosel que mide en promedio aproximadamente 7 m de altura, con árboles emergentes de hasta 15 m, como los del género *Bursera* y *Lonchocarpus*. La presencia de grandes cactáceas como *Pachycereus pecten-aboriginum* confiere a la selva su fisonomía madura. Otras plantas suculentas, junto con algunas plantas epifitas y trepadoras, también forman parte esencial de esta comunidad (Pérez-García *et al.*, 2001).

A pesar de la extensión considerable de SBC en la región, la zona presenta grandes áreas de vegetación secundaria (acahuales), derivadas de este tipo de vegetación como resultado del abandono de terreno destinados al uso agrícola. Lebrija-Trejos y sus colaboradores (Lebrija-Trejos, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Brien *et al.*, 2009; Lebrija-Trejos *et al.*, en prensa) investigaron los patrones sucesionales de la vegetación en un conjunto de sitios que constituyen una cronosecuencia que abarca más de 50 años de sucesión. En estos sitios se registró la presencia de al menos 141 especies de plantas, de las cuales 62 son árboles, 52 arbustos, 21 lianas y 4 suculentas. La altura del dosel, la densidad de individuos y la cobertura total de las copas son atributos estructurales que muestran un pronunciado aumento durante los primeros 15 años de sucesión, mientras que el área basal incrementa gradualmente a lo largo de ésta (Lebrija-Trejos, 2009). De manera análoga, la abundancia de especies del bosque maduro comienza a aumentar de

manera gradual, siendo conspicuas hasta una edad sucesional de 32 años (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Lebrija-Trejos, 2009).

Respecto a la avifauna, Rodríguez-Contreras (2004) llevó a cabo un inventario de las especies de aves presentes en los diferentes tipos de vegetación de la región. A partir de dicho estudio se elaboró una lista de 132 especies, de las cuales 79 (59.8%) fueron observadas en áreas de SBC. En este conjunto de especies la familia mejor representada fue Tyrannidae (11 especies, 13.9%), seguida por Trochilidae (6, 7.5%) y Accipritidae (5, 6.3%). Es importante mencionar que la región de Nizanda se ubica dentro del área de distribución geográfica de dos especies microendémicas, *Passerina rositae* y *Aimophila sumichrasti*. La primera está catalogada como una especie amenazada y la segunda como en peligro de extinción de acuerdo con la norma oficial mexicana NOM-ECOL-059-2001 (SEMARNAT, 2002); por otro lado, ambas están catalogadas como cerca de estar amenazadas según la lista de IUCN (2009).

### III. MÉTODO

#### 3.1 Clasificación de los acahuales

Se revisaron los datos de estructura y composición de la vegetación durante el desarrollo sucesional a partir del estudio en la cronosecuencia establecida como sitios permanentes en los alrededores de Nizanda (Lebrija-Trejos, 2004). Algunas de estas variables suelen tener efectos fuertes sobre la comunidad de aves (altura, cobertura del dosel, área basal, densidad de individuos, riqueza y diversidad). Estos atributos mostraron cambios en determinadas edades del acahual, lo cual permitió distinguir tres categorías de edad sucesional (i.e. tiempo de abandono) con atributos estructurales y de composición florística distintos. Las edades de muchos sitios fueron verificadas o rectificadas a partir de un análisis de anillos de crecimiento en árboles del dosel (Brienen *et al.*, 2009).

*Categoría joven.* Se seleccionaron tres acahuales con edades de 3, 6 y 8 años, respectivamente, en 2006. Los doseles de estos sitios no llegaban a una altura de 4 m, un área basal menor que 10 m<sup>2</sup>/ha y una cobertura de la copa < 150%. Su riqueza en el dosel era de 20 especies como máximo. En estos sitios prevaleció la forma de vida arbustiva, con especies como *Waltheria indica*, *Chamaecrista nictitans* var. *jaliscensis* y *Melochia tomentosa*. No obstante, individuos arbóreos de las especies *Mimosa tenuiflora* y *M. acantholoba* var. *eurycarpa* ya eran bastante conspicuos a partir de 6 años de sucesión, siendo la primera de éstas la que más contribuía al área basal total de esos sitios (Lebrija-Trejos, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008).

*Categoría intermedia.* Incluyó tres acahuales de 10, 17 y 19 años, respectivamente, con alturas del dosel de entre 4 y 8 m, un área basal de entre 9 y 15 m<sup>2</sup>/ha y una cobertura de la copa de entre 250 y 350%. Su riqueza en el dosel oscilaba alrededor de 20 a 40 especies. En estos sitios prevalecía la forma de crecimiento arbórea, mientras que el porcentaje correspondiente a los arbustos era considerablemente menor. Además, se hizo evidente que alrededor de los 18 años de sucesión comenzaban a aparecer plantas suculentas y algunas lianas como *Serjania triquetra*.

*Categoría vieja.* Aquí quedaron incluidos tres acahuales, con edades de 33, 43 y > 43 años, respectivamente. Los sitios de esta categoría contaban con un dosel cuya altura era superior a 6 m, un área basal de entre 20 y 30 m<sup>2</sup>/ha y una cobertura del dosel entre el 350 y 450%. Su riqueza en el dosel era de más de 40 especies, entre las que destacaban *Lonchocarpus lanceolatus* y *Lysiloma divaricatum*.

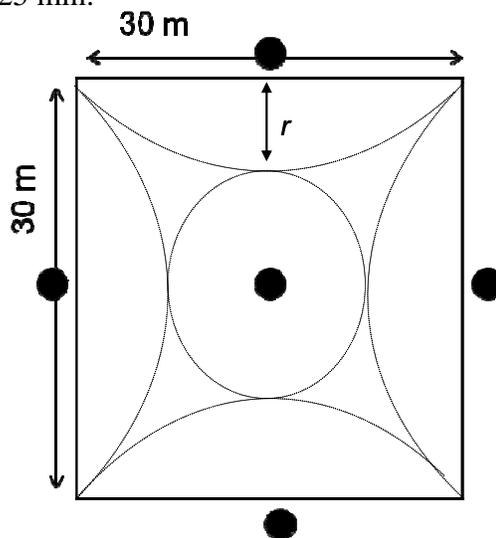
### 3.2 Trabajo de campo

Se hicieron seis muestreos bimensuales, lo que permitió cubrir la época de lluvias durante los meses de julio, septiembre y noviembre de 2006, y la época de secas durante los meses de enero, marzo y mayo de 2007. Las salidas al campo tuvieron una duración de nueve días, ya que se dedicó un día a cada acahual. El trabajo en cada acahual se llevó a cabo en dos horarios: matutino y vespertino. El inicio de los muestreos matutinos coincidió con el momento de la salida del sol y los vespertinos concluyeron con la puesta del sol, teniendo cada uno una duración de dos horas.

### 3.3 Registro de aves en los acahuales

#### 3.3.1 Parcelas de estudio

Cada parcela sucesional tenía un área de  $30 \times 30$  m, tamaño que es un poco menor que las dimensiones de un campo de cultivo pequeño. El método utilizado fue el de conteo desde puntos fijos (Ralph *et al.*, 1996). En cada parcela se definieron cinco puntos de avistamiento (Fig. 2) con la finalidad de abarcar la mayor área posible, de acuerdo con el campo de visibilidad que se tenía en cada uno de ellos hacia el interior de la parcela. Se colocaron cuatro puntos en el borde de la parcela, justo a la mitad de cada lado, mientras que un punto más quedó al centro de la misma. El orden de visita a cada punto se determinó al azar en cada registro. En cada punto se hicieron las observaciones durante 25 min.



**Figura 2.** Esquema de una parcela para la toma de datos, donde se muestra la ubicación de los cinco puntos de avistamiento y el radio ( $r$ ) de observación en cada uno de ellos.

### *3.3.2 Registro de especies*

El avistamiento se hizo por observación directa y con la ayuda de binoculares (10 × 25 mm), atendiendo a los cantos y llamados de las aves que ayudaron en varias ocasiones a ubicar a las especies. Dado el tipo de estudio, se decidió usar un enfoque cauteloso, consistente en no hacer ningún registro de las aves que no hayan hecho contacto físico con algún elemento de la vegetación, ya que uno de los objetivos más importantes de este estudio era determinar qué actividades desarrollan las aves al hacer uso de las plantas. Por lo tanto, todas aquellas aves que no fueron observadas dentro del acahual sino que solamente volaron por encima o a través del mismo fueron excluidas (aunque esto fue una situación inusual).

Para la identificación de las especies se utilizaron las guías de campo de Howell y Webb (1995) y Sibley (2000). Estas guías se complementaron una a otra en información, incluso de las especies migratorias.

La frecuencia de avistamiento fue uno de los datos más importantes registrados en el campo al momento del registro. Cabe aclarar que esta frecuencia refleja el número de veces que fue observada la especie en los acahuales, pero no constituye una medida de la densidad de individuos.

### *3.3.3 Actividades realizadas por las aves (tipos de uso)*

Para evaluar las actividades realizadas por las especies de aves en los acahuales de las tres categorías de edad sucesional, se definieron dos clases de calidad de uso para las especies, es decir, el uso fue clasificado en dos tipos. El uso tipo 1 incluyó a todas las actividades de percheo y el uso tipo 2 incluyó a las de forrajeo. Se consideró percheo cuando el ave fue observada posada sobre algún elemento vegetacional para emitir un canto o llamado, para defecar, para acechar, para interactuar con otro individuo o simplemente para permanecer posada. Se consideró que el uso era un tipo de forrajeo cuando el ave buscó o ingirió alimento, y también cuando buscó material para construcción del nido, ya que el encontrar el material adecuado para este fin permite establecer la importancia que tienen ciertas especies vegetales al presentarse en determinada categoría de edad sucesional. Hubo ocasiones en las que se observó a la misma especie realizando más de un tipo de uso desde un mismo punto o durante el mismo registro; en esos casos se registró el nombre de la especie cada vez que fue observada y se anotó la actividad que estaba realizando en cada ocasión.

La actividad de anidación se evaluó a partir del conteo de los nidos encontrados en cada

acahual. Para este fin se dedicó un tiempo más largo entre el muestreo matutino y el vespertino, ya que la intención fue realizar una búsqueda intensiva de nidos en el acahual. En este estudio no se evaluó el éxito reproductivo de las especies; sin embargo, se partió de la consideración de la importancia de la abundancia y las características de los recursos que proporciona la vegetación, los cuales supuestamente son variables entre las tres categorías de edad sucesional.

### 3.4 Análisis de datos

Se creó una base de datos en el programa Access Microsoft 2003 en la que se capturaron todos los datos obtenidos durante el trabajo de campo, especificando la época de muestreo (lluvias o secas), la fecha, el horario de registro (matutino o vespertino), la edad del acahual, la especie, la frecuencia de avistamiento, el tipo de uso, el estatus de residencia, el gremio alimenticio y el estatus de conservación. Tanto el estatus de residencia como el gremio alimenticio se determinó de acuerdo a lo que reportan Howell y Webb (1995). De esta manera, en este estudio se consideró que una especie es migratoria cuando ésta realiza un largo movimiento latitudinal desde sus hábitats neárticos en donde se reproduce. Por otro lado, se consideró que es residente aquella que se reproduce en México. El estatus de conservación se asignó de acuerdo con la NOM-ECOL-059 (2001).

#### 3.4.1 Riqueza

Se construyeron curvas de acumulación de especies de aves registradas a lo largo del estudio con el programa EstimateS (Colwell, 2006). Las curvas se obtuvieron usando tanto el número total de especies como sólo el número de especies residentes. Se comparó la riqueza entre las tres categorías de edad sucesional por medio de un ANDEVA de medidas repetidas con el programa STATISTICA (StatSoft Inc., 2001).

#### 3.4.2 Composición

Los nombres contenidos en la lista taxonómica están de acuerdo con la AOU (Unión Estadounidense de Ornitólogos, 1998). La similitud entre las tres categorías sucesionales basada en la frecuencia de avistamientos que para cada especie se tuvo en cada categoría se evaluó con la versión cuantitativa del índice de Sørensen (Magurran, 2004):

$$C_N = 2jN / (N_a + N_b)$$

donde  $N_a$  corresponde al número de especies en el sitio A,  $N_b$  es el número de especies en el sitio

B, y  $jN$  es la menor de las dos sumas de las frecuencias de avistamientos de las especies compartidas entre ambos sitios. Para calcular este índice se usó el paquete de cómputo EstimateS (Colwell, 2009).

### 3.4.3 Frecuencia de avistamiento

La frecuencia de avistamientos entre las tres categorías se comparó por medio un ANDEVA de medidas repetidas con el programa STATISTICA (StatSoft Inc., 2001).

### 3.4.4 Índice de uso

Se construyó un índice de uso para las especies y un índice de uso para cada sitio. Dentro del índice, los valores del uso tipo 1 y 2 se ponderaron con un valor de 1 el primero y de 5 el segundo. La intención de esta ponderación asimétrica fue reconocer la gran diferencia en el uso que pueden hacer las aves en los acahuales, dependiendo del grado de especificidad o selectividad de estas actividades. El índice de uso de cada especie se definió como:

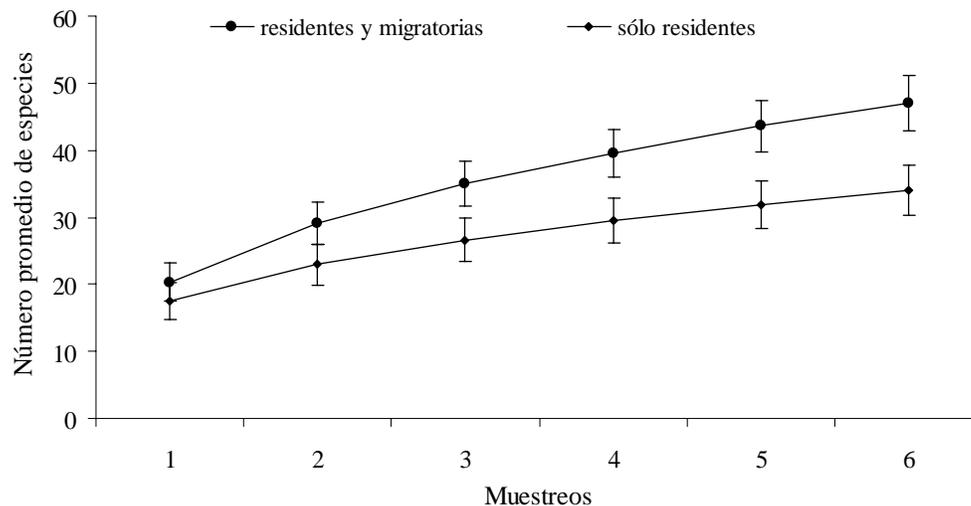
$$IE = \sum_{i=1}^s [(V1)(f_i) + (V2)(f_i)],$$

donde  $V1$  es el valor del uso tipo 1,  $V2$  es el valor del uso tipo 2 y  $f_i$  es la frecuencia de avistamiento, es decir, el número de veces que se observó a la especie realizando una actividad correspondiente a un uso.

## IV. RESULTADOS

### 4.1 Riqueza

Durante un periodo total de 216 horas de muestreo se registraron 47 especies de aves (34 residentes y 13 migratorias) en los sitios de selva secundaria de Nizanda, las cuales corresponden a nueve órdenes, 17 familias y 35 géneros. Tres especies son endémicas del país (*Ortalis poliocephala*, *Cyananthus latirostris doubledayi* y *Trogon citreolus*), dos son cuasi-endémicas del país (*Momotus mexicanus* y *Cacicus melanicterus*) y dos más son endémicas o cuasi-endémicas de Oaxaca (*Passerina rositae* y *Aimophila sumichrasti*). En relación con su estado de conservación y de acuerdo con los criterios de la NOM-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002), dos especies están sujetas a protección especial, dos se encuentran amenazadas y una está en peligro de extinción (Apéndice I). Dos especies migratorias no pudieron ser identificadas hasta el nivel específico; una perteneciente al género *Dendroica* y la otra al género *Empidonax*. Las curvas de acumulación indican que no se registró la riqueza total de la avifauna propia de los acahuales, tanto residente como migratoria (Fig. 3), sino que sólo se registró 40% de dicho total.



**Figura 3.** Riquezas promedio ( $\pm 1$  D.E.) para el conjunto total de especies y para las especies residentes registradas, acumuladas a lo largo de seis muestreos en sitios sucesionales en Nizanda (Oaxaca), obtenidas con el programa EstimateS (Colwell, 2006).

El número total de especies registrado en la época de secas (37 especies, de las cuales 29 fueron residentes y 8 migratorias) superó al número total correspondiente para la época de lluvias (32; 24 residentes y 8 migratorias). Sin embargo, al comparar la riqueza registrada en cada mes no se detectaron diferencias significativas entre ambas épocas. El promedio mensual ( $\pm 1$  D.E.) para el conjunto de especies residentes y migratorias en lluvias fue de  $20.6 \pm 2.3$  y en secas de  $20.6 \pm 5.0$ . Los promedios correspondientes sólo para el conjunto de especies residentes fueron  $17.3 \pm 1.1$  para lluvias y  $17.6 \pm 4.0$  para la estación seca. Casi la mitad de las especies (23) fueron registradas únicamente en alguna de las dos épocas (Tabla 1).

**Tabla 1.** Especies de aves residentes y migratorias registradas únicamente en la época de lluvias o en la de secas en bosques secundarios de Nizanda (Oaxaca), México.

Época de lluvias		Época de secas	
Residentes	Migratorias	Residentes	Migratorias
<i>Coccyzus minor</i>	<i>Dendroica</i> sp.	<i>Aratinga strenua</i>	<i>Archilochus colubris</i>
<i>Cyanocompsa parellina</i>	<i>Empidonax</i> sp.	<i>Cacicus melanicterus</i>	<i>Dendroica petechia</i>
<i>Momotus mexicanus</i>	<i>Mniotilta varia</i>	<i>Columbina inca</i>	<i>Dendroica townsendi</i>
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	<i>Wilsonia canadensis</i>	<i>Crotophaga sulcirostris</i>	<i>Polioptila caerulea</i>
<i>Pitangus sulphuratus</i>		<i>Euphonia affinis</i>	
		<i>Helimaster longirostris</i>	
		<i>Icterus gularis</i>	
		<i>Molothrus aeneus</i>	
		<i>Ortalis poliocephala</i>	
		<i>Quiscalus mexicanus</i>	

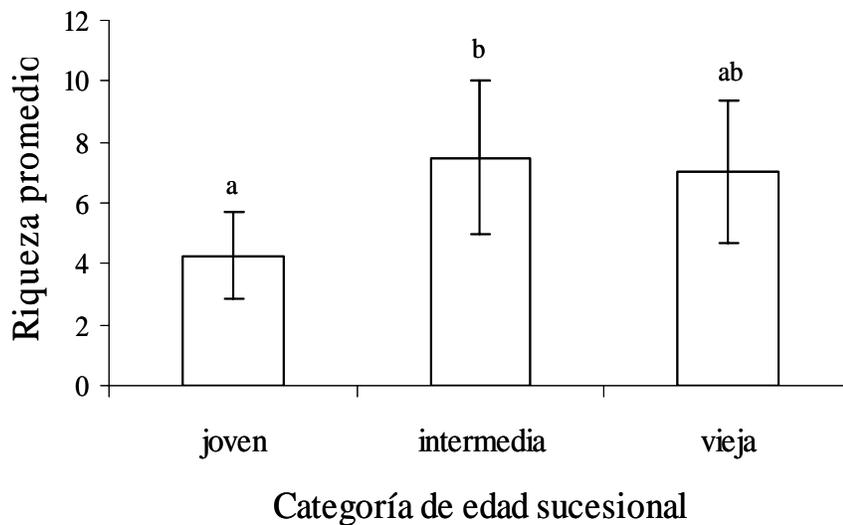
#### 4.1.1 Riqueza y composición entre categorías

Con un total de sólo 21 especies (45% del total), la categoría joven albergó al conjunto más pobre de especies, en comparación con las categorías intermedia y vieja (33 especies en ambos casos, cifra equivalente a 70%). Un ANDEVA de medidas repetidas mostró diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) de la riqueza por efecto de la edad sucesional y del mes de muestreo (Tabla 2). Las

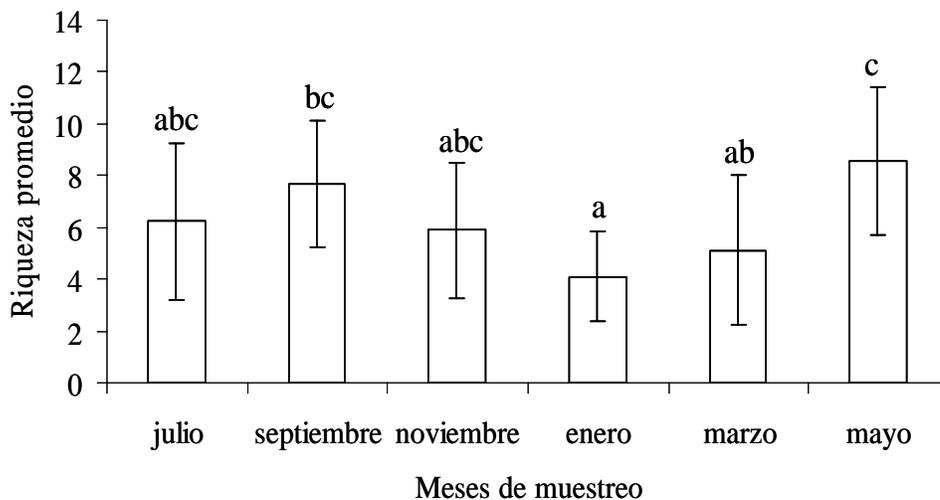
pruebas *post-hoc* HSD (Diferencia Honestamente Significativa) de Tukey para ambas variables mostraron por un lado que la riqueza promedio de aves en la categoría joven fue menor que en la intermedia, pero no que en la vieja (Fig. 4), y por el otro, que la riqueza promedio fue mayor en mayo que en enero y marzo, y mayor en septiembre que en enero (Fig. 5).

**Tabla 2.** ANDEVA de medidas repetidas para determinar el efecto de la categoría de edad sucesional y el mes de muestreo sobre la riqueza de aves en la vegetación secundaria.

Fuente	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
Categoría de edad sucesional	2	54.130	5.8577	< 0.05
Meses de muestreo	5	23.985	5.3476	< 0.05
C × M	10	3.619	0.8068	0.624
Error	30	4.485	-	-



**Figura 4.** Valores promedio de riqueza ( $\pm 1$  D.E.) de aves en categorías de edad sucesional distinta. Letras distintas denotan diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) de acuerdo con la prueba HSD de Tukey.



**Figura 5.** Valores promedio de riqueza ( $\pm 1$  D.E.) de aves en los seis meses de muestreo. Letras distintas denotan diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) de acuerdo con la prueba HSD de Tukey.

Anteriormente se mencionó que la riqueza promedio mensual fue similar considerando a la vegetación secundaria en conjunto. Sin embargo, al desglosar la información por categorías de edad de los acahuales se encontraron patrones distintos de la distribución de las especies de aves. Por ejemplo, de las 17 familias de aves, siete no fueron observadas en ningún acahual perteneciente a la categoría joven (Troglodytidae, Fringillidae, Psittacidae, Picidae, Momotidae, Cracidae y Trogonidae). Por otra parte, de todas las especies registradas, 14 (13 residentes y 1 migratoria) estuvieron presentes en las tres categorías, 12 (11 residentes y 1 migratoria) sólo en dos categorías, mientras que 21 (11 residentes y 10 migratorias) fueron observadas exclusivamente en alguna de las tres (Tabla 3). En el grupo de especies presentes en las tres categorías quedaron las dos que son microendémicas en la zona: *Passerina rositae* es una especie amenazada y *Aimophila sumichrasti* está clasificada en peligro de extinción, según la NOM-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002). De las especies presentes sólo en dos categorías, la categoría joven y la intermedia compartieron una, *Camptostoma imberbe* (especie residente). Asimismo, las categorías joven y vieja compartieron una, *Wilsonia pusilla* (migratoria). Por su parte, la categoría intermedia y la vieja compartieron diez especies: *Aratinga canicularis*, *Trogon citreolus*, *Coccyzus minor*, *Piaya cayana*, *Thryothorus pleurostictus*, *Leptotila verreauxi*, *Melanerpes aurifrons*, *Crotophaga sulcirostris*, *Campylorhynchus rufinucha* y *Myiarchus*

*nuttingi* (todas residentes). De éstas, *Aratinga canicularis* está sujeta a protección especial según la NOM-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002). En las categorías intermedia y vieja se registraron los mayores números de especies exclusivas (ocho cada una), pero en general éstas fueron vistas pocas veces (< 3 avistamientos en total), con excepción de *Archilochus colubris* (migratoria), de la cual se hicieron varios avistamientos en la categoría vieja. Por otro lado, *Aratinga strenua*, especie amenazada según la NOM-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002), fue observada en una única ocasión, en un acahual de la categoría vieja. Las especies exclusivas de la categoría joven fueron cinco, de las cuales sólo *Aimophila ruficauda* fue vista con una frecuencia considerable.

En la matriz de similitudes de las tres categorías de edad sucesional, basada en datos de frecuencia de avistamientos, se observó que la categoría intermedia y la vieja son las más similares (Tabla 4).

**Tabla 3.** Distribución de los avistamientos de las especies en las categorías sucesionales. Cuadros blancos: especies presentes en las tres categorías; cuadros gris claro: especies presentes en dos categorías; cuadros gris oscuro: especies exclusivas de una sola categoría.

Especie	Joven	Intermedia	Vieja	Total de avistamientos
<i>Aimophila ruficauda</i>	15			15
<i>Aimophila sumichrasti</i>	46	29	8	83
<i>Columbina inca</i>	3	2	1	6
<i>Icterus gularis</i>	4	9	4	17
<i>Icterus pustulatus</i>	19	36	21	76
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	13	53	23	89
<i>Passerina leclancherii</i>	46	39	28	113
<i>Polioptila albiloris</i>	89	63	82	234
<i>Vermivora ruficapilla</i>	2	11	4	17
<i>Camptostoma imberbe</i>	5	9		14
<i>Cyananthus l. doubledayi</i>	1	5	4	10
<i>Empidonax difficilis</i>	3	3	1	7
<i>Icterus spurius</i>	1			1
<i>Morococcyx erythropygus</i>	2	2	3	7
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	1			1
<i>Passerina rositae</i>	9	7	3	19
<i>Quiscalus mexicanus</i>	1	2	1	4
<i>Calocitta formosa</i>	1	48	55	104
<i>Dendroica townsendi</i>	1			1
<i>Polioptila caerulea</i>	1			1
<i>Wilsonia pusilla</i>	1		2	3
<i>Crotophaga sulcirostris</i>		6	4	10
<i>Dendroica petechia</i>		2		2

**Tabla 3.** Continuación.

Especie	Joven	Intermedia	Vieja	Total de avistamientos
<i>Melanerpes aurifrons</i>		12	18	30
<i>Thryothorus pleurostictus</i>		4	16	20
<i>Aratinga canicularis</i>		6	4	10
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>		7	5	12
<i>Coccyzus minor</i>		1	3	4
<i>Dendroica sp.</i>		1		1
<i>Leptotila verreauxi</i>		2	3	5
<i>Mniotilta varia</i>		3		3
<i>Molothrus aeneus</i>		1		1
<i>Trogon citreolus</i>		5	11	16
<i>Wilsonia canadensis</i>		2		2
<i>Cyanocompsa parellina</i>		1		1
<i>Helimaster longirostris</i>		1		1
<i>Momotus mexicanus</i>		1		1
<i>Myiarchus nuttingi</i>		8	3	11
<i>Piaya cayana</i>		1	1	2
<i>Achilochus colubris</i>			5	5
<i>Cacicus melanicterus</i>			1	1
<i>Ortalis poliocephala</i>			3	3
<i>Pitangus sulphuratus</i>			1	1
<i>Setophaga ruticilla</i>			1	1
<i>Empidonax sp.</i>			1	1
<i>Aratinga strenua</i>			2	2
<i>Euphonia affinis</i>			1	1
No. total de avistamientos	264	382	323	969

**Tabla 4.** Valores del índice de similitud de Sørensen entre las tres categorías de edad sucesional.

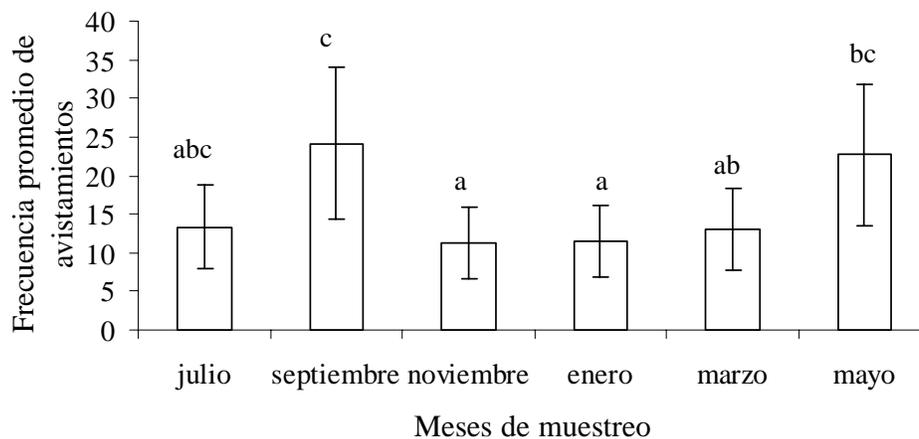
Categoría de edad sucesional	Joven	Intermedia	Vieja
Joven	*	*	*
Intermedia	55.6	*	*
Vieja	55.6	72.7	*

## 4.2 Comparación de las frecuencias de los avistamientos entre categorías

A lo largo del estudio se registró un total de 969 avistamientos de aves distribuidos de la siguiente manera: 264 avistamientos en la categoría joven, 382 en la intermedia y 323 en la vieja. Un ANDEVA de medidas repetidas no mostró diferencias significativas en la frecuencia total de avistamientos total entre las tres categorías de edad sucesional, pero sí entre los meses de muestreo (Tabla 5). La prueba *post-hoc* HSD de Tukey mostró que la frecuencia de avistamientos fue significativamente mayor en septiembre y mayo que en noviembre, enero y marzo (Fig. 7).

**Tabla 5.** ANDEVA de medidas repetidas para determinar el efecto de la categoría de edad sucesional y el mes de muestreo sobre la frecuencia de avistamiento de aves. n.s = no significativo.

Fuente	g.l.	CM	F	P
Categoría de edad sucesional	2	51.46	0.4915	n.s
Meses de muestreo	5	303.97	5.3315	< 0.05
C × M	10	80.35	1.4093	n.s
Error	30	57.01	-	-



**Figura 7.** Valores promedio de frecuencia de avistamiento ( $\pm 1$  D.E.) de aves en los seis meses de muestreo. Letras distintas denotan diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) de acuerdo con la prueba de Tukey.

A pesar de que hubo especies presentes en las tres categorías sucesionales, el número de sus avistamientos mostró gran variación entre dichas categorías. Un ejemplo de ello es *Calocitta formosa*, especie que fue vista sólo en una ocasión en el acahual de 8 años pero más de 40 veces en cada una de las categorías intermedia y vieja. Por otro lado, *Aimophila sumichrasti* fue vista frecuentemente (> 28 avistamientos) en las categorías joven e intermedia rara vez en la vieja (8 avistamientos). *Passerina rositae* contó con relativamente pocos avistamientos (< 10) en las tres categorías.

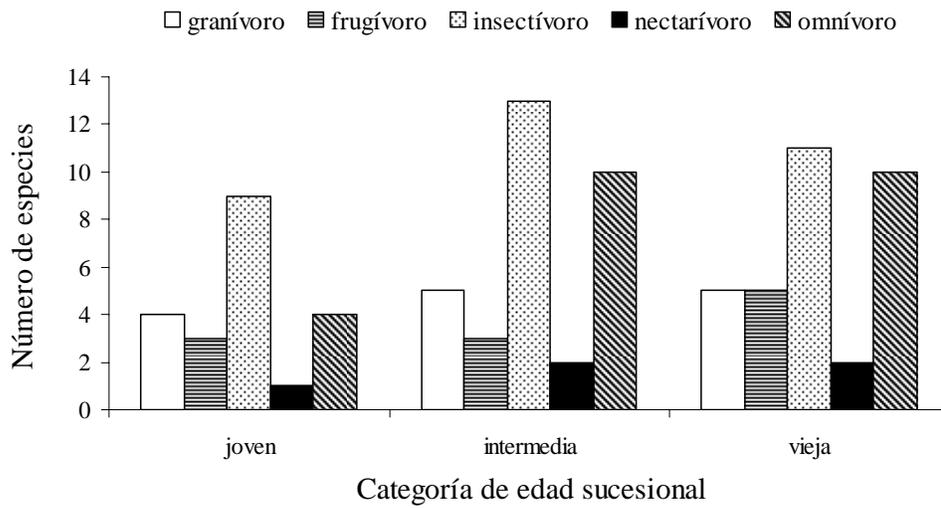
Más de 50% de todos los avistamientos correspondieron a cuatro especies. Éstas fueron observadas en las tres categorías y su número de avistamientos también fue variable: *Icterus pustulatus* (19, 36 y 21 avistamientos en cada categoría, respectivamente), *Myiarchus tyrannulus* (13, 53, 23), *Passerina leclancherii* (46, 39, 28) y *Polioptila albiloris* (89, 63, 82).

Para el conjunto restante de 18 especies (10 residentes y 8 migratorias) se hicieron pocos avistamientos a lo largo del estudio: *Aratinga strenua*, *Cacicus melanicterus*, *Cyanocopsa parcellina*, *Dendroica petechia*, *Dendroica* sp., *D. townsendi*, *Empidonax* sp., *Euphonia affinis*, *Heliomaster longirostris*, *Icterus spurius*, *Molothrus aeneus*, *Momotus mexicanus*, *Myiarchus tuberculifer*, *Piaya cayana*, *Pitangus sulphuratus*, *Polioptila caerulea*, *Setophaga ruticilla* y *Wilsonia canadensis*. La frecuencia de todas estas especies puede considerarse como muy baja en el estudio.

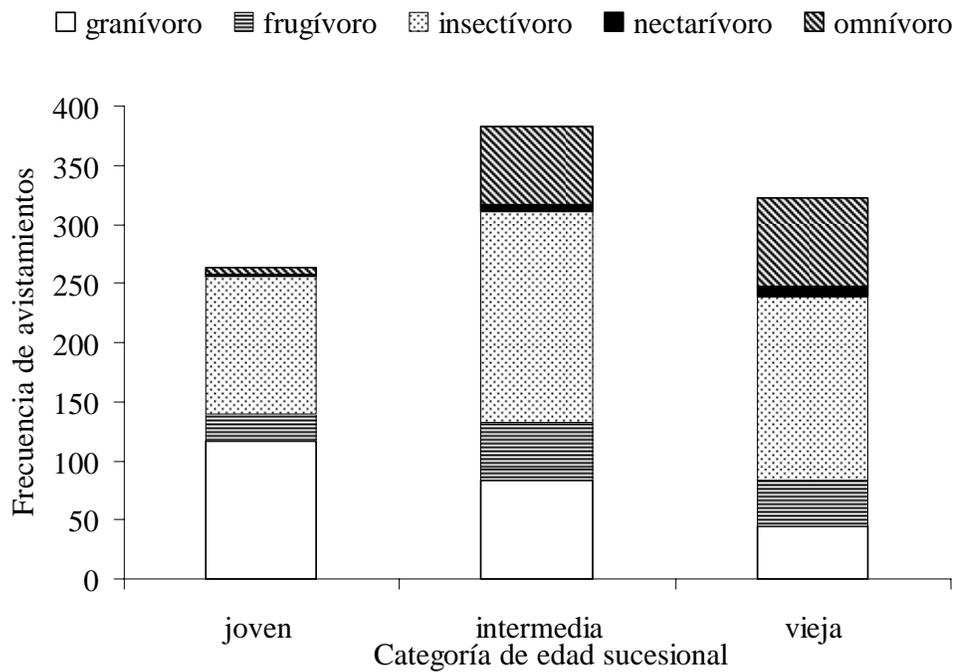
#### 4.3 Diversidad de gremios alimenticios

Los cinco gremios alimenticios estuvieron presentes en las tres categorías (Fig. 8). El gremio que incluyó el mayor número de especies fue el insectívoro (19 especies) y el de menor número el nectarívoro (3). El número de especies omnívoras aumentó de 4 en los sitios jóvenes a 10 en los sitios intermedios y viejos.

La ponderación de los gremios alimenticios de acuerdo con el número de avistamientos para las especies que los representaban reveló representaciones de ellos muy diferentes entre las categorías de edad de los acahuals (Fig. 9). Hubo un mayor número de avistamientos de los omnívoros en las categorías intermedia y vieja. Por otro lado, hubo un mayor número de avistamientos de granívoros en la categoría joven.



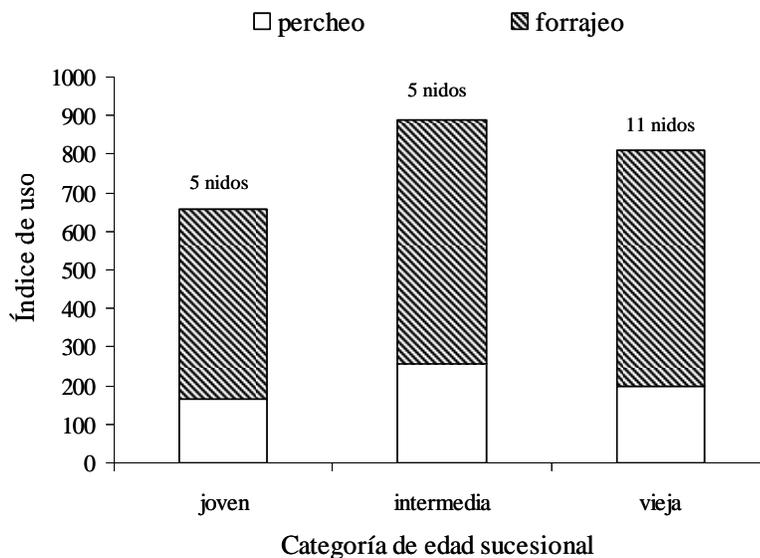
**Figura 8.** Número de especies por gremio en cada categoría de edad sucesional.



**Figura 9.** Distribución de los avistamientos entre los gremios en cada categoría de edad sucesional.

#### 4.4 Uso del hábitat

Los índices de uso para las especies que percharon y forrajearon fueron altos en las categorías intermedia (887) y vieja (814). Sin embargo, el índice correspondiente para los acahuales jóvenes también fue relativamente alto (656), con un pico en el acahual de 6 años (294). Asimismo, aunque el mayor número de nidos se encontró en la categoría vieja (11), hubo nidos en las tres categorías (Fig. 10). Al índice total de cada categoría contribuyeron distintos índices de uso por parte de las especies ahí registradas (Apéndice 2). Las especies con los mayores índices de uso en total ( $> 100$ ) fueron *Myiarchus tyrannulus*, *Calocitta formosa*, *Aimophila sumichrasti*, *Passerina leclancherii*, *Polioptila albiloris* e *Icterus pustulatus*. Entre las especies presentes en la categoría joven, los índices de uso más altos fueron los de *Polioptila albiloris* (325) y *Aimophila sumichrasti* (82), y los de valores intermedios ( $> 30$  pero  $< 60$ ) fueron *Myiarchus tyrannulus*, *Aimophila ruficauda*, *Passerina leclancherii* e *Icterus pustulatus*. En la categoría intermedia los índices más altos fueron los de *Polioptila albiloris* (227), *Myiarchus tyrannulus* (125) e *Icterus pustulatus* (92), mientras que *Calocitta formosa*, *Aimophila sumichrasti*, *Passerina leclancherii* y *Vermivora ruficapilla* tuvieron valores intermedios. En la categoría vieja los índices más altos fueron los de *Polioptila albiloris* (282), *Calocitta formosa* (103) e *Icterus pustulatus* (65), y los intermedios correspondieron a *Melanerpes aurifrons*, *Myiarchus tyrannulus*, *Thryothorus pleurostictus* y *Passerina leclancherii*.

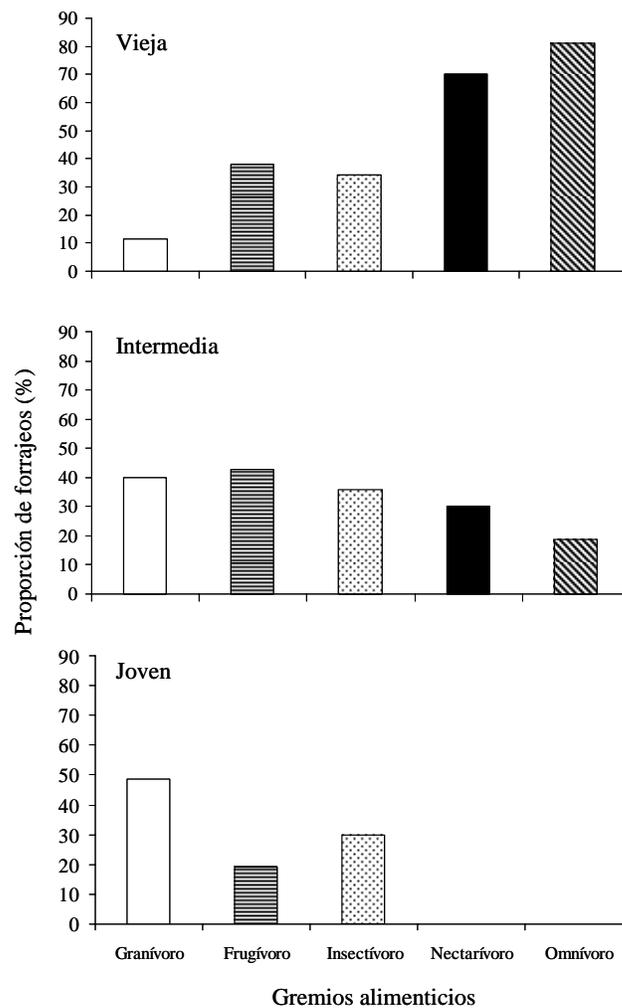


**Figura 10.** Índice de uso de cada categoría de edad sucesional y el número de nidos encontrados en cada una de estas categorías.

Todos los nidos encontrados fueron registrados en desuso. Las alturas sobre el suelo a las que fueron encontrados en los acahuales viejos fluctuaron entre 0.4 y 6 m aproximadamente, y éstos estuvieron colocados sobre cactáceas, arbustos y árboles. En la categoría intermedia el intervalo de altura de construcción de los nidos fue 1.5 - 4 m y los sustratos de construcción fueron plantas arbustivas y arbóreas. Igualmente, en la categoría joven se encontraron en arbustos y árboles, aunque las alturas donde se localizaron fluctuaron fueron mucho más bajas (0.5 - 1.5 m).

#### 4.4.1 Forrajeo de gremios alimenticios

En total se registraron 348 avistamientos de aves que estaban realizando algún tipo de forrajeo. Cada gremio realizó estas actividades en proporciones distintas en cada categoría de edad sucesional (Fig. 11).



**Figura 11.** Distribución de los avistamientos de cada gremio alimenticio en las distintas categorías de edad.

En ningún acahual joven hubo avistamientos de aves en actividad de forrajeo de a los gremios nectarívoro y omnívoro. El mayor porcentaje de avistamientos de aves omnívoras en actividad de forrajeo correspondió a la categoría vieja; en contraste, en la categoría joven el mayor porcentaje de aves que fueron vistas realizando esta actividad perteneció al gremio granívoro. Las frugívoras concentraron su actividad de forrajeo en las categorías intermedia y vieja.

## V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### 5.1 Riqueza y diversidad de la avifauna en la vegetación secundaria de SBC

Los resultados de este estudio muestran claramente que los hábitats que ofrece la vegetación secundaria de SBC en Nizanda son en general atractivos para la comunidad de avifauna de la región. Previamente a la realización de esta tesis, Rodríguez-Contreras (2004) había obtenido un registro de 79 especies en SBC para Nizanda. La riqueza total obtenida en el presente estudio equivale a un poco menos de la mitad (45%) de la riqueza inventariada en dicho estudio. Si bien a primera vista esta proporción podría parecer pequeña, en realidad es de gran importancia si se considera que se trata de información específica para los hábitats de vegetación secundaria en Nizanda, a diferencia del trabajo de Rodríguez-Contreras (2004), el cual se basó en una prospección más amplia donde no se incluyó explícitamente a este tipo de vegetación. Al hacer una comparación más regional, resulta que en los acahuales de Nizanda se registró 35% de la avifauna regional, compuesta por 132 especies (Rodríguez-Contreras, 2004). Este porcentaje se encuentra dentro del intervalo de valores obtenidos para bosques tropicales. Por ejemplo, en tres etapas de desarrollo de una selva mediana subperennifolia en la zona de protección de flora y fauna de Santa Gertrudis (Veracruz, México), Bojorges-Baños y López-Mata (2006) registraron 114 especies, cifra que equivale a 66% de la riqueza regional (Bojorges-Baños *et al.*, 2006); por su parte, Smith *et al.* (2001) registraron 89 especies en la vegetación secundaria de la Reserva de la Biosfera de Calakmul (Campeche, México), equivalente a 25% de la avifauna de la región (Conanp, 2009), mientras que Shankar (2001) reportó 138 especies en la vegetación secundaria de la Reserva de Mizoram, India, las cuales representan 27% de la riqueza regional (WWF, 2009). Estas cifras permiten concluir que si bien la vegetación secundaria alberga proporciones variables de las avifaunas regionales, estos porcentajes no son menores a 25% y en ocasiones pueden ser mucho mayores, cercanos a 70%.

Una apreciación justa de la importancia del número de especies observado debe tomar en cuenta que el procedimiento metodológico utilizado en este estudio fue cauteloso, ya que antes de determinar qué actividad realizaban las especies de aves en la vegetación secundaria, se aplicó el criterio de que cada ave registrada debería haber tenido un contacto físico con las plantas de los acahuales. Esto implica que los datos de riqueza aquí presentados son conservadores y permiten asegurar, por lo tanto, que al menos 47 especies de aves usan la vegetación de los acahuales.

Quizá como consecuencia de la aplicación irrestricta de este criterio, no hubo registros de ningún Falconiforme, que es un orden que contribuyó en gran parte a la lista de especies del estudio avifaunístico antes mencionado. Sin embargo, la ausencia de este grupo más bien sugiere que estas aves prefieren hacer uso de hábitats con otras características, tales como perchas para el acecho. De hecho, aun cuando se observó a un individuo de *Cathartes aura* sobrevolando uno de los sitios y casi perchando en uno de los árboles, esta especie no se registró pues estrictamente no usó la vegetación.

Por otra parte, es muy probable que la riqueza de aves propias de la vegetación secundaria de Nizanda sea mayor que la reportada aquí. Las curvas de acumulación obtenidas mostraron que en teoría hay más especies, incluso residentes, en estos sitios. Además, tampoco se hizo ningún registro de aves nocturnas, aunque dados los horarios de muestreo usados en el estudio, hubiera sido posible incluir algunos individuos de este grupo.

A pesar de estas consideraciones, se podría argumentar que posiblemente algunos componentes de la avifauna estén sistemáticamente ausentes de la vegetación secundaria. Por ejemplo, se sabe que algunos factores abióticos tienen efectos negativos sobre la riqueza de aves (Welsh y Loughweed, 1996). En este sentido, llama la atención que la fluctuación anual de la temperatura y la precipitación en un sistema tan estacional como lo es la selva baja caducifolia de Nizanda no parece haber tenido un efecto grande sobre la riqueza de aves, pues esta variable fue similar en las épocas de lluvias y de sequía. Esta baja fluctuación de la riqueza en la SBC de Nizanda ya había sido reportada por Rodríguez-Contreras (2004). En realidad, sí hubo algunas especies detectadas en lluvias y no en secas, y viceversa, pero sus avistamientos fueron pocos y no permiten hacer generalizaciones amplias acerca de su relación con la vegetación en términos de la disponibilidad de recursos. Quizá la presencia de algunas de estas especies (*e.g.* *Heliomaster longirostris* y *Aratinga strenua*) esté relacionada con los patrones fenológicos de las plantas de la selva que son muy estacionales, como la floración (Arizmendi y Ornelas, 1990) o la producción de frutos y follaje en las copas (Levey y Stiles, 1992). Inclusive en la época de secas se observó al colibrí *Heliomaster longirostris*, especie residente en México pero que habitualmente efectúa movimientos migratorios altitudinales (Ornelas y Arizmendi, 1995).

La avifauna registrada en la vegetación secundaria de Nizanda incluyó tanto a especies residentes como migratorias. De hecho, es notable que en todos los meses del muestreo se hayan registrado especies migratorias, excepto en julio, mes que corresponde con la temporada en la

que las aves migratorias neárticas no han iniciado su migración hacia el sur. La abundancia baja de las 13 especies migratorias registradas es sorprendente ya que el Istmo de Tehuantepec constituye una gran avenida para la migración (Binford, 1989). Además, algunos sugieren que las aves migratorias son más flexibles que las residentes en sus requerimientos de hábitat y así son potencialmente más tolerantes al disturbio (Hutto, 1989; Greenberg, 1995). Aun así, se puede sospechar que para ellas otros tipos de vegetación hayan resultado más atractivos para detenerse, considerando que en la región de Nizanda existe un mosaico vegetacional complejo (Pérez-García *et al.*, 2001), lo cual hace que en la región este grupo de aves pueda encontrar una gran gama de recursos. Como dato interesante, cabe mencionar que en este estudio se registró a *Wilsonia canadensis*, especie que no fue incluida en el listado de Rodríguez-Contreras (2004).

## 5.2 Relación entre la avifauna y las etapas sucesionales

La riqueza mensual promedio de aves fue similar entre las categorías joven y la vieja, mientras que la riqueza mensual promedio registrada para la categoría intermedia fue más alta que la registrada en la categoría joven. Sin embargo, en los sitios sucesionales viejos aparecieron nuevas especies a lo largo del estudio, mientras que en los sitios jóvenes aparecían repetidamente las mismas especies. Esto implica que en la categoría vieja hubo un mayor recambio de especies que en la categoría joven. Por otro lado, las categorías intermedia y vieja, además de tener el mismo valor de riqueza, compartieron aves que en conjunto les otorgaron una similitud alta en la composición de avifauna; esto sugiere que los sitios de ambas categorías presentan una gran similitud en ciertos atributos de la vegetación. En contraste con este resultado, Smith *et al.* (2001) encontraron que las etapas sucesionales tempranas compartían muchas especies con las etapas intermedias y las tardías en una selva mediana de Campeche, lo cual fue atribuido a la aparente rapidez con la que se recupera la vegetación después del disturbio. También en un estudio realizado en un bosque méxico en Taiwan se encontró que todas las especies de aves y muchas plantas registradas en estadios tempranos e intermedios también se encontraron en los estadios maduros (Ding *et al.*, 2008), atribuyendo este fenómeno al poco tiempo que las aves han tenido para especializarse en etapas iniciales de sucesión, ya sea porque la frecuencia del disturbio antropogénico (fuego) ha sido baja en el área o bien porque los disturbios naturales (tifones) no causan cambios dramáticos en la composición del bosque. En Nizanda, la alta similitud de la avifauna entre las categorías intermedia y vieja es congruente con la recuperación de los atributos

de la estructura, tales como la altura y la cobertura de copa, los cuales mostraron un incremento rápido a lo largo de la cronosecuencia sucesional (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). No obstante, a diferencia de esos atributos, la diversidad de especies vegetales es un atributo que sólo comienza a tener valores similares a los de un bosque maduro hasta después de los 40 años de sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Al parecer, este resultado implica que la estructura de la vegetación ejerce un efecto importante en la recuperación de la diversidad de especies de aves. Este hallazgo contrasta con los resultados reportados por Bersier y Meyer (1995) y Bojorges-Baños y López-Mata (2005), en los que se encontró que tanto la riqueza como la diversidad de aves se asociaron únicamente con la riqueza y diversidad de plantas. Se ha reconocido que la diversidad de alturas del follaje es uno de los factores más importantes en la estructuración de comunidades avifaunísticas (e.g. Recher, 1969; Willson, 1974).

Uno de los resultados más interesantes de este estudio es que los miembros de numerosas familias (Trogonidae, Cracidae, Psittacidae, Momotidae, Fringillidae, Troglodytidae y Picidae) estuvieron ausentes en la categoría de acahuales jóvenes. Este fenómeno ya había sido observado por Daily *et al.* (2001) para las dos primeras familias de esta lista en paisajes neotropicales transformados por la actividad antropogénica y configurados por parches de vegetación secundaria en distintas etapas de desarrollo sucesional. El incremento en la heterogeneidad de la vegetación secundaria de Nizanda a lo largo de la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008) no parece tener un efecto notorio en la presencia de las especies de aves registradas en las tres categorías de edad sucesional y con el mayor número de avistamientos. Éste es el caso de *Polioptila albiloris*, *Passerina leclancherii* e *Icterus pustulatus*, especies típicas de la región del Pacífico en Oaxaca (Binford, 1989) y que han sido clasificadas como especies con un uso restringido a las comunidades de SBC (Gordon y Ornelas, 2000), sin hacer mención a la etapa sucesional.

Un conjunto importante compuesto por diez especies fue registrado únicamente en las categorías intermedia y vieja. De ellas, Gordon y Ornelas (2000) consideran que nueve especies (*Melanerpes aurifrons*, *Thryothorus pleurostictus*, *Aratinga canicularis*, *Campylorhynchus rufinucha*, *Coccyzus minor*, *Leptotila verreauxi*, *Trogon citreolus*, *Piaya cayana* y *Myiarchus nuttingi*) presentan un uso parcialmente restringido a la SBC, mientras que cuatro de ellas (*T. pleurostictus*, *A. canicularis*, *T. citreolus* y *M. nuttingi*) están adaptadas a los ambientes tropicales secos de la vertiente del Pacífico (Binford, 1989).

De acuerdo con los hallazgos de Binford (1989), los tipos de vegetación terrestres presentes en

el Istmo de Tehuantepec son uno de los principales factores que promueve diferencias en la distribución de la avifauna oaxaqueña. En la región de las planicies costeras del Istmo, la SBC y el matorral espinoso son los tipos de vegetación predominantes. Binford (1989) menciona que un grupo de 29 especies de aves está totalmente adaptado a estos ambientes, es decir, conforman el grupo fuerte de la avifauna de la región seca del Pacífico. De éstas, en este estudio fueron registradas 14: *Ortalis poliocephala*, *Aratinga canicularis*, *Morococcyx erythropygus*, *Trogon citreolus*, *Momotus mexicanus*, *Myiarchus nuttingi*, *Calocitta formosa*, *Thryothorus pleurostictus*, *Passerina leclancherii*, *Aimophila ruficauda*, *Icterus pustulatus*, *Cacicus melanicterus*, *Passerina rositae* y *Aimophila sumichrasti*. No obstante algunas de ellas (e.g. *O. poliocephala*, *A. canicularis* y *T. citreolus*) pueden tolerar ambientes más húmedos en áreas aledañas al Istmo (Binford, 1989). Incluso en Nizanda éstas mismas fueron observadas en vegetación ribereña, selva mediana subperennifolia o sabana (Rodríguez-Contreras, 2004). Por otro lado, las especies microendémicas están más restringidas no sólo por su distribución geográfica, sino más allá por el tipo de hábitat: tanto *Passerina rositae* como *Aimophila sumichrasti* requieren porciones más densas de SBC (Binford, 1989).

Un resultado notable es que casi la mitad de las especies de aves registradas en los sitios sucesionales de Nizanda (21; 44.7%) sólo fueron vistas en una única categoría de edad. Prácticamente la mitad de ellas (11) son especies migratorias neártico-tropicales (es decir, casi la totalidad de las especies migratorias registradas fueron exclusivas de una edad sucesional). Desafortunadamente, de casi todas estas especies exclusivas (migratorias y residentes) se hicieron muy pocos avistamientos, lo cual no permite extraer conclusiones claras acerca de su distribución en hábitats sucesionales. Por ejemplo, para el grupo de las especies exclusivas residentes se sabe que *Pitangus sulphuratus* es una especie común en campos de cultivo arbolados, fincas y pueblos (Binford, 1989; Howell y Webb, 1995). La única excepción a este hallazgo la constituye *Aimophila ruficauda*, especie típica de la región denominada por Binford (1989) como Pacífico Seco. Este resultado llama la atención y contrasta fuertemente con los hallazgos de Ding *et al.* (2008), quienes no encontraron especies exclusivas de sitios sucesionales tempranos en Taiwan. Por un lado, considerando la alta frecuencia con que fue vista esta especie en la categoría sucesional joven, la única donde fue registrada, es razonable afirmar que la vegetación en etapas tempranas de la sucesión es más atractiva para esta especie que la vegetación más desarrollada. *A. ruficauda* muestra preferencia por hábitats más abiertos, como los matorrales (Binford, 1989).

Por lo tanto, se podría pensar que *A. ruficauda* es una especie que se beneficia de la perturbación o al menos que la perturbación de la selva no tendría un efecto negativo sobre ella. Incluso en el trabajo de Rodríguez-Contreras (2004), esta especie sólo fue observada (raras veces) en la SBC madura. Estas observaciones coinciden plenamente con el estudio de Gillespie (2001), quien reportó una abundancia muy baja de *A. ruficauda* (de hecho, un solo individuo) en fragmentos de selva baja caducifolia madura decretados como reservas en Costa Rica y Nicaragua.

### 5.3 Complejidad del uso de la vegetación por parte de las aves

Los resultados indican sin duda que las tres etapas sucesionales proporcionan recursos para actividades de percheo y forrajeo de distintas especies de aves. En contraposición con las hipótesis iniciales, el estudio no arrojó diferencias considerables de uso entre las categorías en cuanto a los números registrados de percheos y forrajes. Sin embargo, hay algunas razones para considerar que los hábitats sucesionales de entre 10 y hasta más de 43 años de sucesión fueron más complejos en su uso por el mayor número de especies ahí registradas. Entre éstas se encuentran las 10 especies que fueron registradas únicamente en las categorías intermedia y vieja, estando algunas de ellas asociadas con el uso preferente de las copas. Éste es el caso de *Trogon citreolus* y *Coccyzus minor*, o del sotobosque, como lo ejemplifican *Leptotila verreauxi* y *Thryothorus pleurostictus* (Howell y Webb, 1995). Esta última especie alcanzó su mayor índice de uso a partir de una edad sucesional de *ca.* 20 años y su índice fue aumentando en sitios de la categoría vieja, llegándose a tener observaciones muy frecuentes de forrajeo en el sotobosque, ya sea entre la hojarasca o en las cortezas. Asimismo, se encontró evidencia muy fuerte de que *Melanerpes aurifrons* no encuentra recursos apropiados en la categoría joven, ya que desde el primer día del muestreo nunca utilizó ningún árbol o arbusto de los acahuales jóvenes, pero incluso llegó a ser observada perchando y forrajeando en árboles de mayor tamaño justo fuera de la parcela de estudio. Por otro lado, los pocos avistamientos de algunas especies típicas de SBC (Binford, 1989), como los correspondientes a *Trogon citreolus* y *Ortalis poliocephala*, hacen pensar que quizá podrían estar usando en mayor proporción la selva madura como hábitat primario (Loiselle y Blake, 1991), pero que también los hábitats secundarios son importantes como fuentes de alimento y sitios de percha durante sus desplazamientos. En el estudio de DeWalt *et al.* (2003), realizado en una cronosecuencia de bosque tropical húmedo en Barro Colorado, Panamá, se concluyó que la vegetación secundaria brinda recursos adecuados para el

percheo, el forrajeo y la anidación para varios taxa animales. Sin embargo, las especies especializadas en recursos tales como los árboles grandes, los restos leñosos gruesos o algunas especies particulares de plantas, pueden percibir que estos recursos están bastante limitados hasta antes de que el bosque se haya recuperado, después unos de 70 años de sucesión. En Nizanda éste podría ser el caso para especies como *Ortalis poliocephala*, *Trogon citreolus*, *Aratinga canicularis* y *A. strenua*.

En el otro extremo de este fenómeno están especies como *Aimophila ruficauda* y *A. sumichrasti*, las cuales parecen hacer un uso importante de la vegetación sucesionalmente temprana. Ambas encontraron frecuentemente alimento ya fuera en el suelo o en árboles de *Mimosa* sp.; además, desarrollaron múltiples actividades de canto desde distintos tipos de perchas. Incluso se llegó a sospechar que algunos de los nidos encontrados en esta categoría pertenecían a alguna de estas dos especies, pero esto no pudo ser confirmado. Sería recomendable llevar a cabo un estudio de monitoreo de los nidos en este tipo de hábitat en Nizanda, sobre todo para la conservación de *A. sumichrasti*.

Al menos siete del total de 16 nidos encontrados en las categorías intermedia y vieja pertenecían a especies de la familia Troglodytidae, cuyos miembros fueron registrados únicamente en estas categorías. Algunos de estos nidos fueron construidos sobre *Jacquinia macrocarpa*, un arbusto común en estas etapas sucesionales, o bien sobre *Acacia* sp. o cactáceas. Asimismo, antes de comenzar el estudio, en mayo de 2006, se observó a *Polioptila albiloris*, una de las especies más vistas, anidando en el acahual de 43 años, pero al momento de contar el nido al inicio del estudio, éste ya se encontraba en desuso. El material de construcción de éste contenía fieltro de alguna cactácea y pequeños trozos de diversas cortezas. Estos datos, aunque empíricos y no sistemáticos, implican que la diversidad florística es importante para dicha actividad entre las distintas especies de aves. El número de nidos y la diversidad de alturas a las que fueron encontrados en sitios sucesionales viejos sugieren que en esta categoría hubo una mayor cantidad de recursos, en este caso micrositos, disponibles para las distintas especies.

El hecho de haber encontrado en este trabajo a ciertas especies usando más alguna categoría en particular y de acuerdo con los reportes de Binford (1989) y Gordon y Ornelas (2000), sugiere que a menor escala las aves asociadas con la SBC podrían estar restringidas aún más a un tipo de hábitat dentro del mosaico de parches de vegetación secundaria. De ser esto así, quedarían preguntas relevantes acerca de la continua transformación de este hábitat, como la siguiente: ¿en

qué grado se recuperaría la diversidad de aves si se permitiera que la vegetación se regenerara, permitiendo que ésta funcionara como un corredor que brindara recursos, considerando la existencia de una matriz de campos agrícolas? Para varias especies de las que se considera que tienen una fuerte afinidad por el interior de la selva, este tipo de paisajes han actuado más como un gradiente de hábitat que como una red de parches discretos embebidos en áreas que no representan un hábitat favorable para ellas (Aerts *et al.*, 2008). Otra pregunta que queda sin respuesta en este momento es: ¿en qué grado sería necesario mantener hábitats en distintas etapas de sucesión en Nizanda, considerando a las varias especies que hicieron uso de los acahuales más jóvenes?

#### 5.4 Diversidad de gremios alimenticios

La diversidad de gremios presentes en las distintas etapas de sucesión fue amplia. Herrera *et al.* (2006) mencionaron que para 12 Passeriformes y dos Columbiformes, clasificadas en parte como granívoras, insectívoras o frugívoras por su dieta, la SBC proporciona una porción importante de los recursos protéicos que requieren. Algunas especies como *Icterus pustulatus* y especies insectívoras como las pertenecientes al género *Myiarchus* incorporan diferencialmente insectos o frutos a su dieta, ya sea durante la época de lluvias o la de secas (Herrera *et al.* 2006).

El hecho de que haya un mayor número de gremios capaces de utilizar los recursos disponibles presentes en las etapas maduras ha sido atribuido al aumento en heterogeneidad del hábitat durante la sucesión, ya sea por la diversidad de artículos alimenticios, como por la diversidad vertical y horizontal de la vegetación (May, 1982; Ding *et al.*, 2008). Incluso para especies como las de la familia Tyrannidae, un rasgo tan sencillo como un mayor número de ramas en las parcelas intermedias y viejas implica un mayor número de sitios de percha para realizar un mayor número de forrajeos (Ding *et al.*, 2008), pues la técnica de estas aves consiste en perchar y volar para cachar la presa al aire y regresar a la percha, comportamiento también observado durante este estudio. Al igual que en el estudio de May (1982), en este trabajo se observó que conforme avanza el desarrollo sucesional aumentaron las especies en algunos gremios, siendo en el omnívoro y en el insectívoro en los que este efecto fue más pronunciado. En un estudio realizado en una selva húmeda de la India, Shankar (2000) concluyó que el incremento en la densidad de árboles, la riqueza de especies leñosas y la altura de bosques sucesionales tardíos atraen a especies insectívoras que usan la copa de los árboles, así como a

especies frugívoras y especies que buscan alimento en las cortezas.

Un trabajo importante para esta investigación fue el realizado por Berlanga-García (1991) en la SBC de Chamela, Jalisco. En éste se incluye una lista de 38 especies frugívoras, de las cuales *Trogon citreolus* y *Ortalis poliocephala*, seguidas por *Icterus pustulatus*, son las especies que consumen frutos de una mayor variedad de plantas, sobre todo de hábito arbóreo, siendo consideradas las primeras dos especies como frugívoros efectivos en cuanto a la dispersión de las semillas. Así mismo, dicho estudio reportó que los frutos de 47 especies plantas son consumidos por aves, siendo las familias Cactaceae y Burseraceae las que incluyeron más especies con frutos consumidos por las aves. Plantas con semillas pequeñas, sin aroma y de colores rojos o anaranjados fueron las más consumidas por frugívoros oportunistas, tales como *Myiarchus nuttingi*, *M. tyrannulus*, *Icterus pustulatus*, *Pitangus sulphuratus* y *Cacicus melanicterus*.

La dispersión de semillas es un factor limitante durante el proceso de sucesión y la interacción está sujeta a cambios en el tiempo (Berlanga-García, 1991); por lo tanto, será importante seguir realizando estudios acerca de la interacción entre la comunidad de avifauna y la de SBC. A partir de los resultados obtenidos en este estudio con respecto a aves frugívoras en Nizanda no se puede asegurar que éstas estén realmente dispersando a las semillas, pues el método requerido para demostrar este proceso no fue utilizado aquí. Sin embargo, se puede asegurar que aves consumidoras de frutos visitan con frecuencia los acahuales a partir de una edad sucesional de tres años. Por otro lado, hay que considerar que también muchas aves sólo estuvieron presentes a partir de edades sucesionales de 10 años o más. Entre ellas está *Calocitta formosa*, especie reconocida como una de las principales dispersoras de árboles del género *Bursera* en una selva baja en Costa Rica (Janzen, 1988). No obstante, de acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, se puede pensar que la dispersión de propágulos por parte de las aves en los acahuales de Nizanda se está limitando, en el sentido de que las mayores aves frugívoras fueron infrecuentes en el área y que además los acahuales jóvenes parecen no contar con los sitios de percha requeridos por ellas. En otros estudios, los sitios más complejos en estructura de la vegetación han recibido un mayor aporte de semillas dispersadas por las aves (McDonell y Stiles, 1983).

## 5.5. Conclusiones

La vegetación secundaria derivada de la SBC presente en la región de Nizanda ofrece hábitats muy importantes para la avifauna de la región e incluso llega a ser atractiva para las aves que

realizan largos desplazamientos durante su migración. En la zona de estudio, la estacionalidad tan marcada entre la época de lluvias y la de secas parece no tener grandes efectos sobre la riqueza de aves, pero sí sobre su composición. El proceso de sucesión secundaria de la SBC tiene efectos sobre los patrones de la comunidad de aves, sobre todo en lo que respecta a la riqueza, la composición, la frecuencia de avistamientos y la diversidad de gremios alimenticios. En este sentido, la composición de especies merece gran atención, pues es con base en ella que se puede comenzar a hacer inferencias sobre los recursos directos que pudieran estar usando las distintas especies, ya que a partir de esto se podrían detallar las particularidades en el uso del hábitat de cada una de ellas. La mayoría de las especies registradas hicieron uso de la vegetación desarrollada en la categoría intermedia y la vieja. Sin embargo, el valor obtenido para los sitios jóvenes también fue alto y de ninguna manera sería razonable considerarlos como áreas desprovistas de riqueza, cuya eliminación carecería de impacto negativo sobre la diversidad de avifauna.

Hace falta llevar a cabo estudios que incluyan el método apropiado para examinar la dispersión de semillas por parte de las aves durante la sucesión. Este estudio sugiere que el aporte de semillas por parte de las aves está limitado, dada la ausencia o la frecuencia baja de grandes especies de aves frugívoras efectivas, ya sea en las etapas iniciales de sucesión o a lo largo de la cronosecuencia. A pesar de que se han ido encontrado patrones similares en todo el planeta entre la diversidad de avifauna y el proceso de sucesión, estamos muy lejos de poder establecer enunciados generales, ya que uno de los fenómenos del que más nos hemos ido percatando es que en cada tipo de hábitat, que es único, la diversidad de la avifauna responde a una multitud de factores, ya sea de tipo biológico o abiótico propios de cada zona y el uso histórico que ha tenido la tierra. Tomando en cuenta que la vegetación secundaria es un sistema que ha sido perturbado y se encuentra en recuperación, cabe preguntarse: las aves se encontraban adaptadas a un sistema original antes del disturbio, ¿en qué grado son capaces de soportarlo? Los estudios futuros que aborden esta interrogante deberán reconocer las adaptaciones de las aves a sus respectivos hábitats, así como a su susceptibilidad a cambios en ellos, en función de sus requerimientos y patrones de distribución geográfica.

## LITERATURA CITADA

- Aerts, R., F. Lerouge, E. November, L. Lens, M. Hermy y B. Muys. 2008. Land rehabilitation and the conservation of birds in a degraded Afromontane landscape in northern Ethiopia. *Biodiversity and Conservation*, 17: 53-69.
- AOU (American Ornithologists' Union). 1998. *Check-list of North American Birds*. 7a ed., American Ornithologists' Union, Washington D.C., 829 pp.
- Andrade, G.I. y H. Rubio-Torgler. 1994. Sustainable use of the tropical rain forest: evidence from the avifauna in a shifting-cultivation habitat mosaic in the Colombian Amazon. *Conservation Biology*, 8: 545-554.
- Arizmendi, M. C. y J.F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica*, 22: 172-180.
- Ávila-Cabadilla, L.D., K.E. Stoner, M. Henry y M.Y. Alvarez. 2009. En prensa. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*.
- Berlanga-García, H.A. 1991. *Las aves frugívoras de Chamela, Jalisco: su recurso vegetal y su papel en la dispersión de semillas*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 65 pp.
- Bersier, L.F. y D.R. Meyer. 1995. Relation between bird assemblages, vegetation structure and floristic composition of mosaic patches in riparian forest. *Acta Oecologica*, 15: 561-576.
- Binford, L.C. 1989. A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca. *Ornithological Monographs*, 43. The American Ornithologists' Union, Washington D.C., 418 pp.
- Bleher, B. y K. Böhning-Gaese. 2001. Consequences of frugivore diversity for seed dispersal, seedling establishment and the spatial pattern of seedlings and trees. *Oecologia*, 129: 385-394.
- Block, W.M. y L.A. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology. *Current Ornithology*, 11: 35-91.
- Bojorges-Baños, J.C. y L. López-Mata. 2006. Asociación de la riqueza y diversidad de especies de aves y estructura de la vegetación en una selva mediana subperennifolia en el centro de

Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 77: 235-249.

- Bojorges-Baños, J.C., L. López-Mata, L.A. Tarango-Arámbula, J.G. Herrera-Haro y G.D. Mendoza-Martínez. 2006. Combinación de métodos de muestreo para registrar la riqueza de especies de aves en ecosistemas tropicales. *Universidad y Ciencia*, 22: 111-118.
- Borges, S.H. y P.C. Stouffer. 1999. Bird communities in two types of anthropogenic successional vegetation in Central Amazonia. *Condor*, 101: 529-536.
- Brightsmith, D.J. 2000. Use of arboreal termitaria by nesting birds in the Peruvian Amazon. *Condor*, 102: 529-538.
- Brienen, R.J., E. Lebrija-Trejos, M. van Breugel, E.A. Pérez-García, F. Bongers, J.A. Meave y M. Martínez-Ramos. 2009. The potential of tree rings for the study of forest succession in southern Mexico. *Biotropica*, 41: 186-195.
- Bullock, S.H. y J.A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22: 22-35.
- Cárdenas, G., C.A. Harvey, M. Ibrahim y B. Finegan. 2003. Diversidad y riqueza de aves en diferentes hábitats en un paisaje fragmentado en Cañas, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*, 10: 78-85.
- Cardoso Da Silva, J.M. 1996. Distribution of Amazonian and Atlantic birds in gallery forests of The Cerrado region, South America. *Ornitología Neotropical*, 7: 1-18.
- Castrale, J.S. 1983. Selection of song perches by sagebrush-grassland birds. *Willson Bulletin*, 95: 647-655.
- Ceballos, G. y A. García. 1995. Conserving Neotropical biodiversity: the role of dry forests in western Mexico. *Conservation Biology*, 9: 1349-1356.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México, Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre, S.C., México, D.F., 847 pp.
- Cody, M. 1981. Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors and productivity. *BioScience*, 31: 107-113.
- Cody, M. 1985. *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, San Diego, 558 pp.

Colwell, R.K. 2009. EstimateS, Version 8.0 Statistical estimation for species richness and shared species for samples. Freeware for Windows and MacOS.

<<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>>

CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2009. Programa de conservación y manejo, Reserva de la Biosfera Calakmul, México.

<[www.conanp.gob.mx/dcei/didact/CALAKMUL\\_PA\\_PDF.pdf](http://www.conanp.gob.mx/dcei/didact/CALAKMUL_PA_PDF.pdf)>

Confer, J.L. y R.T. Holmes. 1995. Neotropical migrants in undisturbed and human-altered forests of Jamaica. *Willson Bulletin*, 107: 577-589.

Cortés, J.J. 2007. *Variabilidad intracultural y pérdida del conocimiento sobre el entorno natural en una comunidad zapoteca del sur de México*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 95 pp.

Daily, G.C., P.R. Ehrlich y G.A. Sánchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications*, 11: 1-13.

DeWalt, S.J., K. Maliakal y J. Denslow. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management*, 182: 139-151.

Díaz, I.A., J. Armesto, S. Reid, K.E. Sieving y M.F. Willson. 2005. Linking forest structure and composition: avian diversity in successional forests of Chiloé Island, Chile. *Biological Conservation*, 123: 91-101.

Ding, T., H. Liao y H. Yuan. 2008. Breeding bird community composition in different successional vegetation in the montane coniferous forests zone of Taiwan. *Forest Ecology and Management*, 255: 2038-2048.

Dunn, R. 2004. Managing the tropical landscape: a comparison of the effects of logging and forest conversion to agriculture on ants, birds, and lepidoptera. *Forest Ecology and Management*, 191: 215-224.

Durán, E., J.A. Meave., E.J. Lott y G. Segura. 2006. Structure and tree diversity patterns at the landscape in a Mexican tropical deciduous forest. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 79: 55-73.

Eguiarte, L.E. y C. Martínez del Río. 1985. Feeding habits of the Citreoline Trogon in a tropical

- deciduous forest during the dry season. *Auk*, 102: 872-874.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y D.A. Meritt Jr. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 6: 19-43.
- Estrada, A., P. Cammarano y R. Coates-Estrada. 2000. Bird species richness in vegetation fences and in strips of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 9: 1399-1416.
- Ewel, J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica*, 12 (supl.): 2-7.
- Farley, G.H., L.M. Ellis, J.N. Stuart y N.J. Scott. 1994. Avian species richness in different-aged stands of riparian forest along the Middle Rio Grande, New Mexico. *Conservation Biology*, 8: 1098-1108.
- Gallardo-Cruz, J.A., J.A. Meave y E.A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 76: 19-35.
- Gallardo-Cruz, J.A., E.A. Pérez-García y J.A. Meave. 2009.  $\beta$ -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, 473-482.
- García-Trejo, E. y A.G. Navarro. 2004. Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20: 167-185.
- Gillespie, T.W. 2000. Rarity and conservation of forest birds in the tropical dry forest region of Central America. *Biological Conservation*, 96: 161-168.
- Gordon, C. y J.F. Ornelas. 2000. Comparing endemism and habitat restriction in Mesoamerican tropical deciduous forest birds: implications for biodiversity conservation planning. *Bird Conservation International*, 10: 289-303.
- Greenberg, R. 1995. Insectivorous migratory birds in tropical ecosystems: the breeding currency hypothesis. *Journal of Avian Biology*, 26: 260-264.
- Guariguata, M. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148: 185-206.
- Herrera, L.G., K.A. Hobson, J.C. Martínez y G. Méndez. 2006. Tracing the origin of dietary protein in tropical dry forest birds. *Biotropica*, 38: 735-742.

- Howell, S. y S. Webb. 1995. *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, Nueva York, 851 pp.
- Hutto, R. 1989. The effect of habitat alteration on migratory land birds in a West Mexican tropical deciduous forest: a conservation perspective. *Conservation Biology*, 3: 138-148.
- Hutto, R. 1998. On the importance of stopover sites to migrating birds. *Auk*, 115: 823-825.
- Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 105-116.
- Johnston, D.W. y E.P. Odum. 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*, 37: 50-62.
- Karr, J.R. y R.R. Roth. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *American Naturalist*, 105: 423-435.
- King, D.I. y R.M. DeGraaf. 2000. Bird species diversity and nesting success in mature, clearcut and shelterwood forest in northern New Hampshire, USA. *Forest Ecology and Management*, 129: 227-235.
- Kricher, J. 1973. Summer bird species diversity in relation to secondary succession on the New Jersey piedmont. *American Midland Naturalist*, 89: 121-137.
- Lebrija-Trejos, E. 2004. *Secondary succession in a tropical dry forest of southern Mexico*. Tesis de Maestría. Wageningen University, Wageningen, Holanda, 68 pp.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. Pérez-García y J.A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40: 422-431.
- Lebrija-Trejos, E., E.A. Pérez-García, J.A. Meave, F. Bongers y L. Poorter. En prensa. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*,
- Levey, D.J. y F.G. Stiles. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *American Naturalist*, 140: 447-476.
- Lohr, S.M., S.A. Gauthreaux y J.C. Kilgo. 2002. Importance of coarse woody debris to avian communities in loblolly pine forests. *Conservation Biology*, 16: 767-777.

- Loiselle, B.A. y J.G. Blake. 1994. Annual variation in birds and plants of a tropical second-growth woodland. *Condor*, 96: 368-380.
- Loiselle, B.A. y J.G. Blake. 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts. *Auk*, 118: 304-326.
- Maass, J.M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. En: Bullock, S.H., H.A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Forests*, pp. 399-418, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Mac Arthur, R.H. y J.W. Mac Arthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598.
- Mac Arthur, R.H., H. Recher y M. Cody. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist*, 100: 319-325.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing. Oxford, 256 pp.
- Martin, T.E. 1985. Selection of second-growth woodlands by frugivorous migrating birds in Panama: an effect of fruit size and plant density? *Journal of Tropical Ecology*, 1: 157-170.
- May, P.G. 1982. Secondary succession and breeding bird community structure: patterns of resource utilization. *Oecologia*, 55: 208-216.
- McDonell, M.J. y E.W. Stiles. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia*, 56: 109-116.
- Mena-Gallardo, A. 2009. *Variación del banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria en un bosque tropical caducifolio del sur de México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 55 pp.
- Müller, K.L., J.A. Stamps, V.V. Krishnan y N.H. Willits. 1997. The effects of conspecific attraction and habitat quality on habitat selection in territorial birds (*Troglodytes aedon*). *American Naturalist*, 150: 650-661.
- Murphy, P. y A. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 67-88.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94: 133-142.
- Orians, G. y J. Wittenberger. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist*, 137: S29-S49.

- Ornelas, J.F. y C. Arizmendi. 1995. Altitudinal migration: implication for the conservation of the Neotropical migrant avifauna of western Mexico. En: Wilson, M.H. y S.A. Sader (eds.). *Conservation of Neotropical Migratory Birds in Mexico*, pp. 98-112, Miscellaneous Publication 727, Agricultural and Forest Experiment Station, Maine.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde y S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica*, 32: 473-488.
- Paracuellos, M. 2006. Relationships of songbird occupation with habitat configuration and bird abundance in patchy reed beds. *Ardea*, 94: 87-98.
- Pérez-García, E.A., J.A. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 56: 19-88.
- Pérez-García, E.A. y J.A. Meave. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation on limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern Mexico. *Plant Ecology*, 175: 147-163.
- Pérez-García, E.A., J.A. Meave y J.A. Gallardo-Cruz. 2005. Diversidad  $\beta$  y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$* , pp. 123-142, CONABIO, Sociedad Entomológica Aragonesa, Diversitas-México, Zaragoza. España.
- Powell, B. y R. Steidl. 2000. Nesting habitat and reproductive success of southwestern riparian birds. *Condor*, 102: 823-831.
- Ralph, C.J., G. Geupel, P. Pyle, T.E. Martin, D. DeSante y B. Milá. 1996. *Manual de Métodos de Campo para el Monitoreo de Aves Terrestres*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station. Albany, California, 44 pp.
- Ramírez-Albores, J.E. 2006. Variability in bird communities composition in the Biosphere Reserve Montes Azules and adjacent areas, Chiapas, Mexico. *Biota Neotropica*, 6: 1-19.
- Recher, H.F. 1969. Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *American Naturalist*, 103: 75-80.
- Renton, K. 2001. Lilac-Crowned Parrot diet and food resource availability: resource tracking by a parrot seed predator. *Condor*, 103: 62-69.
- Robinson, S.K. y R.T. Holmes. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationships among

search tactics, diet and habitat structure. *Ecology*, 63: 1918-1931.

Rodríguez-Contreras, V. 2004. *Distribución de las aves en Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 56 pp.

Romero-Centeno, R., J. Zavala-Hidalgo y A. Gallegos. 2003. Isthmus of Tehuantepec wind climatology and ENSO Signal. *Journal of Climate*, 16: 2628-2639.

Saab, V.A. y D.R. Petit. 1992. Impact of pasture development on winter bird communities in Belize, Central America. *Condor*, 94: 66-71.

Schulze, C.H., M. Waltert, P. Kessler, R. Pitopang, D. Veddeler, M. Mühlenberg, S. Robbert Gradstein, C. Leuschner, I. Steffan-Dewenter y T. Tschardt. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds, and insects. *Ecological Applications*, 14: 1321-1333.

SEMARNAT [Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-ECOL-2001. 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.

Sekercioglu, C.H. 2002. Effects of forestry practices on vegetation structure and bird community of Kibale National Park, Uganda. *Biological Conservation*, 107: 229-240.

Sekercioglu, C.H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 464-471.

Shankar, T. 2000. Effect of slash-and-burn shifting cultivation on rainforest birds in Mizoram, Northeast India. *Conservation Biology*, 15: 685-698.

Shugart, H. y D. James. 1973. Ecological succession of breeding bird populations in northwestern Arkansas. *Auk*, 90: 62-77.

Sibley, D.A. 2000. *The Sibley Guide for Birds*. Alfred A. Knopf, Nueva York, 544 pp.

Smith, A., J. Salgado-Ortiz y R. Robertson. 2001. Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forests of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica*, 33: 153-170.

StatSoft, Inc. 2001. Statistica for Windows. Tulsa.

Stotz, D.F., J.W. Fitzpatrick, T.A. Parker III y D.K. Moskovits. 1996. *Neotropical Birds*. *Ecology*

*and Conservation*. The University of Chicago Press. Chicago y Londres, 478 pp.

Sutherland, W.J. y R.E. Green. 2004. Habitat assessment. En: Sutherland, W.J., I. Newton y R.E. Green (eds.). *Bird Ecology and Conservation: a Handbook of Techniques*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 251-266.

Suthers, H.B., J.M. Bickal y P.G. Rodewald. 2000. Use of successional habitat and fruit resources by songbirds during autumn migration in central New Jersey. *Willson Bulletin*, 112: 249-260.

Terborgh, J., S.K. Robinson, T.A. Parker III, C.A. Munn y N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs*, 60: 213-238.

Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94: 133-142.

Valdivia-Hoeflich, T., J.H. Vega y K.E. Stoner. 2005. The Citreoline Trogon as an ecosystem engineer. *Biotropica*, 37: 465-467.

Vieira, D. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, 14: 11-20.

Welsh, D.A. y S.C. Lougheed. 1996. Relationships of bird community structure and species distributions to two environmental gradients in the northern boreal forest. *Ecography*, 19: 194-208.

Wiens, J.A. y J.T. Rotenberry. 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecological Monographs*, 51: 21-42.

Willson, M.F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, 55: 1017-1029.

Winker, K. 1995. Autumn stopover on the Isthmus of Tehuantepec by woodland nearctic-neotropic migrants. *Auk*, 112: 690-700.

WWF. 2009. Mizoram-Manipur-Kachin rain forests (IM0131).

<[www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial/im/im0131\\_full.html](http://www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial/im/im0131_full.html)>

**Apéndice 1.** Familias y especies de aves registradas en cada una de las tres categorías de edad sucesional. También se muestra el estatus de residencia (**ER**): R, residente; M, migratoria, el estatus de endemismo (**EE**): E, endémica del país; C, cuasiendémica del país; EO, endémica de Oaxaca y el estatus de conservación (**EC**) (NOM-ECOL-059-2001): P, en peligro de extinción; A, amenazada; Pr, sujeta a protección especial.

Familia y especie	Categoría de edad sucesional			ER	EE	EC
	Joven	Intermedia	Vieja			
<b>Cracidae</b>						
<i>Ortalis poliocephala</i>			x	R	E	
<b>Columbidae</b>						
<i>Columbina inca</i>	x	x	x	R		
<i>Leptotila verreauxi</i>		x	x	R		
<b>Psittacidae</b>						
<i>Aratinga strenua</i>			x	R		A
<i>Aratinga canicularis</i>		x	x	R		Pr
<b>Cuculidae</b>						
<i>Coccyzus minor</i>		x	x	R		
<i>Piaya cayana</i>		x	x	R		
<i>Morococcyx erythropygus</i>	x	x	x	R		
<i>Crotophaga sulcirostris</i>		x	x	R		
<b>Trochilidae</b>						
<i>Cyananthus doubledayi</i>	x	x	x	R	E	
<i>Heliomaster longirostris</i>		x		R		Pr
<i>Archilochus colubris</i>			x	M		
<b>Trogonidae</b>						
<i>Trogon citreolus</i>		x	x	R	E	
<b>Momotidae</b>						
<i>Momotus mexicanus</i>		x		R	C	
<b>Picidae</b>						
<i>Melanerpes aurifrons</i>		x	x	R		
<b>Tyrannidae</b>						
<i>Camptostoma imberbe</i>	x	x		R		
<i>Empidonax difficilis</i>	x	x	x	M		
<i>Empidonax sp.</i>			x	M		
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	x			R		
<i>Myiarchus nuttingi</i>		x	x	R		
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	x	x	x	R		
<i>Pitangus sulphuratus</i>			x	R		
<b>Corvidae</b>						
<i>Calocitta formosa</i>	x	x	x	R		
<b>Troglodytidae</b>						
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>		x	x	R		
<i>Thryothorus pleurostictus</i>		x	x	R		
<b>Sylviidae</b>						
<i>Polioptila caerulea</i>	x			M		

Familia y especie	Joven	Intermedia	Vieja	ER	EE	EC
<i>Poliophtila albiloris</i>	x	x	x	R		
<b>Parulidae</b>						
<i>Vermivora ruficapilla</i>	x	x	x	M		
<i>Dendroica petechia</i>		x		M		
<i>Dendroica townsendi</i>	x			M		
<i>Dendroica</i> sp.		x		M		
<i>Mniotilta varia</i>		x		M		
<i>Setophaga ruticilla</i>			x	M		
<i>Wilsonia pusilla</i>	x		x	M		
<i>Wilsonia canadensis</i>		x		M		
<b>Emberizidae</b>						
<i>Aimophila ruficauda</i>	x			R		
<i>Aimophila sumichrasti</i>	x	x	x	R	EO	P
<b>Cardinalidae</b>						
<i>Cyanocompsa parellina</i>		x		R		
<i>Passerina leclancherii</i>	x	x	x	R		
<i>Passerina rositae</i>	x	x	x	R	EO	A
<b>Icteridae</b>						
<i>Quiscalus mexicanus</i>	x	x	x	R		
<i>Molothrus aeneus</i>		x		R		
<i>Icterus spurius</i>	x			M		
<i>Icterus pustulatus</i>	x	x	x	R		
<i>Icterus gularis</i>	x	x	x	R		
<i>Cacicus melanicterus</i>			x	R	C	
<b>Fringillidae</b>						
<i>Euphonia affinis</i>			x	R		

**Apéndice 2.** Índice de uso de cada especie en cada una de las tres categorías de edad sucesional. Época de lluvias (LL), época de secas (S).

\* consume fruto (Berlanga-García, 1991; Howell y Webb, 1995). \*\* depreda semillas (Berlanga-García, 1991).

Especie	Joven	LL	S	Intermedia	LL	S	Vieja	LL	S	Índice total por especie
<i>Ortalis poliocephala</i> *							3	0	3	3
<i>Columbina inca</i> *	3	0	3	2	0	2	1	0	1	6
<i>Leptotila verreauxi</i> **				3	1	0	2	2	0	5
<i>Aratinga canicularis</i> **				6	2	4	4	0	4	10
<i>Aratinga strenua</i> **							2	0	2	2
<i>Coccyzus minor</i> *				1	1	0	3	3	0	4
<i>Morococcyx erythropygus</i> *	2	2	0	6	6	0	7	6	1	15
<i>Piaya cayana</i> *				1	0	1	1	1	0	2
<i>Crotophaga sulcirostris</i> *				6	0	6	4	0	4	10
<i>Cynanthus Doubleday</i>	1	1	0	17	11	6	16	16	0	34
<i>Helimaster longirostris</i>				1	0	1				1
<i>Archilochus colubris</i>							21	0	21	21
<i>Trogon citreolus</i> *				9	8	1	11	4	7	20
<i>Momotus mexicanus</i> *				1	1	0				1
<i>Melanerpes aurifrons</i> *				24	12	12	46	31	15	70
<i>Camptostoma imberbe</i>	17	17	0	17	16	1				34
<i>Empidonax difficilis</i>	3	3	0	7	6	1	1	1	0	11
<i>Empidonax sp.</i>							5	5	0	5
<i>Myiarchus nuttingi</i> *				20	3	17	11	0	11	31
<i>Myiarchus tuberculifer</i> *	1	1	0							1
<i>Myiarchus tyrannulus</i> *	45	22	23	125	71	54	55	16	39	225
<i>Pitangus sulphuratus</i> *							1	1	0	1
<i>Calocitta formosa</i> *	1	0	1	56	34	22	103	42	61	160
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>				19	0	19	21	15	6	40
<i>Thryothorus pleurostictus</i>				12	1	11	44	19	25	56

**Apéndice 2.** Continuación.

Especie	Joven	LL	S	Intermedia	LL	S	Vieja	LL	S	Índice total por especie
<i>Aimophila ruficauda</i>	35	13	22							35
<i>Aimophila sumichrasti</i>	82	45	37	57	23	34	12	12	0	151
<i>Cyanocompsa parellina</i> **				5	5	0				5
<i>Passerina leclancherii</i> *	58	18	40	59	43	16	36	17	19	153
<i>Passerina rositae</i> *	9	1	8	11	5	6	7	1	6	27
<i>Dendroica townsendi</i> *	1	0	1							1
<i>Dendroica petechia</i> *				10	0	10				10
<i>Dendroica sp.</i> *				1	1	0				1
<i>Mniotilta varia</i> *				7	7	0				7
<i>Vermivora ruficapilla</i>	6	6	0	51	50	1	12	11	1	69
<i>Wilsonia pusilla</i> *	5	5	0				10	0	10	15
<i>Wilsonia canadensis</i> *				10	10	0				10
<i>Setophaga ruticilla</i> *							5	0	5	5
<i>Euphonia affinis</i> *							1	0	1	1
<i>Polioptila albiloris</i>	325	199	126	227	142	85	282	172	110	834
<i>Polioptila caerulea</i>	5	0	5							5
<i>Cacicus melanicterus</i> *							5	0	5	5
<i>Icterus gularis</i> *	4	0	4	21	0	21	16	0	16	41
<i>Icterus pustulatus</i> *	47	23	24	92	78	14	65	18	47	204
<i>Icterus spurius</i> *	5	5	0							5
<i>Quiscalus mexicanus</i>	1	0	1	2	0	2	1	0	1	4
<i>Molothrus aeneus</i>				1	0	1				1
Índices totales por categoría	656	361	295	887	537	348	814	393	421	