



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

EFFECTO DE LA MODIFICACIÓN
DEL HÁBITAT EN LA
REPRODUCCIÓN DE AVES
ANIDADORAS PRIMARIAS DE
CAVIDADES EN EL BOSQUE
TROPICAL SECO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología ambiental)

P R E S E N T A

Claudia Velázquez Cervantes

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Katherine Renton



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de junio de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **VELÁZQUEZ CERVANTES CLAUDIA** con número de cuenta **300203468** con la tesis titulada **"EFECTO DE LA MODIFICACIÓN DEL HÁBITAT EN LA REPRODUCCIÓN DE AVES ANIDADORAS PRIMARIAS DE CAVIDADES EN EL BOSQUE TROPICAL SECO"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. KATHERINE RENTON**:

Presidente: DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS
Vocal: DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS
Secretario: DRA. BERTHA PATRICIA ESCALANTE PLIEGO
Suplente: DR. IAN MACGREGOR FORS
Suplente: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 17 de enero de 2012.

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

A G R A D E C I M I E N T O S

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por haberme brindado la oportunidad de continuar mis estudios y ampliar mis conocimientos enriqueciéndome de experiencias personales y profesionales durante la realización de mi maestría.

Al Consejo Nacional para la Ciencia y la Tecnología (CONACYT) por el beca otorgada para la realización de mis estudios (No. CVU: 327376)

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo económico que me brindó para asistir al IX Congreso de Ornitología Neotropical 8-14 de noviembre de 2011 en Cusco, Perú.

Agradezco a mi tutora Katherine Renton, a los miembros de mi comité tutorial al Dr. Jorge Schondube y la Dra. Escalante por su apoyo para la realización de este proyecto a lo largo de mi maestría.

Dedico esta tesis:

A MIS PADRES Y A MIS HERMANOS ⇒)

A mi familia que a lo largo de mi vida siempre me ha apoyado en las buenas y en las malas, en todo lugar y a pesar de las distancias. ¡LOS QUIERO MUCHISIMO!

A mis padres que siempre me han inspirado a seguir adelante, personas demasiado admirables. Me han demostrado que si uno se propone las cosas se pueden lograr, a pesar de que parezcan muy difíciles.

A mis hermanos Toni, Nalle y Diego que además de hermanos son unos grandes amigos que saben estar en el momento y lugar indicado y que saben que donde esté siempre los estaré apoyando y ayudando. ¡Vamos adelante!

La verdad me he ganado la lotería al tener a mis papás y a mis hermanos ⇒).

Agradezco también:

A mi tutora, gracias Kathy por el apoyo durante toda mi maestría, enseñándome como un proyecto debe salir adelante poco a poco y cuidando lo que uno hace y quiere hacer, por el apoyo personal y el contagiante gusto por el trabajo de campo.

A quienes intervinieron con valiosos comentarios para el mejoramiento del escrito al Dr. Shondube, Dra Escalante, Dra. Roxana, Dra. Blanca, al Dr. Ian, Angie y Rafa.

Aquellos que semana a semana me enseñaron el trabajo de la redacción y cómo esto es un juego de hacer, deshacer y volver a hacer... muchas, demasiadas veces y cuando piensas que has terminado, al tomar el escrito unos años después, te das cuenta que la redacción puede mejorar : Mark y Leo gracias.

Aquellos con quienes compartí un gran lapso o pequeño durante mi estancia en el campo, la playa o simplemente en otros estados o en la estación: Nalle, Rosa, Francia, Miguel, Carmen, Pau, Rubén, Sergio, Karen, Regina, Adolfo, Hugo, Gerardo, Jesús, Sylvia. Gracias.

A Angie y Rafa con quienes pasé momentos divertidos dentro y fuera del trabajo de campo, en rumbos Chamelenses, Cuixmalenses, Xalapeños y también por estos rumbos.

A mis amigos que siempre me han apoyado: los de la prepa, de la licenciatura, de la maestría y por supuesto a todos aquellos que en algún momento fue grandioso conocerlos y aparecieron en el momento indicado.

A los que siguen trabajando en la Estación de Biología o en Cuixmala que hicieron mi estancia más agradable. Gracias Bety, Enrique, Doña Eva, Doña Mago, Delia. Israel. Tere, Rodrigo, Narcizo.

A mi sitio de estudio la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala que me permitió una estancia larga, agradable, y divertida en la cual pude sorprenderme de demasiadas maravillas de la naturaleza.

A la Universidad Nacional Autónoma de México que ha sido en verdad mi segunda casa, en la cual he vivido muchas aventuras, tristezas, alegrías, angustias. Me he formado y espero me siga formando.

Agradezco que el planeta aún tenga pequeñas áreas conservadas de flora y fauna, que se pueden disfrutar a lo grande, tanto para explicarnos fenómenos sorprendentes como también para disfrutar de un rato de tranquilidad lejos de la ruidosa ciudad.

Y claro como siempre agradeceré al sonido, belleza y carisma de las aves. =)

A Pa, Ma, Toni, Nalle y Diego

ÍNDICE

Resumen	<u>1</u>
Abstract	<u>2</u>
Introducción	
Importancia de los anidadores primarios de cavidades	<u>3</u>
Reproducción de los pájaros carpinteros	<u>4</u>
Características de los árboles para anidar	<u>5</u>
Tipo de vegetación utilizada para forrajear	<u>7</u>
Efecto de modificación del hábitat sobre los carpinteros	<u>8</u>
Deforestación del bosque seco en México	<u>9</u>
Especies de carpinteros encontrados en el sitio de estudio	<u>10</u>
Justificación	<u>12</u>
Hipótesis	<u>12</u>
Objetivos	<u>12</u>
Método	
Sitio de estudio	<u>13</u>
Densidad de aves excavadoras de cavidades	<u>14</u>
Características de cavidades excavadas como nidos	<u>15</u>
Análisis de datos	<u>16</u>
Resultados	
Densidad de aves excavadoras de cavidades	<u>18</u>
Características de cavidades excavadas como nidos	<u>21</u>
Conducta de anidación de los carpinteros	<u>23</u>
Parámetros reproductivos	<u>27</u>

Discusión

Densidad de carpinteros en los distintos hábitats _____ 27

Características de los sitios de anidación _____ 32

Aspectos reproductivos e implicaciones sobre los anidadores de cavidades _____ 34

C o n c l u s i o n e s _____ 36

Literatura Citada _____ 38

RESUMEN

Las aves anidadoras primarias de cavidades (Picidae: carpinteros), que excavan sus nidos y dormitorios, son importantes creadoras de sitios de anidación y descanso para otras especies. Sin embargo su establecimiento podría estar limitado por la modificación del hábitat, al considerar que los carpinteros prefieren bosques maduros, con árboles viejos de grandes diámetros a la altura del pecho (DAP) para la construcción de sus cavidades. A pesar de su importancia la mayoría de los estudios se han realizado en bosques templados, careciendo de estudios en las selvas tropicales. Además aspectos reproductivos como el tamaño de puesta, periodo de incubación y periodo de alimentación de los polluelos son poco conocidos. En el presente estudio evaluamos las poblaciones de carpinteros en hábitats conservados y modificados para determinar su uso del hábitat y sus requerimientos de anidación. Éste permitió dar a conocer características desconocidas del ciclo reproductivo de los carpinteros en selvas tropicales del oeste de México.

El estudio se realizó en la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala, Jalisco y sus alrededores. Se determinaron las densidades por puntos de conteo de los carpinteros *Campephilus guatemalensis*, *Dryocopus lineatus* y *Melanerpes chrysogenys* en zonas conservadas de bosque tropical caducifolio, subcaducifolio y una zona modificada a palmares. En cada tipo de vegetación se realizó una búsqueda de nidos registrando la condición (vivo/muerto) y el DAP del árbol, la altura del nido, el diámetro del soporte, el diámetro de la entrada, y profundidad de la cavidad. Se dio seguimiento a los nidos durante la temporada reproductiva, registrando el número de huevos, pollos, y si los nidos eran depredados o exitosos una vez que los pollos volaron.

Los censos mostraron que el carpintero pequeño *M. chrysogenys* presentó significativamente mayor densidad en el palmar (2.05 ind/ha), mientras que los carpinteros grandes de *C. guatemalensis* y *D. lineatus* tuvieron mayor densidad en bosques conservados (*C. guatemalensis*: 0.08 ind/ha; *D. lineatus*: 0.19 ind/ha). Encontramos un total de 50 nidos de carpinteros los cuales se muestrearon en dos temporadas de campo de Febrero a Junio de 2010 y 2011. De las características evaluadas, el diámetro de la entrada y la profundidad fueron significativamente mayores para *C. guatemalensis* y *D. lineatus*, comparado con *M. chrysogenys*.

El periodo de incubación de los huevos duró 27.8 ± 7.4 días. La crianza de los polluelos duró 26.2 ± 2.4 días. El tamaño de nidada fue de 1.8 ± 0.84 crías para *C. guatemalensis*, 1.4 ± 0.55 crías para *D. lineatus* y 2.2 ± 1.3 crías para *M. chrysogenys*. La mayoría de los nidos de *M. chrysogenys* se encontraron en palmeras vivas mientras que los carpinteros grandes prefirieron para anidar árboles muertos y de grandes diámetros.

La alta densidad del carpintero pequeño de *M. chrysogenys* en el palmar indica como esta especie podría adaptarse a hábitats modificados. Cabe destacar que para las especies de carpinteros grandes de *C. guatemalensis* y *D. lineatus* que presentan requerimientos de hábitat de bosque subcaducifolio conservados, tamaños de nidada pequeños y uso de árboles grandes y muertos para anidar, la capacidad de sus poblaciones a responder a presiones adicionales como la modificación del hábitat estará limitada, por lo que podría afectar a los anidadores secundarios de cavidades y sus interacciones.

ABSTRACT

Primary cavity nesting birds (Picidae: woodpeckers) that excavate their nest and roost, are important nest and roost site creators for other species. However, their establishment can be limited due to habitat modification, considering that woodpeckers prefer mature forests, with old trees and big diameter at breast height (DBH) to construct their cavities. Despite their importance, most of the research has been made in temperate forest lacking studies in tropical systems. In addition reproductive aspects such as hatch size, incubation and raising period length, of the chicks are little known. In the present study, woodpecker populations were evaluated in conserved and altered habitats in order to determinate their nesting requirements. This allowed to discover unknown characteristics of the breeding biology of woodpeckers in tropical dry forests in Western Mexico.

The study was conducted at the Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala, Jalisco, and at a surrounding modified area used for coconut plantations. Densities of the woodpeckers Pale-billed woodpecker (*Campephilus guatemalensis*), Lineated woodpecker (*Dryocopus lineatus*) and Golden-cheeked woodpecker (*Melanerpes chrysogenys*) were determined through point counts in conserved sites of dry tropical forest, in deciduous and semi-deciduous forest and in coconut plantations. We searched for woodpecker nests in each kind of habitat, we recorded the tree condition (dead / live), the DBH, cavity height, the diameter of the support branch where the cavity was located, the entrance diameter, and cavity depth. We checked the nests throughout the breeding season. If active, we recorded the number of eggs, chicks and evaluated if the nest was successful or predated once the chicks fledged.

The censuses showed that Golden-cheeked woodpecker had a significantly higher density in the coconut plantation (2.05 ind/ha) while Pale-billed woodpecker and Lineated woodpecker had higher densities in conserved forests (Pale-billed woodpecker: 0.08 ind/ha; Lineated woodpecker: 0.19 ind/ha). We found 50 nests during our two sampling seasons through February to June of 2010 and 2011. The diameter of the entrance and the depth of nests from Pale-billed woodpecker and Lineated woodpecker were significantly larger compared with those of Golden-cheeked woodpecker.

The incubation period was of 27.8 ± 7.4 days. The raising chicks was 26.2 ± 2.4 days. The brood size was 1.8 ± 0.84 chicks for Pale-billed woodpecker, 1.4 ± 0.55 chicks for *Lineated woodpecker* and 2.2 ± 1.3 chicks to Golden-cheeked woodpecker. In relation to the location of the nest, most of the nests of *M. chrysogenys* were in live coconut trees while *C. guatemalensis* and *D. lineatus* preferred dead trees.

The high density of the smaller woodpecker Golden-cheeked woodpecker in the dry forest, that has been modified to a coconut plantation suggests that this species may adapt to modified habitats. While larger size species, the Pale-billed woodpecker and Lineated woodpecker., show specific habitat requirements found only in conserved forests such as big dead trees for nesting and small clutch size, therefore populations of these two species would be harder to support in highly modified habitats. This can have consequences in relation to the interaction of primary and secondary cavity nesters webs.

INTRODUCCIÓN

Importancia de los anidadores primarios de cavidades

Los pájaros carpinteros al excavar sus propias cavidades para anidar, tienen un papel importante en el ecosistema al incrementar los sitios de anidación y forrajeo para otras especies. Este fenómeno influye en la riqueza y diversidad de especies anidadoras secundarias de cavidades, como también de las especies que utilizan el recurso alimenticio expuesto durante la remoción de la corteza de los árboles (Johnsson et al. 1993, Martin et al. 2004, Drever 2008). En bosques templados de Canadá, la abundancia de especies anidadoras secundarias de cavidades está positivamente correlacionada con la abundancia de excavadores primarios (Martin y Eadie 1999). Martin et al. (2004) mostraron que las cavidades excavadas por los carpinteros eran utilizadas por más de 26 anidadoras secundarias de cavidades, entre ellos aves y mamíferos. Esta interdependencia entre especies animales hace funcionar al sistema como una red de sitios de anidación, con una relación similar a una cadena alimenticia (Martin y Eadie 1999, Martin et al. 2004).

Una cadena de anidación esta formada por distintos niveles: los árboles representan a los productores donde serán realizadas las cavidades; los anidadores de cavidades primarias excavan las cavidades; y los anidadores de cavidades secundarios aprovechan dichas cavidades debido a que no excavan sus propias cavidades. Dentro de esta red pueden existir también excavadores débiles de cavidades, los cuales pueden construir sus propios nidos, o utilizar cavidades naturales o ya creadas por un anidador de cavidades primario (Martin y Eadie 1999). Pueden presentarse varias especies de aves anidadoras primarias de cavidades, sin embargo se ha observado que dentro de la red de sitios de anidación una o dos especies son las que crean la mayor cantidad de cavidades (Martin et al. 2004). Un estudio realizado por Martin y Eadie (1999) muestra

que de ocho especies de carpinteros en bosques templados de Canadá, dos de ellas *Sphyrapicus nuchalis* y *Colaptes auratus* crearon el 74% de las cavidades formadas en el sitio. Al existir una dependencia estrecha en las redes de sitios de anidación la alteración en uno de sus integrantes tendrá un efecto cascada en las comunidades al alterar su estabilidad. A pesar de la importancia que tiene el estudio de anidadores primarios de cavidades, la mayoría de los estudios se han realizado en bosques templados, careciendo de estudios en sistemas tropicales.

Reproducción de los pájaros carpinteros

Existe escasa información de muchos aspectos del ciclo reproductivo de los pájaros carpinteros. Para la mayoría de las especies, datos como el tamaño de la puesta, periodo de incubación o tiempo en la que los polluelos dejan el nido son desconocidos (Kilham y O'Brien 1979, Winkler y Christie 2002). De las características reportadas, la mayoría se han obtenido de zonas templadas (Sedgwick y Knopf 1990, Nilsson 1991, Schepps et al. 1999, Winckler y Christie 2002). Por otro lado, es escasa la información de aspectos del ciclo reproductivo de pájaros carpinteros en regiones tropicales (Kilham y O'Brien 1979, Winckler y Christie 2002).

Se ha reportado que la mayoría de las especies de la familia de los pájaros carpinteros (Picidae) son monógamos (Winckler y Christie 2002). El inicio de su periodo reproductivo se caracteriza por conductas de cortejo y por la excavación de cavidades para anidar (Kilham y O'Brien 1979). Ambos sexos construyen la cavidad, pero en la etapa final de su construcción el macho realiza la mayor proporción de la excavación (Skutch 1969, Kilham y O'Brien 1979, Winkler y Christie 2002). El periodo de construcción del nido varía de dos a cuatro semanas dependiendo de la dureza del árbol, y normalmente son excavados en árboles muertos (Winkler y Christie 2002). En

ocasiones, las especies pequeñas del género *Melanerpes* y *Colaptes* llegan a utilizar cactus columnares, mientras que *Veniliornis passerinus* y *Gecinulus granita* utilizan tallos de bambúes (Kilham y O'Brien 1979, Winkler y Christie 2002).

Generalmente, los carpinteros construyen una nueva cavidad para anidar en cada temporada reproductiva (Nilsson et al. 1991). Sin embargo, algunos carpinteros reutilizan las cavidades de periodos reproductivos anteriores, como es el caso de *Colaptes auratus* que frecuentemente reutiliza las cavidades (Short 1979, Nilsson et al. 1991, Sedgwick 1997). Nilsson et al. (1991) encontraron una disminución del éxito reproductivo de 71% a 38% en cavidades reutilizadas como nidos por el carpintero *Dryocopus martius* debido a la depredación por mustélidos. Por lo tanto, se considera que la reutilización no es muy constante debido a que incrementa la probabilidad de depredación (Nilsson et al. 1991).

La incubación en periodos nocturnos es realizada por el macho y durante el día por ambos sexos (Winkler y Christie 2002). Una vez eclosionados los huevos, los polluelos son alimentados por ambos padres (Short 1991, Winkler y Christie 2002). La depredación es una de las causas principales de fracaso en la reproducción, siendo los principales depredadores aves rapaces, serpientes, ardillas y mamíferos carnívoros pequeños y medianos (Nilsson et al. 1991, Winkler y Christie 2002).

Características de los árboles para anidar

Los anidadores primarios de cavidades requieren de características particulares de los árboles que permiten el establecimiento para la excavación de sus sitios de descanso y anidación. Dentro de las características importantes se encuentran la edad del árbol, su diámetro a la altura del pecho (DAP), su estado (vivo o muerto) y su dureza (Conner y O'Halloran 1987, Schepps et al. 1999, Büttler et al. 2004). Sin embargo, una de las

características más importantes para los sitios de anidación de los pájaros carpinteros parece ser el diámetro de los troncos en donde excavan sus cavidades, que esta asociado directamente a la edad del árbol (Conner y O'Halloran 1987; Rudolph y Conner 1991). Un estudio realizado con el pájaro carpintero en peligro de extinción, *Picoides borealis*, muestra que esta ave selecciona los pinos de mayor diámetro y más antiguos para excavar sus sitios de anidación, siendo estos árboles de 80 a 100 años de edad (Rudolph y Conner 1991).

La condición del árbol en estado vivo o muerto también puede ser un factor importante en su uso para la excavación de los nidos de los pájaros carpinteros, aunque la mayoría de las veces se encuentran en árboles muertos o en ramas en descomposición (Schepps et al. 1999). La excavación de un nido dependerá de la especie del árbol y su dureza. En zonas templadas de Estados Unidos y el Norte de Europa como Arizona y Suecia, los álamos como *Populus tremula* y *Populus tremuloides*, son los más utilizados para los nidos de carpinteros (Li y Martin 1991, Nilsson 1991, Schepps et al. 1999). En Arizona, los álamos constituían 88% de los árboles excavados para anidar por los pájaros carpinteros (Li y Martin 1991). De igual manera, en Suecia, los álamos y los pinos presentaron mayor frecuencia de uso para anidar por el pájaro carpintero *Dryocopus martius* (Nilsson 1991). Schepps et al. (1999) mostraron que en Arizona, los álamos utilizados por los pájaros carpinteros presentaban una menor dureza que las especies de árboles que se encontraban a su alrededor. En el caso de los nidos construidos sobre árboles vivos, los pinos pueden secretar resinas al ser excavados, las cuales disminuyen la probabilidad de depredación al impedir el acceso de los depredadores como serpientes, boas y ardillas (Schaefer y Saenz 1998, Winkler y Christie 2002, Conner et al. 2004). Por otro lado, la construcción de nidos sobre árboles

mueritos se encuentra relacionada estrechamente con su dureza y su estado de putrefacción (Schepps et al. 1999).

Frecuentemente, los carpinteros utilizan maderas blandas para la excavación de sus cavidades (Stauffer y Best 1980, Martin 1993, Schepps et al. 1999) y esta condición puede desarrollarse con ayuda de organismos desintegradores. La descomposición del duramen de los árboles, la cual suaviza la madera, se incrementa con la edad del árbol (McClelland y McClelland 1999). Los hongos desintegradores son de vital importancia, ya que provocan que la parte central del tronco disminuya su dureza. Los mismos carpinteros pueden llevar a cabo un papel en la descomposición, existiendo una relación carpintero-hongo dónde los carpinteros al forrajear y llevar el hongo en sus picos, depositan el hongo en otros árboles y permite el desarrollo de características adecuadas para la excavación de las cavidades para anidar (Conner et al. 1976, Farris 2004, Jackson y Jackson 2004).

Tipo de vegetación utilizada para forrajear

Los pájaros carpinteros generalmente forrajea en zonas arboladas donde consumen los insectos de la corteza (Conner 1980). Dentro de la estructura de los bosques, la altura y el estrato en que forrajea los pájaros carpinteros puede variar entre especies y en ocasiones entre sexos (Jackson 1970, Winkler y Christie 2002). Entre las características de los árboles que influyen en el forrajeo se encuentran la condición del árbol (vivo o muerto), la textura de su corteza y el diámetro del tronco del árbol (Conner 1980, Jones y Hunt 1996, Winkler y Christie 2002, Vergara y Schlatter 2004).

Se ha observado que los pájaros carpinteros forrajea con mayor frecuencia en árboles muertos, tocones o ramas en descomposición (Travis 1977, Aulén 1991, Murphy y Lehnhausen 1998, Conner et al. 1994, Vergara y Schlatter 2004), aunque

algunos carpinteros como *Picoides pubescens*, *Picoides villosus* y *Melanerpes erythrocephalus* forrajean con mayor frecuencia en árboles vivos (Conner 1980). Los árboles muertos utilizados son comúnmente los de mayor edad y presentan diámetro grande (Jones y Hunt 1996, Engstrom y Sanders 1997, Pasinelli y Hegelbach 1997, Doster y James 1998, Weikel y Hayes 1999, Zwicker y Walters 1999, Vergara y Schlatter 2004). Conner et al. (1994) observaron que la parte superior y la base de los tocones eran los sitios más utilizados para forrajear, posiblemente debido a que estas zonas existe mayor humedad, permitiendo la descomposición de la madera y el establecimiento de escarabajos de los cuales se alimentan. Se ha reportado también que son utilizadas las cortezas menos rugosas, ya que las rugosas presentan una densidad menor de escarabajos por las fisuras que presentan (Travis 1977, Carlson 1998). Por lo anterior, la disponibilidad de estos recursos por el deterioro en el hábitat, afectará a los pájaros carpinteros y las especies que dependen de las cavidades que realizan, para descansar o anidar, como cotorros, algunas aves paserinas, murciélagos y ardillas que son incapaces de excavar sus propias cavidades.

Efecto de modificación del hábitat sobre los carpinteros

La alteración de los bosques por la tala selectiva, manejo o pastoreo, tienen un impacto directo sobre la estructura de la vegetación y los organismos que la habitan. En el caso de las aves anidadoras de cavidades, el cambio de la estructura de la vegetación afecta las características óptimas de los árboles para excavar los nidos (Cockle et al. 2008, Cornelius et al. 2008). Frecuentemente en hábitats modificados, la densidad de árboles y la cantidad de árboles de diámetros grandes y tocones disminuye (Aleixo 1999, DeWalt et al. 2003, Fort y Otter 2004). Dicha modificación del hábitat puede influir

sobre la presencia y abundancia de las especies animales (Stratford y Stouffer 1999, Diaz et al. 2005).

La modificación de los bosques ha provocado una disminución de las poblaciones de pájaros carpinteros (Conner y Rudolph 1991, Virkkala et al. 1993, Carlson 1998). En el caso del carpintero *Dendrocopos leucotos*, el hábitat con condiciones adecuadas para su anidación se redujo en 75% en un periodo de 30 años, y el tamaño poblacional de los carpinteros disminuyó un 95% debido a la pérdida de árboles de gran tamaño y tocones con características óptimas para establecer sus sitios de anidación. Para mostrar esto, se evaluó la disminución temporal tanto de árboles deciduos como de pájaros carpinteros, donde encontraron una relación positiva en cuánto a la pérdida de hábitat y la disminución de poblaciones de carpinteros. Además mediante un modelo matemático mostraron que necesitan al menos el 13% del hábitat con las condiciones óptimas para su establecimiento, ya que debajo de esta proporción las poblaciones de pájaros carpinteros disminuyen drásticamente (Virkkala 1993, Carlson 2000). Lo anterior muestra que la falta de recursos arbóreos con características adecuadas para su anidación afectará directamente la reproducción de los anidadores de cavidades, por lo que son necesarios estudios que evalúen el efecto de la modificación del hábitat sobre la reproducción de estos organismos.

Deforestación del bosque seco en México

La constante transformación del hábitat ha causado que muchos tipos de vegetación disminuyan su cobertura vegetal a pequeña y gran escala (Skole y Trucker 1993, Ramankutty y Foley 1999, Trejo y Dirzo 2000, Lambin et al. 2003). En México, uno de los tipos de vegetación altamente amenazados es el bosque tropical seco (Murphy y Lugo 1986, Maass 1995). Este tipo de hábitat es de gran importancia ya que presenta

una gran biodiversidad y una alta concentración de endemismo de especies animales y vegetales (Ceballos 1995, Stoner y Timm 2004). En el bosque tropical seco se encuentra cerca del 60% de especies florísticas endémicas de México (Rzedowski 1991). En el caso de las aves el bosque seco alberga 18% de especies endémicas (Arizmendi et al. 2002). A pesar de su importancia, estudios enfocados en evaluar su estado y establecer bases para su manejo son escasos comparados con los bosques tropicales lluviosos (Mooney et al. 1995, Sánchez-Azofiefa et al. 2009). A nivel mundial, el bosque tropical seco se ha degradado y fragmentado a tasas mayores que el bosque tropical lluvioso (Miles et al. 2006).

Se estima que para 1990 en México, el 73% de la cobertura original de bosque tropical seco había sido alterada, con una tasa de transformación de 1.4% anual, y solo 27% se encontraba en estado conservado (Trejo y Dirzo 2000). A pesar de la importancia de este tipo de vegetación y su amenaza, es de los biomas menos protegidos del mundo (Miles et al. 2006). En la costa de Jalisco, el 26% del bosque seco ha sido alterado (Sánchez-Azofeifa et al. 2009). La transformación de este tipo de vegetación se debe principalmente a las actividades agrícolas, ganaderas y turísticas (Maass 1995, Trejo y Dirzo 2000). Por lo tanto, es esencial realizar estudios en este tipo de hábitat que consideren su transformación y el efecto sobre su biodiversidad dentro y fuera de áreas naturales protegidas, en el caso de este estudio en la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala, Jalisco.

Especies de carpinteros encontrados en el sitio de estudio

En el bosque seco de la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala se ha reportado la presencia de cuatro especies de pájaros carpinteros, *Campephilus guatemalensis*, *Dryocopus lineatus*, *Melanerpes chrysogenys* y *Picoides scalaris* (Arizmendi et al.

1990). *Campephilus guatemalensis* es uno de los carpinteros de mayor tamaño dentro de la familia Picidae, alcanzando tallas de 35-38 cm, mientras la segunda especie de talla grande es *Dryocopus lineatus* con 31-34 cm de longitud (Howell y Webb 1995, Peterson y Chalif 2008). Por otro lado *Melanerpes chrysogenys* y *Picoides scalaris* son especies de tamaño menor con longitudes de 19-22 cm y 14-19 cm, respectivamente (Howell y Webb 1995, Peterson y Chalif 2008).

Las especies grandes mencionadas se caracterizan por ser crestadas y presentar picos de color blanquecino o amarillento (Peterson y Chalif 2008). En el caso de *Campephilus guatemalensis* se reporta que su alimentación consiste principalmente de insectos de larvas de abejas, hormigas y en algunos casos fruta, con los cuales alimenta a sus polluelos sin regurgitarlos (Short 1991). La duración de su ciclo de anidación y el periodo de vuelo de sus polluelos no ha sido reportado (Short 1991, Winkler y Christie 2002). Para el caso de *Dryocopus lineatus*, se alimenta principalmente de hormigas y no existe información de su reproducción (Short 1991, Winkler y Christie 2002). Se ha reportado que el género *Melanerpes* incluye en su dieta gran cantidad de frutos además de insectos (Winkler y Christie 2002). En cuanto a sus características reproductivas, por lo general excavan sus nidos en troncos en descomposición o de diámetros grandes, aunque también se ha observado la anidación de *Melanerpes chrysogenys* en cactus columnares (Short 1982, Winkler y Christie 2002). Se ha reportado que la época de anidación para *Campephilus guatemalensis* termina a finales de Julio, para *Dryocopus lineatus* abarca un periodo de Febrero a Julio y para *Melanerpes chrysogenys* se presenta de Mayo a Julio (Short 1982a,b,c). Sin embargo para las especies de carpinteros en el sitio de estudio, muchos aspectos de su reproducción no han sido documentados, incluyendo las características de sus sitios de

anidación, el tamaño de puesta y de nidada, la duración de su periodo de incubación y la crianza de los pollos (Short 1982, Winkler y Christie 2002).

J U S T I F I C A C I Ó N

Debido a que existe poca información de los pájaros carpinteros en los bosques tropicales, de su ciclo reproductivo y su importancia de crear redes ecológicas, es necesario realizar estudios en ecosistemas tropicales que evalúen cómo la modificación del hábitat podría repercutir en su éxito reproductivo al considerar sus requerimientos de anidación.

H I P Ó T E S I S

Estudios en bosques templados indican que los pájaros carpinteros presentan mayor abundancia en bosques conservados, aunque en ocasiones algunos pájaros carpinteros usan hábitats perturbados para forrajear. En particular, los pájaros carpinteros utilizan árboles grandes para anidar y estos se encuentran en mayores cantidades en bosques conservados. Por lo tanto, en el presente estudio esperamos encontrar mayor densidad de los carpinteros en los bosques conservados disminuyendo sus densidades en hábitats modificados. Por otro lado, esperamos que las diferentes especies de pájaros carpinteros tengan requerimientos distintos para la realización de sus nidos, lo cual influya sobre su vulnerabilidad ante la modificación del hábitat.

O B J E T I V O S

1. Determinar la densidad de aves anidadoras primarias de cavidades en sitios con vegetación conservada del bosque caducifolio y subcaducifolio, además de una zona modificada a un palmar manejado.

2. Evaluar las características de las cavidades excavadas como nidos por los pájaros carpinteros de gran tamaño (*Campephilus guatemalensis* y *Dryocopus lineatus*) y de pequeño tamaño (*Melanerpes chrysogenys*).
3. Determinar los aspectos reproductivos como el tamaño de puesta, periodo de incubación y cuidado de los polluelos para las especies de este estudio.

M É T O D O

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala y sus alrededores, en la costa de Jalisco. El clima es tropical subhúmedo con un promedio anual de 770 mm de precipitación, del cual el 86% ocurre durante los meses de junio a octubre, con una prolongada época seca de noviembre a mayo (Bullock 1986). En el área predomina el bosque tropical seco, que consiste de vegetación caducifolia por los lomeríos y subcaducifolia en los valles y cañadas húmedas (Lott y Atkinson 2002). La zona de influencia de la reserva esta constituida por propiedades privadas y ejidales donde se realizan actividades de ganadería y agricultura (Maass 1995). Se realizó el estudio en sitios con tres tipos de vegetación: bosque caducifolio y subcaducifolio conservado, y un área modificada a palmar. Los dos tipos de bosque se encuentran dentro de la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala, dónde la vegetación no ha sufrido una alteración antropogénica. Por otro lado, la zona modificada es una región que anteriormente contenía vegetación de bosque subcaducifolio y fue transformada a

un sitio de palmar (*Cocos nucifera*), este sitio se encuentra en las afueras de la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala.

Densidad de aves excavadoras de cavidades

Para determinar la densidad de aves anidadoras primarias de cavidades en los tres tipos de vegetación se hicieron censos por medio de puntos de conteo por distancia (Bibby et al. 1992). Se realizaron 22 puntos para cada tipo de vegetación, teniendo en total 66 puntos de conteo. Los censos se llevaron a cabo por las mañanas, de 07:00 a 10:30 horas, periodo de mayor actividad de las aves, y los puntos fueron separados una distancia de 300 m, con una duración de 10 minutos de conteo en cada punto (Ralph 1996). Los censos y observaciones de nidos se llevaron a cabo durante la temporada seca de febrero a junio de 2010 y 2011.

En los censos se registraron tres especies de carpinteros *Campephilus guatemalensis*, *Dryocopus lineatus* y *Melanerpes chrysogenys*. La especie pequeña *Picoides scalaris* no fue considerada en este estudio ya que durante los censos solo fue registrada tres veces y no se encontró ningún nido de esta especie, esto puede deberse a que ha sido catalogada como una especie escasa en el sitio de estudio (Arizmendi et al. 1990). Para cada uno de los pájaros carpinteros encontrados se anotó el número de individuos, la especie, la forma de detección (visual o auditiva) y la distancia del observador al ave. La distancia al ave fue registrada utilizando un telémetro láser (Yardage Prosport 450), estimando la distancia a partir de su sitio inicial dónde se observó el ave (Bibby et al. 1992, Buckland et al. 1993). En el caso de ser escuchada, se localizó un objeto cercano hacia donde se producía la vocalización y tomándolo como referencia se estimó la distancia con el telémetro láser.

Características de cavidades excavadas como nidos

En cada zona muestreada se realizó una búsqueda de nidos excavados por los carpinteros. Para la búsqueda se tomaron en cuenta características conductuales como los llamados de cambio de pareja cuando estaban incubando, o el picoteo al inicio de la formación del nido. Cada uno de los nidos encontrados fueron georeferenciados, registrando la especie de carpintero que se encontraba en la cavidad, además de la especie de árbol donde se encontraba el nido, su diámetro a la altura del pecho (DAP), y su condición (vivo/muerto).

Adicionalmente, se registraron las características de la cavidad excavada como nido incluyendo su altura del suelo, el diámetro de la entrada de la cavidad, el diámetro del soporte donde se encontraba la cavidad, y la profundidad de la cavidad. La altura de la cavidad fue medida utilizando un tubo telescópico medidor de árboles, extendible a 15 m. Para poder medir la profundidad de las cavidades, se adaptó en la punta del tubo extendible un plomo conectado a una caña y carrete de pescar. Una vez introducido la punta del tubo extendible en la cavidad, se determinó la profundidad de la cavidad por la distancia que descendía el plomo. Además, se utilizó un dendrómetro digital Criterion RD 1000 para medir el diámetro de la entrada de la cavidad y del soporte cuando no fue posible medirlo manualmente.

Comportamiento de anidación y parámetros reproductivos

Se realizaron observaciones del comportamiento de anidación para 46 nidos de carpinteros durante las etapas de construcción del nido, incubación y cuidado de los polluelos (*C. guatemalensis* n= 12, *D. lineatus* n= 9, *M. chrysogenys* n= 27). El tiempo total de observación fue de 121.7 horas: 17.8 hrs en la construcción, 46.3 hrs en la incubación y 52.1 hrs durante la alimentación de los polluelos. Para cada etapa los nidos

fueron observados por las mañanas, desde 07:30 a 10:30 hrs y ocasionalmente en la tarde de 17:30 a 20:30 hrs. Durante la construcción del nido se registró el sexo del adulto, el intervalo de tiempo al realizar el cambio entre la pareja y los días totales de la construcción del nido. En el periodo de incubación se registró el tiempo que permanecían en la cavidad los adultos y las veces que realizaban cambios de pareja. Finalmente al eclosionar los huevos se registraron el número de visitas realizadas por los padres para alimentarlos y el sexo del adulto que llevaba el alimento a los polluelos. Adicionalmente, los nidos accesibles se revisaron con una cámara inalámbrica (Defender PHOENIX 1), la cual fue colocada a la punta del tubo extensible e introducida al interior de la cavidad para registrar el número de huevos y pollos. Se dio seguimiento a los nidos para determinar si eran depredados o exitosos. Se consideraba que un nido era depredado cuando al revisar el nido se encontraban cascarones en la base del árbol del nido, plumas de otras aves dentro del nido ó cuando en la revisión previa se observaban pollos en una etapa de desarrollo que aún no podían volar y a la siguiente revisión no se encontraba ningún polluelo dentro de la cavidad.

Análisis de datos

Para evaluar la densidad de pájaros carpinteros en los tres tipos de vegetación se usó el programa *Distance 6.0* (Buckland et al. 1993, Thomas et al. 2009). Este programa obtiene densidades del objeto de estudio a partir de datos exactos de las distancias de los individuos o agrupaciones censados. Tomando estas medidas los datos son sometidos a modelos de detección (uniform, half-normal, Hazard rate y exponential) y de expansión (cosine, simple polynomial o hermite polynomial) dónde *Distance* al analizar la distribución de los datos muestreados elige el modelo más robusto, al cual se ajustan los datos y es representado por aquel que presenta el menor valor de AIC

(Criterio de Información de Akaike). Se determinó la densidad de la comunidad de pájaros carpinteros (incluyendo las tres especies en conjunto) para cada uno de los tres tipos de vegetación. Además, se estimó la densidad de cada especie de carpintero por separado (*Melanerpes chrysogenys*, *Campephilus guatemalensis* y *Dryocopus lineatus*) en los tres tipos de vegetación.

Los modelos a los que se ajustaron los análisis de la comunidad fueron uniforme-coseno para el bosque subcaducifolio (AIC= 217.5) y exponencial negativo-coseno para el bosque subcaducifolio (AIC=246.2) y el palmar (AIC= 431.5). Para el caso de las estimaciones de densidad de carpinteros por especie y sus diferentes tipos de vegetación el modelo al que se ajustaron los datos fue uniforme-coseno, excepto para el caso de *D. lineatus* en el bosque subcaducifolio el cual se ajustó al modelo exponencial negativo-coseno. Para la estimación de las densidades se calcularon los intervalos de confianza al 95%.

Para analizar las características de las cavidades excavadas como nidos por carpinteros, se evaluó la normalidad de los datos mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Los datos presentaron una distribución normal para las características de altura de la cavidad ($K-S_{37} = 1.1, P = 0.18$), diámetro de la entrada ($K-S_{35} = 0.59, P = 0.88$), diámetro del soporte ($K-S_{31} = 1.1, P = 0.21$) y profundidad ($K-S_{31} = 0.56, P = 0.91$), mientras el DAP de los árboles presentó una distribución normal después de su transformación logarítmica ($K-S_{30} = 1.3, P = 0.06$). Por lo tanto, se compararon las características de las cavidades excavadas entre las tres especies de carpinteros mediante una prueba de ANOVA de una vía con análisis post hoc de Tukey. Las características descriptivas de las cavidades se reportan con promedio y desviación estándar, utilizando un $\alpha = 0.05$ para las pruebas estadísticas. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS 17.0.

RESULTADOS

Densidad de aves excavadoras de cavidades

La densidad de carpinteros en los tres hábitats fue distinta. Considerando las tres especies de carpinteros en conjunto, se encontró la mayor densidad en la zona modificada a palmar (1.6 carpinteros/ha), seguido por el bosque subcaducifolio (0.22 carpinteros/ha) y con la menor densidad de 0.14 carpinteros/ha en el bosque caducifolio. Dado que los intervalos de confianza no se sobrelapan entre sí, la densidad de carpinteros fue significativamente mayor en la zona modificada del palmar que en los bosques conservados (Fig 1).

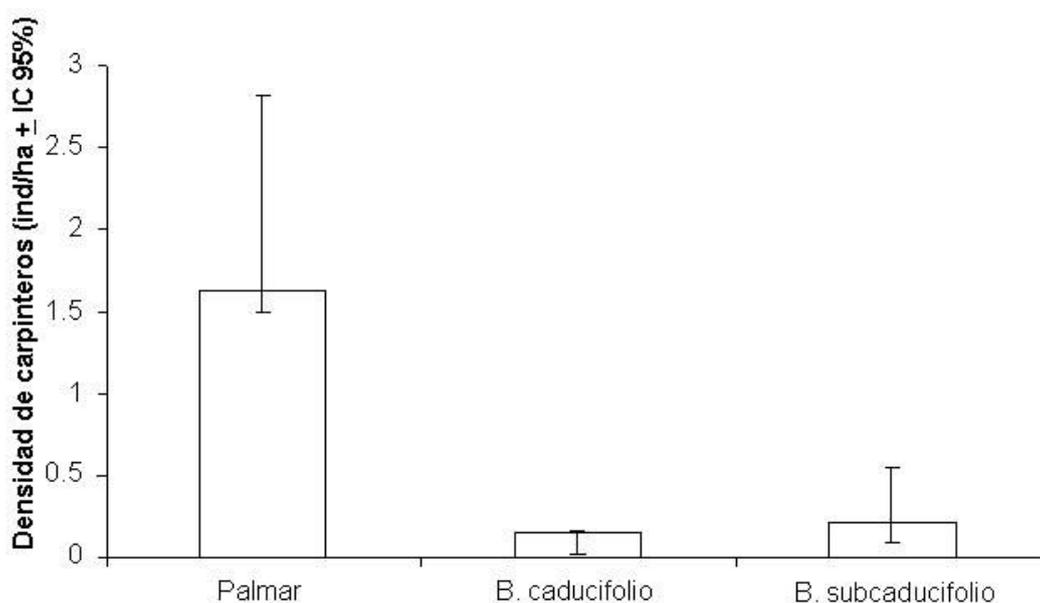


Fig. 1. Estimaciones de densidad con intervalos de confianza de 95% para la comunidad de carpinteros (*C. guatemalensis*, *D. lineatus* y *M. chrysogenis*) en tres tipos de vegetación.

Sin embargo, al analizar las densidades por especie de carpintero se encontró que la alta

densidad de carpinteros en la zona del palmar fue principalmente debido a *M. chrysogenys* (Tabla 1), que presentó una densidad significativamente mayor en el palmar comparado con los bosques conservados (Fig 2). En cambio, *C. guatemalensis* y *D. lineatus* tuvieron mayores densidades en el bosque subcaducifolio conservado (Tabla 1). En particular, *C. guatemalensis* presentó significativamente mayor densidad en el bosque tropical subcaducifolio comparado con los otros tipos de vegetación (Fig 2).

Tipo de vegetación	<i>Melanerpes chrysogenys</i>		<i>Campephilus guatemalensis</i>		<i>Dryocopus lineatus</i>	
	Densidad	Modelo	Densidad	Modelo	Densidad	Modelo
	(ind/ha)	AIC	(ind/ha)	AIC	(ind/ha)	AIC
Caducifolio	0.13	139.7	0.03	35.4	0.09	34.6
Subcaducifolio	0.09	133.1	0.08	39.5	0.19	62.3
Palmar	2.05	381.9	0.02	28.7	0.03	17.0

Tabla 1. Densidad y AIC del modelo de mejor ajuste, para tres especies de carpinteros en tres tipos de vegetación del bosque tropical seco.

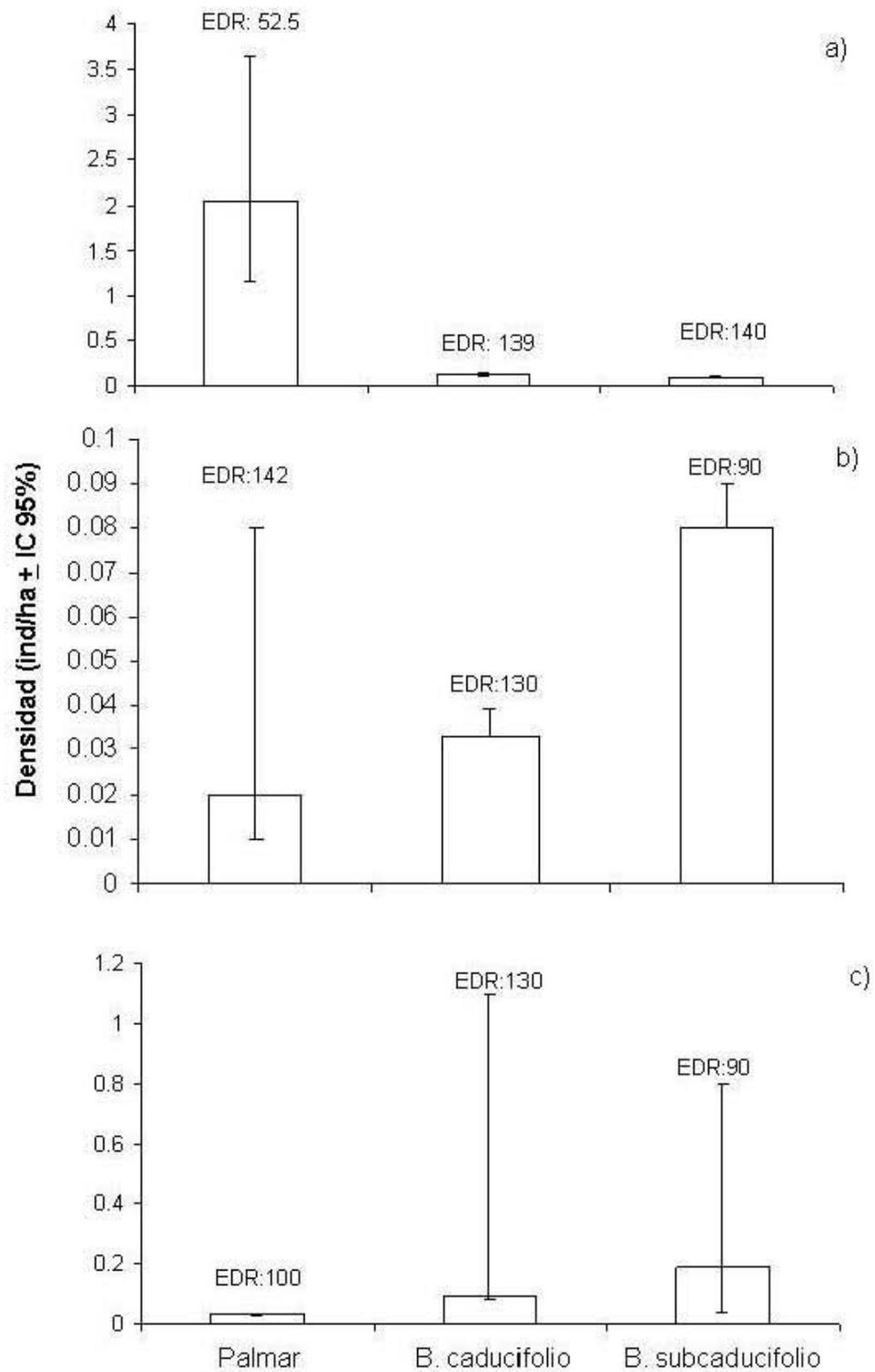


Fig. 2. Densidad con intervalos de confianza de 95% para a) *Melanerpes chrysogenys*, b) *Campephilus guatemalensis* y c) *Dryocopus lineatus* en tres tipos de vegetación del bosque tropical seco. EDR: Radio Efectivo de Detección.

Características de cavidades excavadas como nidos

Se localizaron un total de 50 nidos: 12 nidos de *Camphephilus guatemalensis*; 9 de *Dryocopus lineatus*, y 29 nidos de *Melanerpes chrysogenys*. Hubo diferencias significativas entre las tres especies de carpinteros en el diámetro de la entrada de la cavidad excavada ($F_{2,32} = 9.7, P < 0.001$) y su profundidad ($F_{2,28} = 17.6, P < 0.001$), siendo mayores para las dos especies de carpinteros grandes *C. guatemalensis* y *D. lineatus* (Tabla 2). Asimismo, *C. guatemalensis* presentó tendencia de utilizar árboles de mayor tamaño en su DAP y diámetro del soporte para anidar, aunque la diferencia no fue significativa (Tabla 2). Además en el caso de la altura, *M. chrysogenys* presentó los nidos mas altos alcanzando hasta los 20 m (Tabla 2). Considerando el estado del árbol dónde anidaron, los pájaros carpinteros grandes tuvieron mayor proporción de nidos en árboles muertos (*Campephilus guatemalensis*: 6 vivos y 8 muertos; *Dryocopus lineatus*: 3 vivos y 4 muertos), mientras que *Melanerpes chrysogenys* realizó sus nidos con mayor frecuencia en árboles vivos (22 árboles vivos y 7 muertos)

Característica	<i>M. chrysoyensis</i>	<i>C. guatemalensis</i>	<i>D. lineatus</i>	Nivel de significación
	$N = 29$	$n = 12$	$n = 9$	
DAP (cm)	35.1 ± 10.0	66.1 ± 70.4	22.4 ± 3.7	$F_{2,27} = 2.7, P = 0.08$
Altura de cavidad (m)	9.3 ± 4.4	8.3 ± 2.7	5.8 ± 1.2	$F_{2,34} = 1.5, P = 0.24$
Diámetro de la entrada	7.1 ± 1.8	10.0 ± 1.7	8.9 ± 0.6	$F_{2,32} = 9.7, P < 0.001$
Diámetro del soporte	25.3 ± 5.4	32.5 ± 12.2	22.3 ± 5.5	$F_{2,28} = 3.1, P = 0.06$
Profundidad	18.7 ± 9.7	31.8 ± 8.4	49.0 ± 12.9	$F_{2,28} = 17.6, P < 0.001$

Tabla 2. Características promedio (\pm DE) de cavidades excavadas como nidos por *C. guatemalensis*, *D. lineatus* y *M. chrysoyensis*.

Conducta de anidación de los carpinteros

La temporada reproductiva de los pájaros carpinteros se presentó durante la época seca, con un ligero desfase temporal en su anidación entre las tres especies. En el caso de *C. guatemalensis* y *D. lineatus*, la temporada total de anidación fue desde el 14 de febrero hasta el 05 de mayo ($n = 21$ nidos). Por otro lado, la temporada total de anidación de *M. chrysogenys* se extendió desde el 21 de febrero hasta el 16 de julio ($n = 29$ nidos). Durante este periodo apreciamos varias etapas, desde la construcción del nido, hasta la partida del nido de los volantones.

Al inicio de la temporada reproductiva los carpinteros fueron observados defendiendo su territorio contra intrusos inter e intraespecíficos. La defensa de territorio se observó cuando una ardilla se encontraba cerca del nido de *C. guatemalensis* y la pareja de carpinteros la persiguió tratando de atacarla por alrededor de 4 min hasta que la ardilla salió del sitio. En tres ocasiones en dos nidos fue observado el ataque de *M. chrysogenys* contra individuos de *C. guatemalensis* al acercarse a los árboles donde se encontraba su nido. Las interacciones intraespecíficas en defensa por territorio se observaron frecuentemente en nidos de *M. chrysogenys* ($n = 7$ interacciones).

Los inicios de construcción del nido de *D. lineatus* y *C. guatemalensis* fueron registrados del 14 de febrero al 13 de abril ($n = 4$ nidos). Por otro lado, para *M. chrysogenys* se observó el inicio de la construcción de nidos desde el 21 de febrero al 12 de abril ($n = 10$ nidos). Ambos sexos realizaron la excavación de la cavidad, cada individuo trabajando de 15 a 30 min en la construcción del nido hasta el relevo por su pareja ($n = 11$ observaciones). Al realizar el relevo, la pareja realizaba llamados para indicar que estaba a punto de dirigirse a la cavidad y reemplazar a su pareja para continuar la construcción. El tiempo total aproximado de la construcción del nido fue

de tres semanas ($n = 3$ nidos). En ocasiones, la cavidad fue abandonada durante la etapa de construcción ($n = 5$ nidos).

En el caso de *M. chrysogenys*, al término de la construcción se presentó un periodo de 15 ± 1.4 días de cuidado de la cavidad antes de la puesta de huevos ($n = 2$ nidos). Durante el cuidado de la cavidad, la pareja forrajeaba en árboles cercanos a la cavidad y llegaban a acercarse al árbol de la cavidad pero nunca se introducían a la cavidad. Asimismo, no permitían el acercamiento de otros carpinteros a su cavidad. En el caso de que un intruso se aproximara, la pareja emitía vocalizaciones y se aproximaban a su árbol. Durante esta etapa de cuidado de la cavidad, se observó cuatro veces en un nido de *M. chrysogenys* que el macho se quedaba a dormir dentro de la cavidad durante la noche, posiblemente para evitar que otro individuo la ocupara.

Posterior al periodo de construcción del nido las parejas comenzaron la puesta de huevos e incubación. Al igual que para la construcción de la cavidad, ambos sexos realizaron la incubación de los huevos durante el día. Para estimar el tiempo de cada una de las actividades durante el ciclo reproductivo, se tomaron en cuenta los intervalos de tiempo de las observaciones realizadas a partir que se registraba el primer cambio de pareja al llegar al punto de observación. Cada sesión de incubación de *C. guatemalensis* duró un promedio de 46.4 ± 14.6 min (rango 30 - 70 min, $n = 10$) antes de realizar el cambio de pareja, mientras para *M. chrysogenys* esto fue de 31 ± 14.1 min (rango 18 - 60 min, $n = 12$). Al realizar el cambio de pareja, el individuo que se encontraba fuera del nido emitía vocalizaciones y posteriormente su pareja salía de la cavidad. Antes de entrar a la cavidad para hacer el relevo, el carpintero generalmente se perchaba en la entrada de la cavidad y metía y sacaba varias veces su cabeza por la entrada. Durante la noche, fue el macho quien permanecía dentro de la cavidad incubando los huevos en el caso de ambos *M. chrysogenys* y *D. lineatus* ($n = 7$ observaciones). En el caso de *D.*

lineatus, antes de introducirse a la cavidad por las noches realizaba varias secuencias de tamborileo, probablemente para marcar su territorio. La duración total del periodo de incubación fue de 27.8 ± 7.4 días ($n = 5$ nidos).

Una vez eclosionados los huevos, ambos sexos participaban en el cuidado parental al alimentar a los polluelos. Los padres forrajeaban en árboles cercanos al nido y se pudo observar que llevaban principalmente grillos (orden Orthoptera, familia Gryllidae), arañas (clase Aracnida, familia Araneidae) y cucarachas (clase Insecta, orden Blattodea) para alimentar a los pollos ($n = 32$ observaciones). Dependiendo de la etapa de desarrollo de los polluelos las visitas de los padres para alimentarlos varió. En la etapa temprana del desarrollo de los pollos las visitas de alimentación por los padres fueron espaciadas, siendo cada 52 ± 24 min (rango 20 - 81 min, $n = 7$) para *D. lineatus* y cada 33.7 ± 13.9 min (rango 15 - 60 min, $n = 9$) para *M. chrysogenys*. En esta etapa entre cada visita uno de los adultos se quedaba siempre dentro de la cavidad. El adulto que se encontraba fuera de la cavidad realizaba vocalizaciones y picoteos cuando estaba a punto de visitar el nido, sin embargo las vocalizaciones eran menores comparadas con el periodo de incubación. El adulto que entraba al nido para alimentar a los polluelos, en varias ocasiones se quedaba asomado por la entrada de la cavidad, hasta que llegaba su pareja a reemplazarlo.

En la etapa tardía del desarrollo de los pollos, los adultos ya no permanecían dentro del nido con los polluelos cada vez que los alimentaban. Asimismo, al avanzar la etapa de desarrollo, las visitas de alimentación por los padres fueron más frecuentes, siendo cada 21 ± 15.5 min (rango 1 - 38 min, $n = 9$) para *D. lineatus*, mientras que para *M. chrysogenys* a tres días antes de volar los pollos, los padres los alimentaban en promedio cada 4.7 ± 4 min (rango 1 - 16 min, $n = 27$). Cabe destacar que para el caso de *M. chrysogenys* en la etapa final de crianza de los pollos, la hembra realizó más visitas

(6.6 ± 3.8 visitas/hora; rango 1 – 11 visitas/hora) para alimentar a los pollos que el macho (4 ± 1.3 visitas/hora; rango 2 – 6 visitas/hora). La duración del periodo de crianza de los pollos en el nido fue de 26.2 ± 2.4 días ($n = 5$ nidos).

Poco antes de volar del nido, los polluelos empezaron a asomarse a la entrada de la cavidad (4 nidos *M. chrysogenys*; 1 nido *C. guatemalensis*; 1 nido *D. lineatus*). En ocasiones, los pollos sacaban medio cuerpo por la entrada de la cavidad y comenzaban a realizar vocalizaciones en respuesta a las vocalizaciones de los adultos. Se logró observar el momento de dejar el nido para tres crías en un nido de *M. chrysogenys*. Durante la mañana del día 19 de junio del 2011, los adultos llevaban alimento a los tres pollos en el nido, y los polluelos realizaban vocalizaciones constantes, ocasionalmente siendo contestados por los adultos. A las 10:37 hrs, un pollo asomaba su cabeza a la entrada de la cavidad, sacando medio cuerpo y poco a poco subía hasta la orilla de la cavidad. A las 10:39 hrs, el pollo tomó vuelo por primera vez, dejando la cavidad y posándose en un árbol a 8 metros del nido, sobre una rama a 6 metros del suelo. Después de un intervalo de 2 min, el segundo pollo también voló del nido perchando en el mismo árbol que su hermano. Posterior al vuelo de los dos polluelos, el macho llegó a la entrada de la cavidad a las 10:43 hrs con una araña en el pico. Sin embargo, únicamente metió su cabeza por la entrada de la cavidad y luego voló desde el nido al árbol donde estaban los dos pollos volantes y alimentó con la araña a uno de los volantes. A las 10:57 hrs, ambos volantes volaron hacia el oeste con los padres. El tercer pollo voló del nido en la mañana del día siguiente.

Después de que los pollos dejaron el nido se observaron grupos familiares donde aún los polluelos eran alimentados por sus padres pico a pico. Además, la familia continuó utilizando la cavidad del nido como dormitorio. Durante la noche, se observó para uno de los nidos de *M. chrysogenys* que el macho adulto acompañó a dos de los

polluelos al nido donde nacieron. Para *C. guatemalensis* y *D. lineatus*, se observó que al atardecer ambos padres acompañaron a su único pollo de regreso a la cavidad, donde la cría se metía a dormir, mientras los padres dormían afuera en árboles cercanos ($n = 5$ observaciones).

Parámetros reproductivos

De los 12 nidos de *C. guatemalensis*, 4 nidos fueron exitosos, y 6 nidos depredados. Otros 2 nidos de *C. guatemalensis* fueron abandonados después de la construcción del nido ya que no se observó puesta de huevos. Asimismo, *C. guatemalensis* presentó un tamaño de nidada promedio de 1.8 ± 0.84 crías (rango 1 – 3 crías, $n = 5$). Para *D. lineatus*, un nido fue abandonado, tres nidos depredados y tres nidos fueron exitosos. *D. lineatus* presentó un tamaño de nidada promedio de 1.4 ± 0.55 crías (rango 1 – 2 crías, $n = 5$). Finalmente para *M. chrysogenys* 9 nidos fueron exitosos, y 5 nidos fueron abandonados antes de la puesta de huevos. Otros 5 nidos fracasaron por diversas razones: 2 nidos fueron ocupados por anidadores de cavidades secundarios (una ardilla y un ave paseriforme), un nido fue destruido por el viento, y dos nidos se inundaron por la lluvia. *M. chrysogenys* presentó un tamaño de nidada promedio de 2.2 ± 1.3 crías (rango 1-4 crías, $n = 5$).

DISCUSIÓN

Densidad de carpinteros en los distintos hábitats

En el presente estudio se encontraron diferencias en la densidad de las tres especies de carpinteros en los hábitats conservados y el alterado. En particular, el carpintero pequeño *M. chrysogenys* mostró una densidad significativamente mayor en la zona

modificada al palmar, mientras que los carpinteros grandes *C. guatemalensis* y *D. lineatus* tuvieron mayores densidades en el bosque subcaducifolio. Esto indica que solo algunas especies tienen la capacidad de modificar sus hábitos ante las perturbaciones del hábitat, así como explotar los recursos disponibles en zonas alteradas.

Algunas especies de aves podrían establecerse en hábitats modificados para explotar abundancias temporales en recursos alimenticios (Mitra y Sheldon 1993, Styring y bin Hussin 2004). Por lo general, las especies pequeñas generalistas son beneficiadas por la abundancia de recursos alimenticios de insectos y larvas de plantas oportunistas, mientras que las especies especialistas son afectadas negativamente por la perturbación del hábitat (Carlson 2000, Styring e Ickes 2001, Roberge et al. 2008). La alta densidad del carpintero pequeño *M. chrysogenys* en la zona modificada a palmar, podría ser resultado de su habilidad para obtener su alimento de insectos y larvas de la corteza y hojas de las palmas vivas, cómo también al buscarlo en los parches de vegetación original que aún persisten. Se ha observado que pájaros carpinteros pequeños como *Picoides pubescens* (17cm) y *Melanerpes erythrocephalus* (24cm) pueden variar su forma de forrajeo siendo a diferentes alturas, en tocones, en ramas delgadas o troncos grandes (Travis 1977, Conner et al. 1994). Además la forma de forrajeo en ocasiones depende de la temporada estacional ya que el sitio y la concentración de los insectos que consumen varía (Travis 1977).

Otros estudios han encontrado que las especies de carpinteros de pequeño tamaño son los que explotan los recursos alimenticios y pueden establecerse en los hábitats modificados o cerca de claros (Conner y Adkisson 1977, Styring e Ickes 2001, Styring y bin Hussin 2004, Kumar et al. 2011). Mitra y Sheldon (1993) encontraron que a 10 años de la modificación del hábitat a una plantación de árboles exóticos en Borneo, el área modificada fue utilizada por varias especies de carpinteros de pequeño tamaño (13-30

cm). Asimismo, Rostald et al. (2000) mostraron que el carpintero *Picus viridis* (30 cm) utiliza zonas de cultivo y zonas conservadas debido a la presencia de hormigas de la cual se alimenta. De igual manera, *Meiglyptes tristis* (17-18 cm) se estableció en zonas taladas de 5 años debido a que en estas áreas crecen árboles en los que vive la hormiga que consume (Styring y bin Hussin 2004). Además, se han encontrado carpinteros que pueden alimentarse de distintos recursos según el hábitat donde se encuentren. Un ejemplo es *Sasia abnormis* (9cm) que en sitios conservados forrajea sobre los insectos de lianas mientras que en áreas talados consume los insectos de bambúes (Styring y bin Hussin 2004).

Por otro lado, los carpinteros grandes tienden a buscar su alimento en árboles viejos y grandes que han formado una corteza gruesa o en los tocones y ramas muertas (Jones y Hunt 1996, Engstrom y Sanders 1997, Pasinelli y Hegelbach 1997, Doster y James 1998, Weikel y Hayes 1999, Zwicker y Walters 1999, Vergara y Schlatter 2004). Estos recursos podrán ser más limitados en el palmar para los pájaros carpinteros, ya que es un monocultivo con grandes extensiones donde predomina un solo tipo de árbol (*Cocos nucifera*). Además, fenotípicamente, la palma al no tener ramificaciones hasta la parte superior, grandes áreas en estratos bajos, presentan una baja cobertura vegetal y sólo los fragmentos con vegetación nativa que aún persisten, presentan mayor densidad arbórea en estratos inferiores. La transformación del hábitat provoca un cambio en la vegetación con escasa cantidad de árboles grandes y tocones (Aleixo 1999, Virkkala et al. 1993, Wesolowski 1995, DeWalt et al. 2003, Winter et al. 2005, Czeszczewik y Walankiewicz 2006, Lammertink et al. 2009). Por lo tanto, podría ser que las especies de carpinteros grandes como *C. guatemalensis* y *D. lineatus* necesiten permanecer en sitios de bosque conservado donde pueden obtener sus recursos alimenticios. De igual manera estudios previos han encontrado mayor abundancia de los carpinteros grandes

en sitios de vegetación conservada con mayor densidad arbórea, árboles con grandes diámetros y tocones (García del Rey et al. 2009, Lammertink et al. 2009, Kumar et al. 2011).

Las bajas densidades de *C. guatemalensis* y *D. lineatus* en el área modificada de palmar concuerdan con estudios que han observado efectos negativos de modificación del hábitat sobre carpinteros grandes como *Dryocopus pileatus* (42 cm), *Dryocopus javensis* (48 cm) y *Mulleripecus pulverulentus* (51 cm), los cuales se encuentran ausentes o en bajas densidades en zonas manejadas (Conner y Adkisson 1977, Styring y Ickes 2001, Styring y bin Hussin 2004, Kumar et al. 2011). Gjerde et al. (2005) encontraron que dos especies de carpinteros de tamaño mediano *Dendrocopos leucotos* y *Picus canus* (25-27 cm), evitaban sitios con grandes extensiones de zonas modificadas a plantíos. Por lo tanto, aunque en ocasiones algunas especies pequeñas llegan a beneficiarse por las plantaciones exóticas, las especies grandes y medianas se pueden encontrar ausentes en este tipo de vegetación (Mitra y Sheldon 1993, Proenca et al. 2010).

Otro factor limitante para el establecimiento de los carpinteros grandes en la zona modificada al palmar podría ser su requerimiento de extensiones de vegetación natural mayores que los remanentes originales que aún persisten necesarios para su alimentación como para la construcción de sus nidos. Además, la distancia y la falta de conectividad entre los remanentes de vegetación nativa podrían estar limitando el establecimiento exitoso de *C. guatemalensis* y *D. lineatus* en la zona modificada. Varios aspectos de la estructura de la vegetación y el paisaje pueden influir en el establecimiento de los carpinteros, incluyendo el tamaño del parche (Wesolowski 1995, Kosinski 2006), su continuidad (Kossenko y Kaygorodova 2001) y la presencia de vegetación nativa (Barrientos 2010). Estudios previos han mostrado que el tamaño del

parche y su continuidad influyen principalmente en especies área-demandantes, como en el caso de *Dendrocopos medius* (Kossenko y Kaygorodova 2001, Kosinski 2006). En este sentido, los carpinteros de tallas mayores ocupan territorios de mayores dimensiones de 50-160 ha, que los carpinteros medianos o pequeños con territorios de 25 ha (Renken y Wiggers 1993, Doster y James 1998, Elchuk y Weibe 2003).

La disponibilidad de sustratos adecuados para la anidación también puede limitar el establecimiento de las especies en los hábitats perturbados o manejados. Los carpinteros generalmente utilizan árboles en descomposición y muertos para excavar sus nidos (Conner y O'Halloran 1987; Rudolph y Conner 1991; Schepps et al. 1999; Büttler et al. 2004). Además, entre los árboles de un sitio escogen aquellos que poseen maderas más blandas (Schepps et al. 1999). Las palmeras, al ser maderas blandas (Parthasarathy y Klotz 1976) podrían beneficiar el establecimiento de los carpinteros pequeños en la plantación durante su temporada reproductiva. Sin embargo, la homogeneidad de vegetación en la plantación de palmar podría reducir la disponibilidad de árboles grandes y muertos para la construcción de cavidades por los carpinteros de mayor tamaño. En el caso de otra especie de carpintero del mismo género, el carpintero pequeño de *Melanerpes erythrocephalus* utilizaba campos de golf debido a la presencia de tocones y ramas muertas, los cuales eran utilizados para la excavación de sus nidos (Rodewald et al. 2005). En conclusión, este estudio muestra como una especie pequeña de carpintero como *M. chrysogenys* puede realizar cambios ante la modificación de su medio explotando los recursos presentes en la zona, mientras que a los carpinteros grandes se les dificulta, observándolos en sus bajas densidades.

Características de los sitios de anidación

Las dimensiones de diámetro de la entrada y profundidad de las cavidades excavadas como nidos por los pájaros carpinteros fueron significativamente mayores para carpinteros grandes como *C. guatemalensis* y *D. lineatus* comparado con *M. chrysogenys*. Por otro lado, *C. guatemalensis* mostró tendencia a utilizar árboles de mayor tamaño para excavar sus nidos, aunque esto no fue significativamente distinto que para las otras especies de carpinteros estudiados. Las diferencias y semejanzas en las características de sus nidos podrían beneficiar o afectar a los pájaros carpinteros como también a los anidadores secundarios de cavidades.

Las diferencias en diámetro de entrada y profundidad de las cavidades excavadas por parte de las diferentes especies de carpinteros podrían influir en la probabilidad de depredación de los nidos durante la época reproductiva, donde los nidos con menor profundidad tendrían mayor susceptibilidad a ser depredados. Por otro lado, dichas características podrían beneficiar directamente a los anidadores de cavidades secundarios, al presentarse una mayor diversidad de cavidades que podrían ocupar una vez que la cavidad está disponible (Peterson y Gauthier 1985, Kerpez y Smith 1990b, Johnsson et al 1993, Bonar 2000, Aitken et al. 2002, Lucan et al. 2009). Además el considerar las características de las cavidades de los carpinteros de este estudio se podría tener una idea de los anidadores secundarios de cavidades que podrían estar usando la cavidad (Kerpez y Smith 1990a). Se ha observado que los anidadores secundarios de cavidades escogen las cavidades en relación al volumen interno de la cavidad y el diámetro de la entrada (Peterson y Gauthier 1985, Rudolph et al. 1990; Sedgwick y Knopf 1990, Aitken et al. 2002). De estas características prefieren las cavidades de diámetro más pequeñas y más profundas probablemente para disminuir el riesgo de depredación o que sean tomadas por especies más grandes (Peterson y

Gauthier 1985, Stewart y Robertson 1999, Wesolowski 2002). También se ha reportado que profundidades y volúmenes internos mayores les permiten establecer puestas más grandes, lo cual podría influir en su éxito reproductivo (Slagvold 1989).

La tendencia de *C. guatemalensis* a utilizar árboles de mayor diámetro para anidar podría ser una limitante importante para el establecimiento exitoso de sus poblaciones en hábitats alterados donde los árboles grandes son retirados o se encuentran en pequeñas proporciones. Estudios realizados con carpinteros grandes indican que generalmente escogen árboles grandes para anidar y forrajear, por lo que la modificación del hábitat ha ocasionado que sus poblaciones declinen drásticamente (Lammertink et al. 1996, 2009). El caso extremo de éste fenómeno es la extinción de *Campephilus imperialis* asociada principalmente a la modificación del hábitat y la disminución de árboles muertos y grandes utilizados para anidar y forrajear (Lammertink et al. 1996, 2011, Arita 2006).

En cuanto a la condición del árbol que utilizaron los carpinteros en este estudio, la mayoría de los nidos de los carpinteros pequeños (*M. chrysogenys*) fueron contruidos en árboles y palmeras vivas, mientras que los carpinteros grandes (*C. guatemalensis* y *D. lineatus*) construyeron sus nidos principalmente en árboles o ramas muertas. El uso de estos sustratos para construir sus nidos podría deberse a que poseen maderas blandas. La preferencia de los carpinteros grandes por árboles muertos puede repercutir a largo plazo en sus poblaciones ya que la descomposición de los árboles se realiza a una velocidad mayor en los trópicos que en zonas templadas, potencialmente reduciendo su disponibilidad (Gibbs et al. 1993). Además, en zonas manejadas existe una menor disponibilidad de árboles muertos en pie a diferencia de áreas conservadas (McComb y Muller 1983, McGee y Nyland 1999, DeWalt et al. 2003, Styring y bin Hussin 2004). Cabe destacar que también puede haber una preferencia por anidar en

árboles nativos ya que en sitios con plantas exóticas introducidas, los carpinteros utilizaron árboles nativos para la construcción de sus nidos a pesar de que las especies exóticas presentaron mayores dimensiones (Barrientos 2010). Por lo tanto, el uso de árboles muertos en pie y la tendencia de utilizar árboles de mayor tamaño para anidar por los carpinteros grandes podría influir sobre su habilidad de establecerse en los sitios modificados o manejados y tendría repercusiones para las características de las cavidades disponibles para los anidadores secundarios de cavidades en hábitats modificados.

Aspectos reproductivos e implicaciones sobre los anidadores de cavidades

En este estudio se determinaron aspectos del ciclo reproductivo para tres especies de carpinteros del bosque tropical. Éste mostró que el tiempo aproximado de la construcción del nido es de tres semanas, con un periodo de incubación de los huevos de 27 días, además de 26 días de cuidado de los polluelos. Teniendo un tiempo total desde la construcción hasta la salida de los pollos de aproximadamente dos meses y medio.

La conducta e inversión parental durante el ciclo reproductivo de los carpinteros de este estudio fue similar a lo observado para otras especies de carpinteros. Se observó que ambos sexos contribuyen en la construcción de la cavidad, la incubación diurna de los huevos y el cuidado de los polluelos, como ha sido reportado para otras especies de carpinteros (Skutch 1969, Miller y Bock 1972, Jackson 1976, Kilham y O'Brien 1979, Short 1991, Winkler y Christie 2002). Asimismo, los adultos incrementan el tiempo de visitas para alimentar a los polluelos pocos días antes de dejar el nido y al dejarlo se observan grupos familiares forrajeando, como ha sido observado para el carpintero *Dendrocopos nuttallii* (Miller y Bock 1972).

Dentro de los aspectos poco conocidos para los pájaros carpinteros, como el tamaño de la puesta (Kilham y O'Brien 1979, Winkler y Christie 2002), nuestros resultados muestran que existe una variación entre los carpinteros grandes y el pequeño. Las nidadas fueron mayores para el carpintero pequeño *M. chrysogenys* comparado con los de mayor talla *D. lineatus* y *C. guatemalensis*. El éxito de anidación también fue mayor para *M. chrysogenys* comparado con las dos especies grandes de *C. guatemalensis* y *D. lineatus* los cuales tuvieron mayor depredación de sus nidos. El menor tamaño de puesta junto con mayor depredación de los nidos para los carpinteros grandes, y particularmente para *C. guatemalensis*, podría incrementar la vulnerabilidad de los carpinteros grandes a la perturbación. Por lo anterior, es necesario considerar aspectos de la modificación del hábitat y la historia de vida de las especies para determinar planes de manejo para la conservación de las especies de anidadores primarios de cavidades.

La alta tasa de modificación del hábitat (Murphy y Lugo 1986, Maass 1995, Trejo y Dirzo 2000, Miles et al. 2006) representa un serio problema tanto para anidadores primarios y secundarios de cavidades al disminuir los árboles con grandes diámetros y muertos en pie necesarios para su establecimiento y reproducción (Cockle et al. 2008, Cornelius et al. 2008). Los resultados de los censos de densidad de las diferentes especies de carpinteros en los distintos hábitats indican que la modificación afecta en mayor grado a los carpinteros grandes (*C. guatemalensis* y *D. lineatus*). La baja densidad de carpinteros grandes en el hábitat manejado del palmar, además de sus tamaños de nidada pequeños y necesidad de árboles muertos para anidar, podría influir sobre los anidadores de cavidades secundarios de gran tamaño al reducir la disponibilidad de cavidades grandes para su anidación. Asimismo, una menor diversidad en características de cavidades y los sustratos para anidar podría incrementar

la competencia interespecífica entre los anidadores de cavidades primarios y secundarios como también sólo entre anidadores secundarios para los sitios de anidación (Peterson y Gauthier 1985, Kerpez y Smith 1990b). Es importante tener presente que los anidadores de cavidades primarios grandes desempeñan un papel crítico dentro de una red de anidación ya que a pesar de que en ocasiones construyen una pequeña proporción de cavidades en una región, ellos son los únicos capaces de construir cavidades con dimensiones adecuadas para los anidadores de cavidades secundarios de grandes tallas (Bonar 2000).

CONCLUSIONES

Las especies de mayor tamaño corporal, como *C. guatemalensis* y *D. lineatus*, presentan densidades mayores en zonas conservadas.

La presencia de mayor densidad de *M. chysogenys* en el palmar muestra como las especies pequeñas pueden adaptarse a zonas modificadas utilizándolas como sitios reproductivos.

Los carpinteros grandes utilizaron una mayor proporción de árboles muertos en pie para anidar. Esto podría amenazar sus poblaciones ya que estudios han determinado que la modificación del hábitat reduce la abundancia de este tipo de árboles.

Debido a que la profundidad y el diámetro de los nidos estudiados difieren entre especies, el establecimiento de algunas especies de carpinteros en los sitios

modificados, puede afectar directamente las interacciones con otros anidadores de cavidades e incrementar la competencia interespecífica por las cavidades disponibles.

Dado que los carpinteros grandes presentan mayores densidades en bosques subcaducifolios conservados, tienen tamaño de nidada pequeña y requieren árboles grandes y/o muertos en pie para construir sus cavidades, implica que serán más vulnerables a la modificación o perturbación del hábitat en el área estudiada.

L I T E R A T U R A C I T A D A

- Aitken, K.E.H., K. L. Weibe, y K. Martin. 2002. Nest site reuse patterns for a cavity nesting bird community in interior British Columbia. *Auk* 119:391-402.
- Aleixo, A. 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic forest. *Condor* 101: 537-548.
- Arita, H.T. 2006. Esplendor y caída de un emperador. *Ciencias* 82: 12-15.
- Arizmendi, M. C., H. Berlanga, L. Marquez-Valdelamar, L. Navarajo, y F. Ornelas. 1990. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Cuadernos 4, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Arizmendi, M.C, L. Márquez-Valdelamar, y J.F. Ornelas. 2002. Avifauna de la region de Chamela, Jalisco. Pp: 297-306. En: *Historia Natural de Chamela*. Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M Quesada-Avenidaño (eds). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Aulén, G. 1991. Increasing insect abundance by killing deciduous trees: a method of improving the food situation for endangered woodpeckers. *Holarctic Ecology* 14: 68-80.
- Barrientos, R. 2010. Retention of native vegetation within the plantation matrix improves its conservation value for a generalist woodpecker. *Forest Ecology and Management* 260: 595-602.
- Bibby C., N. Burgess, D. Hill, y S. Mustoe. 1992. *Bird census techniques*. Academic Press.
- Bonar, R.L. 2000. Availability of pileated woodpecker cavities and use by other species. *Journal of Wildlife Management* 64: 52-59.

- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham, y J. L. Laake. 1993. Distance sampling. Estimating abundance of biological populations. Chapman and Hall, London.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. Arch. Met. Geoph. Biocl. (B) 36:297-316.
- Bütler, R., P. Angelstam, P. Ekelund, y R. Schlaepfer. 2004. Dead wood threshold values for the Three-toed Woodpecker presence in boreal and sub-alpine forest. Biological Conservation 119: 305-318.
- Carlson, A. 1998. Territory quality and feather growth in the White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*). Journal of Avian Biology 29: 205-207.
- Carlson, A. 2000. The effect of habitat loss on a deciduous forest specialist species: the White-backed woodpecker (*Dendrocopos leucotos*). Forest Ecology and Management 131: 215-221.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forests. Pp. 195-220 in Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (Eds.). Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cockle, K., K. Martin, y K. Wiebe. 2008. Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic forest, Argentina. Ornitología Neotropical 19: 269- 278.
- Conner, R. N. 1980. Foraging habitats of woodpeckers in southwestern Virginia. Journal of Field Ornithology 51: 119-127.
- Conner, R. N., y C.S. Adkisson. 1977. Principal component analysis of woodpecker nesting habitat. Wilson Bulletin 89: 122-129.
- Conner, R. N., S. D. Jones, y G. D. Jones. 1994. Snag condition and woodpecker foraging ecology in a bottomland hardwood forest. Wilson Bulletin 242-257.

- Conner, R. N., O.K. Miller, y C.X. Adkisson. 1976. Woodpecker dependence on trees infected by fungal heart rot. *Wilson Bulletin* 88: 575-581.
- Conner, R. N., y K.A O'Halloran. 1987. Cavity tree selection by Red-cockaded Woodpeckers as related to growth dynamics of southern pines. *Wilson Bulletin* 99: 398-412.
- Conner, R. N., y D.C. Rudolph. 1991. Forest habitat loss, fragmentation, and Red-cockaded Woodpecker populations. *Wilson Bulletin* 103: 446-457.
- Conner, R. N., D. C. Rudolph, D. Saenz, y R.H. Johnson. 2004. The Red Cockaded Woodpecker cavity tree: a very special pine. Pp. 407-411 En Ralph, C., Daniels, S.J., (eds) *Red cockaded woodpecker: road to recovery*. Blaine, WA: Hancock House Publishers.
- Cornelius, C., K. Cockle, N. Politi, I. Berkusky, L. Sandoval, V. Ojeda, L. Rivera, M. Hunter, y K. Martin. 2008. Cavity-nesting birds in neotropical forest: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitología Neotropical* 19: 253-268.
- Czeszczewik D., y W. Walankiewicz. 2006. Logging affects the white backed woodpecker *dendrocopos leucotos* distribution in the Bialowietza forest. *Annales Zoologici Fennici* 43: 221-227.
- DeWalt S. J., S.K.Miliakal, y J.S. 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.J. Armesto, S. Ried, K.E. Sieving, y M.F. Willson. 2005. Linking forest structure and composition: avian diversity in successional forest of Chiloe island, Chile. *Biological Conservation* 123: 91-101.

- Doster, R. H., y D.A. James. 1998. Home range size and foraging habitat of red cockaded woodpeckers in the Ouachita mountains of Arkansas. *Wilson Bulletin* 110: 110-117.
- Drever, M.C., K.A.H. Aitken, A.R. Norris, y K. Martin. 2008. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. *Biological Conservation* 141: 624-634.
- Elchuck, C.L., y K. L. Wiebe. 2003. Home range size of northern flickers (*Colaptes auratus*) in relation to habitat and parental attributes. *Canadian Journal of Zoology* 81: 954-961.
- Engstrom, R.T., y F.J. Sanders. 1997. Red-cockaded Woodpecker foraging ecology in an old growth longleaf pine forest. *Wilson Bulletin* 109: 203-217.
- Farris, K.L., M.J. Huss, y S. Zack. 2004. The role of foraging woodpeckers in the decomposition of Ponderosa Pine snags. *Condor* 106: 50-59.
- Fort, K. y K. A. Otter. 2004. Effects of habitat disturbance on reproduction in Black-capped Chickadees (*Poeceli Atricapillus*) in northern British Columbia. *Auk* 121: 1070-1080.
- Garcia del Rey, E., J. M. Fernandez-Palacios, y P. Gil-Muñoz. 2009. Intra-annual variation in habitat choice by an endemic woodpecker: Implications for forest management and conservation. *Acta Oecologica* 35: 685-690.
- Gibbs, J. P., M.L., Hunter, S.M. Melvin. 1993. Snag availability and communities of cavity nesting birds in tropical versus temperate forest. *Biotropica* 25: 236-241.
- Gjerde I., M. Saetersdal, y T. Nilsen. 2005. Abundance of two threatened woodpecker species in the relation to the proportion of spruce plantations in native pine forest of western Norway. *Biodiversity and Conservation* 14: 377-393.

- Howell, S.N.G., y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press.
- Jackson, J. A. 1970. A quantitative study of the foraging ecology of Downy Woodpeckers. *Ecology* 51: 318-323.
- Jackson, J.A. 1976. A comparison of some aspects of the breeding ecology of red headed and red bellied woodpecker in Kansas. *Condor* 78: 67-76.
- Jackson, J.A., y B. J. S. Jackson. 2004. Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity sites. *Condor* 106: 37-49.
- Johnsson, K., S.G. Nilsson, y M. Tjebberg. 1993. Characteristics and utilization of old black woodpecker *Dryocopus marinus* holes by hole nesting species. *Ibis* 135: 410-416.
- Jones, C.M., y H.E. Hunt. 1996. Foraging habitat of the Red-cockaded Woodpecker on the D'Arbonne National Wildlife Refuge, Louisiana. *Journal of Field Ornithology* 67: 511-518.
- Kerpez, T.A., y N.S. Smith. 1990a. Nest site selection and nest cavity characteristics of Gila woodpeckers and Northern Flickers. *Condor* 92: 193-198.
- Kerpez, T.A., y N.S. Smith. 1990b. Competition between European starlings and native woodpeckers for nest cavities in saguaros. *Auk* 107: 367- 375.
- Kilham, L., y P. O'Brien. 1979. Early breeding behavior of Lineated Woodpeckers. *Condor* 81: 299-303.
- Kosinski, Z. 2006. Factors affecting the occurrence of middle spotted and great spotted woodpeckers in deciduous forest- a case study of Poland. *Annales Zoologici Fennici* 43: 198-210.
- Kossenko, S.M., y E.Y. Kaygorodova. 2001. Effect of habitat fragmentation on distribution, density, and breeding performance of the middle spotted

- woodpecker *Dendrocopos medius* (Aves, Picidae) in the Nerussa-Desna Woodland. *Entomological Review* 81: Suppl. 1: 161-166.
- Kumar, R., G. Shahabuddin, y A. Kumar. 2011. How good are managed forests at conserving native woodpecker communities? A study in sub-Himalayan dipterocarp forest of northwest India. *Biological Conservation* 144: 1876-1884.
- Lambin, E.F., H. J. Geist, y E. Lepers. 2003. Dynamics in land use and land cover change in tropical regions. *Annual Review of Environment and Resources* 28:205-241.
- Lammertink, M., D.M. Prawiradilaga, U. Setiorini, T. Z. Naing. J.W. Duckworth, y S.B.J. Menken. 2009. Global population decline of the Great Slaty woodpecker (*Mulleripecus pulverulentus*). *Biological Conservation* 142:166-179.
- Lammertink, M., J.A. Rojas-Tomé, F.M Casillas-Orona, y R.L. 1996. Otto. Status and conservation of old-growth forests and endemic birds in the pine oak zone of the Sierra Madre Occidental, México. Technical report 69, Institute for Systematics and Population Biology/ Zoological museum, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- Lammertink, M., T.W. Gallagher, K.V. Rosenberg, J.W. Fitzpatrick, E. Liner, J. Rojas-Tomé, y P. Escalante. 2011. Film documentation of the probably extinct imperial woodpecker (*Campephilus imperialis*). *Auk* 128: 671-677.
- Li, P., y T.E. Martin. 1991. Nest site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk* 108: 405-418.
- Lott E. J., y T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. Pp 83-97. En: *Historia Natural de Chamela*. Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M Quesada-Avedaño (eds). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Lucan, R. K., R. Hanák, y I. Horáček. 2009. Long term reuse of tree roost by European forest bats. *Forest Ecology and Management* 258: 1301-1306.
- Maass, J.M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pp 399-422 en S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (Eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Martin, T. E. 1993. Evolutionary determinants of clutch size in cavity nesting birds. Nest predation or limited breeding opportunities? *American Naturalist* 142: 937-946.
- Martin, K., K. E. H. Aitken, y K. L. Weibe. 2004. Nest site and nest webs for cavity nesting communities in interior British Colombia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *Condor* 106: 5-19.
- Martin, K., y J. M. Eadie. 1999. Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity nesting forest birds. *Forest Ecology and Management*. 115: 243–257.
- McClelland, B.R., y P.T. McClelland. 1999. Pilated Woodpecker nest and roost trees in Montana: links with old growth and forest “health”. *Wildlife Society Bulletin* 27: 846-857.
- McComb, W.C., y R.N. Muller. 1983. Snag densities in old growth and second growth Appalachian forest. *Journal of Wildlife Management* 47: 376-382.
- McGee, G.G., D.L. Leopold, y R.D. Nyland. 1999. Structural characteristics of old growth, maturing and partially cut northern hardwood forests. *Ecological Applications* 9:1316-1329.
- Miles, L., A.C. Newton, R.S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, J.E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forest. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.

- Miller, A.H., y C.E. Bock. 1972. Natural history of the Nuttall Woodpecker at the Hastings reservation. *Condor* 74: 284-294.
- Mitra, S.S., F.H. Sheldon. 1993. Use of an exotic tree plantation by Bornean lowland forest birds. *Auk* 110: 529-540.
- Mooney H. A., S.H. Bullock, y E. Medina. 1995. Introduction. Pp. 1-8 en S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (Eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Murphy, M.L., y W.A. Lehnhausen. 1998. Density and foraging ecology of woodpeckers following a stand replacement fire. *Journal of Wildlife Management* 62: 1359-1372.
- Murphy, P. G. y A.E., Lugo 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Nilsson, S.G., K. Johnson, y M. Tjernberg. 1991. Is avoidance by Black Woodpeckers of old nest holes due to predators? *Animal Behavior* 41: 439-441.
- Parthasarathy, M.V., y L.H. Klotz. 1976. Palm "wood" anatomical aspects. *Wood science and technology* 10: 215-229.
- Pasinelli, G., y J. Hegelbach. 1997. Characteristics of trees preferred by foraging Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopus medius* in northern Switzerland. *Ardea* 85: 203-209.
- Peterson, B., y G. Gauthier. 1985. Nest site use by cavity nesting birds of the Cariboo parkland, British Columbia. *Wilson Bulletin* 97: 319-331.
- Peterson, R. T., y E. L. Chalif. 2008. *Aves de México*. Diana.
- Proenca V.M., H.M. Pereira, J. Guilherme, y J. Vicente. 2010. Plant bird diversity in natural forests and in native and exotic plantations in NW Portugal. *Acta Oecologica* 36: 219-226.

- Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. DeSante, y B. Milá. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen.Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albano, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U. S. Department of Agriculture.
- Ramankutty N., y J.A. Foley. Estimating historical changes in global and land cover: croplands from 1700 to 1992. *Global Biochemistry Cycles* 13: 997-1027.
- Renken, R.B., y E.P. Wiggers. 1993. Habitat characteristics related to Pileated Woodpecker densities in Missouri. *Wilson Bulletin* 105: 77-83.
- Roberge, J.m., P. Angelstam, M.A. Villard. 2008. Specialized woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests- deriving quantitative targets for conservation planning. *Biological Conservation* 141: 997-1012.
- Rodewald, P.G., M.J. Santiago, y A. D. Rodewald. 2005. Habitat use of breeding red-headed woodpeckers on golf courses in Ohio. *Wildlife Society Bulletin* 33: 448-453.
- Rolstad, J., B. Loken, E. Rolstad. 2000. Habitat selection as a hierarchical spatial process: the green woodpecker at the northern edge of its distribution range. *Oecología* 124: 115-129.
- Rudolph, D.C., y R.N. Conner. 1991. Cavity tree selection by Red-cockaded Woodpeckers in relation to tree ages. *Wilson Bulletin* 103: 458-467.
- Rudolph, D. C., R. N. Conner, y J. Turners. 1990. Competition for red-cockaded woodpecker roost and nest cavities: effects of resin age and entrance diameter. *Wilson Bulletin* 102:23-36.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.

- Sánchez-Azofiefa, G. A., M. Quezada, P. Cuevas-Reyes, A. Castillo, y G. Sanchez-Montoya. 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecology and Management* 258: 907-912.
- Schaefer, R.R., D. Saenz. 1998. Red Cockaded Woodpecker cavity tree resin avoidance by Southern flying squirrel. *Wilson Bulletin* 110: 291-292.
- Schepps, J., S. Lohr., y T. E. Martin. 1999. Does tree hardness influence nest tree selection by primary cavity nesters? *Auk* 116: 658-665.
- Skole, D., C.Tucker. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988. *Science* 260: 1905-1910.
- Sedgwick, J.A. 1997. Sequential cavity use in a cottonwood bottomland. *Condor* 99: 880-887.
- Sedgwick, J. A., y F. L. Knopf. 1990. Habitat relationships and nest site characteristics of cavity-nesting birds in cottonwood floodplains. *Journal of Wildlife Management* 54: 112-124.
- Short, L. 1979. Burdens of the picid hole-excavating habit. *Wilson Bulletin* 91: 16-28.
- Short, L. 1991. *Campephilus guatemalensis* (Carpintero, carpintero pico de plata, Flint-billed or Pale-billed Woodpecker). Pp 569-572 in Janzen D. (ed). *Historia natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Short, L.L. 1982a. Pale-billed Woodpecker *Campephilus (melanolucos) guatemalensis*. Pp. 148-150 in *Woodpeckers of the World*. Delaware Museum of Natural History.
- Short, L.L. 1982b. Lineated woodpecker *Dryocopus (pileatus) lineatus*. Pp. 412-417 in *Woodpeckers of the World*. Delaware Museum of Natural History.

- Short, L.L. 1982c. Gold-cheeked Woodpeker *Melanerpes chrysogenys*. Pp. 148-150 in Woodpeckers of the World. Delaware Museum of Natural History.
- Skutch, F. A. 1969. Life histories of Central American birds vol III. Families Cotingidae, Pipridae, Formicariidae, Furnaridae, Dendrocolaptidae, and Picidae. Cooper Ornithological Society.
- Slagvold, T. 1989. On the evolution of clutch size and nest size in passerine birds. *Oecologia* 79: 300-305.
- Stauffer, F., y L. B. Best. 1980. Habitat selection by birds of riparian communities: evaluating effects of habitat alterations. *Journal of Wildlife Management* 44: 1-15.
- Stewart, L.M., y R.J. Robertson. 1999. The role of cavity size in the evolution of clutch size in tree swallows. *Auk* 116: 553-556.
- Stoner, K.E., y R.M. Timm. 2004. Tropical dry forest mammals of Palo Verde. Ecology and conservation in a changing landscape. Pp 48-66 en Franke, G.W., A. Mata, Vinson y S.B. (Eds). Biodiversity conservation in Costa Rica: Learning the lessons in a seasonal dry forest. University of California Press. Berkeley.
- Stratford, J.A., y P. C. Stouffer. 1999. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manus, Brazil. *Conservation Biology* 13: 1416-1423.
- Styring, A. R., y K. Ickes. 2001. Woodpecker abundance in a logged (40 years ago) vs. unlogged lowland Dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 17: 261:268.
- Styring, A. R., y M. Z. bin Hussin. 2004. Effects of logging on woodpeckers in a Malaysian rain forest: the relationship between resource availability and woodpecker abundance. *Journal of Tropical Ecology* 20:495-504.

- Thomas, L., Laake, J.L., Rexstad, E., Strindberg, S., Marques, F.F.C., Buckland, S.T., Borchers, D.L., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Burt, M.L., Hedley, S.L., Pollard, J.H., Bishop, J.R.B. and Marques, T.A. 2009. Distance 6.0. Release 2. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK. <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>
- Travis J. 1977. Seasonal foraging in a Downy Woodpecker population. *Condor* 79: 371-375.
- Trejo, I., y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Vergara, P., y R.P. Schlatter. 2004. Magellanic Woodpecker (*Camphephilus magellanicus*) abundance and foraging in Tierra del Fuego, Chile. *Journal of Ornithology* 145: 343-351.
- Virkkala R., T. Alanko, T. Laine, y J. Tiainen. 1993. Population contraction of the White-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Finland as a consequence of habitat alteration. *Biological Conservation* 66: 47-53.
- Weikel, J.M., y J.P. Hayes. 1999. The foraging ecology of cavity nesting birds in young forest of the northern coast range of Oregon. *Condor* 101: 58-66.
- Wesolowski T. 1995. Value of bialowieza forest for the conservation of White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Poland. *Biological Conservation* 71: 69-75.
- Wesolowski, T. 2002. Anti predator adaptations in nesting Marsh tits *Parus palustris*: the role of nest site security. *Ibis* 593-601.
- Winkler, H., y D. A. Christie. 2002. Family Picidae (woodpeckers). Pp 296-555 en Del Hoyo, J., Elliott, A. y J. Sartagal (eds). *Handbook of the birds of the World*, vol 7, jacamars to woodpeckers. Lynx Editions, Barcelona.

- Winter, S., M. Flade, H. Schumacher, E. Krestand, y G. Möller. 2005. The importance of near natural stand structures for the biocoenosis of lowland beech forest. *Forest Snow and Landscape Research* 79: 127-144.
- Zwicker, S.M.,y J.R. Walters. 1999. Selection of pines for foraging by Red-cockaded Woodpeckers. *Journal of Wildlife Management* 63: 843-852.