



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto de la disponibilidad de artrópodos en la estructura
del ensamble migratorio de aves insectívoras en el
gradiente de perturbación del bosque tropical seco del
Alto Balsas de Guerrero, México.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Daniela Remolina Figueroa



DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Leopoldo D. Vázquez Reyes

CIUDAD DE MÉXICO, 2019



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.

1. Datos del alumno

Remolina

Figueroa

Daniela

5540940959

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

310120236

2. Datos del tutor

Dr.

Leopoldo Daniel

Vázquez

Reyes

3. Datos del sinodal 1

Dra.

María del Coro

Arizmendi

Arriaga

4. Datos del sinodal 2

Biól.

Alejandro

Gordillo

Martínez

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Luis Antonio

Sánchez

González

6. Datos del sinodal 4

M. en C.

Marcos Rúben

Ortega

Álvarez

7. Datos del trabajo escrito

Efecto de la disponibilidad de artrópodos en la estructura del ensamble migratorio de aves insectívoras en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco del Alto Balsas de Guerrero, México.

57 p.

2019

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	7
RESUMEN	9
INTRODUCCIÓN	10
HIPÓTESIS.....	13
OBJETIVOS	13
Objetivo general	13
Objetivos particulares.....	13
ZONA DE ESTUDIO	14
MÉTODOS	16
1. Estructura de la vegetación	16
2. Estimación de la cobertura de follaje.....	17
3. Muestreo de aves	18
4. Disponibilidad de artrópodos.....	20
5. Estimación de la biomasa de artrópodos.....	20
ANÁLISIS DE DATOS	21
Estructura de la vegetación.....	21
Efectividad del muestreo de aves	22
Riqueza, abundancia y estructura del ensamble de aves insectívoras migratorias	22
Disponibilidad de artrópodos	23
Relación entre los ensambles de aves, disponibilidad de artrópodos y estructura del hábitat	23
RESULTADOS.....	24
1. Estructura de la vegetación	24
Composición florística	24
Cobertura vegetal	24
Estratificación vegetal	25
Diversidad de Estratos Foliáres (DEF)	25
Tamaño y número de claros.....	26
2. Apertura del dosel	27
3. Ensamble de aves insectívoras migratorias.....	28
4. Disponibilidad de artrópodos.....	33
Abundancia de artrópodos.....	33
Biomasa de artrópodos	34

5. Relación entre el ensamble de aves insectívoras migratorias, la disponibilidad de artrópodos y la estructura del hábitat	36
Aves y disponibilidad de alimento	36
Aves y apertura del dosel	36
Artrópodos y apertura del dosel.....	36
DISCUSIÓN	38
CONCLUSIÓN.....	43
LITERATURA CITADA.....	44
ANEXOS	53

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Porcentaje de apertura de dosel por temporada en el gradiente de perturbación	27
Cuadro 2. Relación entre la estructura del ensamble de aves insectívoras, la disponibilidad de artrópodos y la cobertura del dosel por tipo de hábitat y por temporada.....	37

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Zona de estudio.....	15
Figura 2. Cobertura vegetal.....	24
Figura 3a, 3b y 3c. Perfil de estratificación de la vegetación.....	25
Figura 4. Diversidad de Estratos Foliareos en el gradiente de perturbación.....	26
Figura 5. Número de claros absolutos en el gradiente de perturbación.....	26
Figura 6. Tamaño de claros en el gradiente de perturbación.....	27
Figura 7a y b. Comparación de la riqueza de insectívoras.....	28
Figura 8a y 8b. Comparación de la riqueza de insectívoras migratorias.....	29
Figura 9a y 9b. Abundancia promedio de aves insectívoras y aves insectívoras migratorias en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco.....	30
Figura 10. Curvas de rango/abundancia de aves insectívoras en el gradiente de perturbación.....	31
Figura 11. Curvas de rango/abundancia de aves insectívoras migratorias en el gradiente de perturbación.....	32
Figura 12. Abundancia promedio de artrópodos por tipo de hábitat y por temporada.....	33
Figura 13. Biomasa promedio de artrópodos por tipo de hábitat y por temporada	34
Figura 14. Biomasa de artrópodos por orden en los tres tipos de hábitat del gradiente de perturbación.....	35

ANEXOS

Anexo 1. Especies vegetales registradas en el gradiente de perturbación del Alto Balsas de Guerrero.....	53
Anexo 2. Lista de aves insectívoras registradas por tipo de hábitat.....	55
Anexo 3. Abundancia promedio por orden y por tipo de hábitat.....	57
Anexo 4. Biomasa en gramos por orden y tipo de hábitat.....	57

AGRADECIMIENTOS

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), por el financiamiento para trabajo de campo otorgado a Naturam Sequi A. C. a través de los proyectos PROCER/DRCEN/003/2015 y PROCER/DRCEN/06/2016 (Responsable Leopoldo D. Vázquez Reyes).

Al proyecto PAPIIT IN216617, Estructura de las comunidades de colibríes en México, de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA), UNAM. (Responsable Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga).

Al Dr. Leopoldo Vázquez Reyes por ser un gran tutor, un maestro paciente, un magnífico guía y un buen amigo. Por llevarme al maravilloso pueblo de Papalutla, por compartir su conocimiento, por las pláticas enriquecedoras y por motivarme cada día a ser mejor. En especial, por acompañarme en cada parte del proceso y animarme a continuar.

A la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga. Por su apoyo, guía y confianza. Por ser una fuente de inspiración y un modelo a seguir. Por su apoyo en el financiamiento y el desarrollo del proyecto.

Al Biol. Alejandro Gordillo Martínez y al Dr. Luis Antonio Sánchez González, miembros del jurado revisor. Por apoyar en mi formación como bióloga, por su apoyo y sus enseñanzas.

Al M. en C. Rubén Ortega Álvarez, miembro del jurado revisor. Por sus valiosos comentarios que contribuyeron positivamente a la mejora de mi trabajo.

Al Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza, por el apoyo brindado durante mi formación como bióloga y durante el proceso de tesis.

A la Dra. Susana Valencia, al Dr. Jaime Jiménez y al M. en C. Ramiro Cruz, del Herbario de la Facultad de Ciencias, por su apoyo en la determinación del material botánico.

Al Biol. Jair Páez del Laboratorio de Ecología y sistemática de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias, por su apoyo en la identificación de artrópodos y por su valiosa amistad.

Al Biol. Luis Enrique Sánchez Ramos, por su apoyo con la elaboración del mapa.

Al señor Juan Esteban Flores. Por su apoyo en el trabajo de campo, por su amistad, la confianza y las risas.

A las familias Morales Pablo y Esteban Pablo: Don Justino, Doña Jose, Doña Chelo, Josue “*El Banda*” y Abraham. Por apoyarme con la estancia, por las valiosas enseñanzas, las historias y las risas. Con mucho cariño a “Lalito” y “Brian” por su apoyo en campo, por sus enseñanzas de plantas y su compañía. El trabajo en campo no hubiera sido tan divertido sin ustedes.

A la Sociedad Civil Área Natural Protegida Cerro Tecaballo, de Papalutla, Guerrero, por su apoyo para la realización de trabajo de campo.

A la asociación civil Naturam Sequi, A.C., por su apoyo para el financiamiento y desarrollo del proyecto.

A Biosphera Picture, por su apoyo para este proyecto.

A Raúl Caballero y Jannete Medina por su compañía y apoyo en el trabajo de campo.

A mis grandes amigos: Alejandra Reyna, Laura Sánchez, Gustavo Rocha y Diana Salgado. Por su apoyo invaluable, por escucharme, acompañarme y motivarme en este proceso. Por ayudarme en la parte más ardua del trabajo en campo. Por siempre creer en mí y ayudarme a crecer. Los amo.

A Alam, por el apoyo, el amor y la paciencia. Por su confianza, por impulsarme y motivarme a seguirme superando. Por sus consejos y su lealtad. Por estar siempre a mi lado, acompañándome y creciendo conmigo. Tu cariño y tu compañía han sido claves en este proceso.

A mis papás. Por enseñarme a luchar, a salir adelante y a nunca rendirse. Por su apoyo, cariño y confianza. Por acompañarme en cada etapa del proceso, por interesarse por mi carrera, por mi proyecto y lo que me apasiona. Por ser siempre leales y creer en mí. No tengo palabras suficientes para agradecerles todo lo que han hecho por mí. Los amo.

A mis hermanas. Por ser mi impulso y mi apoyo siempre constante. Son lo que más amo en la vida, gracias por formar parte de este proceso, por acompañarme y ayudarme en campo. Por escucharme, motivarme y guiarme.

A mi familia que siempre me ha apoyado e inspirado a seguir superándome. Agradezco a cada uno de ustedes por su cariño y por todas las porras.

A la familia Vera-Chau. Con especial cariño a Yaz y Pol, por escucharme y aconsejarme. Los quiero mucho.

A todos mis amigos que con su apoyo y cariño me impulsaron a concluir este proyecto.

RESUMEN

Los estudios enfocados en el trópico seco del Occidente mexicano muestran que los ensambles de aves insectívoras migratorias tienen mayor riqueza en ambientes perturbados por el humano, en comparación con el hábitat forestal. Una posible explicación es la mayor disponibilidad de alimento en las zonas asociadas con las actividades productivas humanas. De este modo, sería esperable una mayor riqueza taxonómica de los ensambles de insectívoras en el hábitat antropizado. El objetivo de este trabajo fue evaluar la relación entre la disponibilidad de artrópodos asociados al follaje y el ensamble de aves insectívoras migratorias. Se caracterizaron los ensambles de aves insectívoras en un gradiente de perturbación del bosque tropical seco del noreste de Guerrero, considerando áreas de bosque conservado, vegetación secundaria y un asentamiento humano. Se realizaron puntos de conteo para el registro de las aves y se evaluó la disponibilidad de artrópodos y la estructura de la vegetación considerando los cambios estacionales en la fenología. Se registraron 29 especies de aves insectívoras, 12 de ellas migratorias de largas distancias. Un análisis de rarefacción indicó una mayor riqueza de insectívoras en la vegetación secundaria y el poblado en la época de secas, en donde además, fue registrada la mayor abundancia de artrópodos. También se encontró una relación significativa entre la abundancia de artrópodos y la abundancia de migratorias durante la época de secas en el poblado. Sin embargo, al considerar en conjunto los datos de lluvias y estiaje, la disponibilidad de alimento no se relacionó con la riqueza y abundancia del ensamble. Se requieren más estudios que consideren las limitaciones metodológicas del trabajo para determinar la influencia de la disponibilidad del alimento en la estructura comunitaria de las aves migratorias en la época invernal. Sin embargo, otros factores ecológicos como la estructura del hábitat en los ambientes antropizados y la competencia intra e interespecífica, podrían jugar un papel ecológico que debe ser explorado a profundidad.

INTRODUCCIÓN

Las aves migratorias son parte importante de la diversidad avifaunística de nuestro país. Cerca del 80% de las aves migratorias terrestres de Norteamérica viajan a través de México y más del 25% invernan exclusivamente en el territorio nacional (Hutto, 2010). De las 1150 especies registradas en México, alrededor de 380 especies son migratorias (Navarro-Sigüenza et al., 2014), entre ellas 109 son especies terrestres (Hutto, 1986). Las aves migratorias son muy importantes en el oeste de México ya que representan hasta el 45% de la riqueza específica y el 55% de la abundancia en la época invernal (Hutto, 1986). Para explicar este patrón se ha propuesto que el gradiente altitudinal de la región tiene similitudes ecológicas con el hábitat reproductivo de las aves migratorias (Hutto, 2010). Teniendo en cuenta que la mayoría de las aves migratorias terrestres pasan entre el 50 y el 75% de su ciclo de vida fuera de su área de reproducción, se considera que la temporada no reproductiva es crítica para su supervivencia (Hutto, 1986; Norris et al., 2004).

Las aves terrestres que migran al oeste de México usan tres tipos principales de hábitat: matorral xerófito, bosque tropical caducifolio y bosques de pino-encino (Hutto, 1986). Desafortunadamente, estos tipos de hábitat están amenazados por el desarrollo de la agricultura, la ganadería y los asentamientos humanos (Echeverría et al., 2007; Moreno-Sánchez et al., 2012). Particularmente, el bosque tropical caducifolio conservado representa sólo el 12.8% de su extensión original y tiene una tasa de deforestación del 4% anual (CONAFOR, 2014). Esto representa una seria amenaza para la conservación de las aves migratorias por la pérdida de su hábitat invernal (NABCI, 2016).

A pesar de que la pérdida del hábitat invernal amenaza sus poblaciones, estudios enfocados en la ecología y conservación de las aves insectívoras migratorias indican que sus ensambles tienen mayor diversidad en ambientes perturbados por el hombre que en el hábitat forestal (Hutto, 1986; Hutto, 1989; Greengberg et al., 1997). Específicamente, se benefician de la perturbación que

favorece la invasión por plantas de vegetación secundaria; incluso, se ha reportado que hasta el 95% de las aves registradas en estas áreas son migratorias (Hutto, 1986).

La riqueza y abundancia de las especies migratorias en ambientes perturbados puede explicarse por diversos factores ecológicos. Debido a que estas especies se comportan como generalistas en la selección del tipo de vegetación como hábitat en el área de invernación, son capaces de explotar exitosamente las áreas perturbadas (Hutto, 2010). Por otro lado, es posible que la competencia intra e interespecífica obligue a las migratorias a ocupar espacios fuera de los ambientes forestales (Studds y Marra, 2005). Por último, la disponibilidad de recursos alimenticios es determinante en la distribución y uso de hábitat de las aves (Martin, 1985; Studds y Marra, 2005). La disponibilidad de recursos alimenticios afecta los rasgos de la historia de vida de los organismos, como la reproducción y la supervivencia (Hutto, 1990; Butler et al., 2010). De este modo, influye también en el tamaño de sus poblaciones y la estructura de las comunidades (Martin, 1987). Por estas razones, la disponibilidad de alimento se relaciona con patrones ecológicos de selección de hábitat, tamaño poblacional y distribución geográfica (Parrish y Sherry, 1994; Johnson y Sherry, 2001; Sherry et al., 2005; Studds y Marra, 2005). En consecuencia, si la disponibilidad de alimento es limitada, el éxito reproductivo y la supervivencia de las aves en sus diferentes etapas del ciclo de vida se verán disminuidos (Martin, 1987). De este modo, una alta disponibilidad de recursos en las áreas bajo influencia antropogénica podría ser clave en la selección de estos ambientes por las aves (Martin, 1985; Hutto, 1986). De acuerdo con Hutto (1985) y Poulin et al. (1993), la abundancia de las aves migratorias se relaciona con las variaciones estacionales en la disponibilidad de alimento. En particular, se ha registrado que durante el invierno los parúlidos inmigran y emigran a diferentes sitios como respuesta a los cambios en la disponibilidad de insectos (Johnson y Sherry, 2001).

En el bosque tropical seco, la disponibilidad de recursos alimenticios se ve afectada por la marcada estacionalidad que lo caracteriza (Latta y Faaborg, 2001). Los cambios en los patrones de precipitación resultan en la pérdida del follaje de las plantas durante la época de secas (Rzedowzki, 1978). Tomando en cuenta que las poblaciones de insectos dependen en gran medida de los patrones de precipitación, y por ende del follaje, la abundancia de insectos disminuye durante el estiaje (Parrish y Sherry, 1994; Latta y Faaborg, 2001). De la misma manera, la estructura y composición de la vegetación es un factor importante en la distribución de los recursos alimenticios y, en consecuencia, en la abundancia y riqueza de aves (Almazán-Núñez et al., 2018).

Debido a la importancia del bosque tropical seco para las aves insectívoras migratorias y la creciente presión de perturbación ejercida en estas zonas, es relevante entender los factores que afectan la distribución y estructura de las comunidades de estas aves. El presente trabajo está enfocado en estudiar la relación entre la disponibilidad de recursos alimenticios y la estructura del ensamble de las aves migratorias insectívoras en zonas con distinto grado de perturbación en el bosque tropical seco. Además, dado que éste presenta una marcada temporalidad, se estudió el efecto que tienen los cambios de la fenología sobre la disponibilidad de recursos. Se hipotetiza que la disponibilidad de recursos alimenticios determina la estructura, la riqueza y la abundancia del ensamble de insectívoras migratorias. Además, se espera que la disponibilidad de recursos sea influida por los cambios fenológicos. De este modo, la fenología diferencial de las plantas que conservan su follaje durante la época de secas en los ambientes perturbados, aumentará la disponibilidad de alimento respecto a las plantas del bosque conservado, que pierden las hojas.

HIPÓTESIS

La disponibilidad de recursos alimenticios determinará la riqueza, abundancia y estructura del ensamble de aves insectívoras migratorias en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. Adicionalmente, la fenología del bosque tropical seco determinará la disponibilidad de recursos alimenticios para las aves insectívoras.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la relación entre la disponibilidad de artrópodos relacionados al follaje y el ensamble de aves insectívoras migratorias en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco del Alto Balsas de Guerrero.

Objetivos particulares

- Caracterizar la estructura de la vegetación considerando el bosque conservado, la vegetación secundaria y la vegetación dentro del poblado.
- Evaluar la biomasa de artrópodos relacionados al follaje en el gradiente de perturbación en el bosque tropical seco.
- Evaluar la riqueza específica y abundancia de aves insectívoras migratorias en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco.
- Comparar los datos obtenidos de composición, estructura, riqueza y abundancia de aves, así como biomasa de artrópodos en los tres niveles de perturbación, entre la temporada de lluvias y la de estiaje.
- Analizar la correlación entre la biomasa de artrópodos con la riqueza y abundancia de aves insectívoras migratorias, considerando los cambios estacionales en la fenología que ocurren en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco.

ZONA DE ESTUDIO

La zona de estudio se localiza al noreste del estado de Guerrero. Las coordenadas extremas son 17° 58' 55"N, 18° 02' 51"N, 98° 50' 36"O y 98° 55' 47"O. La orografía de la zona es un terreno accidentado con elevaciones marcadas y barrancas extensas, atravesado por el río Balsas, que en esta zona recibe el nombre de río Atoyac y que divide a la región en dos vertientes, donde la norte es marcadamente más abrupta que la sur. La zona presenta un intervalo altitudinal que va de 630 a 1900 msnm. (Martínez et al., 1997). El clima del área de estudio es Aw, cálido semiseco con lluvias en verano (García, 1986). Por su ubicación geográfica, temperatura y precipitación la zona de estudio corresponde a la zona de vida de bosque tropical seco, de acuerdo con la clasificación de Holdridge (1967). El tipo de vegetación dominante es selva baja caducifolia, localizada entre 650 y 1,300 msnm, en las laderas de los cerros y caracterizada por árboles de los géneros *Bursera*, *Lysiloma*, *Cyrtocarpa*, *Amphympterigium* y *Ceiba*, así como cactáceas columnares (*Pachycereus weberi*). Arriba de los 1,500 y hasta los 1,900 msnm dominan bosques de encino (*Quercus* spp.). Además, existen ecotonos entre bosque tropical caducifolio y bosque de encino entre los 1,200 y 1,500 msnm, caracterizados por árboles de los géneros *Celtis*, *Heliocarpus* y *Lysiloma*.

La vegetación en las barrancas es selva mediana subcaducifolia, caracterizada por árboles de los géneros *Enterolobium*, *Ficus* y *Lonchocarpus*. Además, en la ribera del río, a 650 msnm, se encuentran elementos de bosque de galería, como *Taxodium mucronatum*, *Caesalpinia coriaria* y *Enterolobium cyclocarpum* (Martínez-Gordillo et al., 1997). En este trabajo se consideró un asentamiento humano (Papalutla), localizado entre los 640 y 735 msnm. Tiene una extensión de 0.29 km² y tiene una población aproximada de 408 habitantes. Dentro del pueblo la estructura de la vegetación tiene una estratificación menos compleja, más baja y con menor cobertura vegetal, y la vegetación original ha sido reemplazada por casas, calles, cultivos de subsistencia como el maíz, y potreros (Vázquez-Reyes et al., 2017). Predominan plantas del estrato arbustivo (*Acacia* spp.),

con elementos arbóreos remanentes de la vegetación nativa, como *Phitecellobium dulce* y *Pachycereus weberi*.

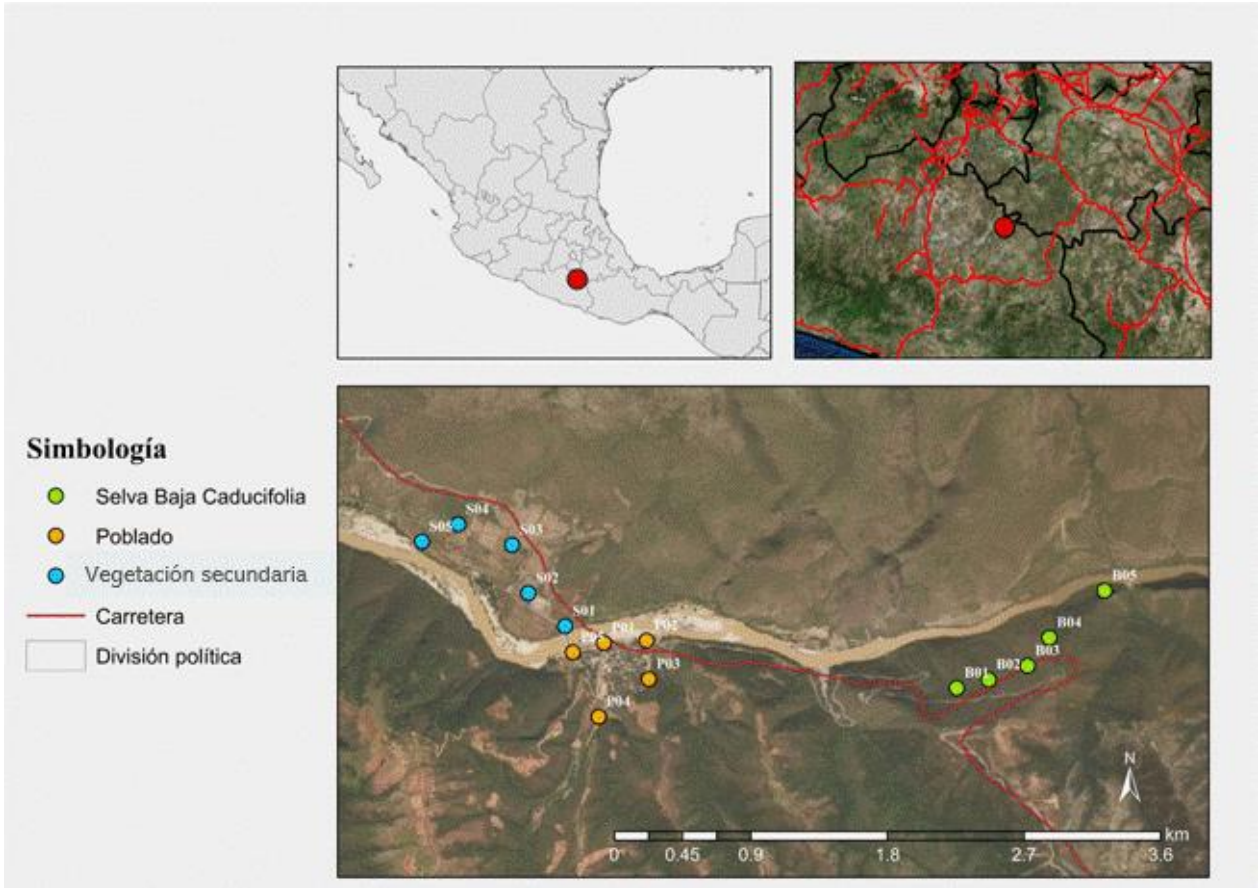


Figura 1. Zona de estudio. Gradiente de perturbación en el bosque tropical seco en el noreste de Guerrero, México. Los puntos de color indican la ubicación aproximada de las parcelas muestreadas en los tres niveles de perturbación. B=selva baja caducifolia; S=vegetación secundaria y P=poblado.

MÉTODOS

El trabajo de campo se realizó considerando un gradiente de perturbación derivado de las actividades humanas (Vázquez-Reyes et al., 2017), el cual incluye: 1) bosque primario, en el cual la estructura original de la vegetación está prácticamente inalterada y la actividad humana se limita al paso ocasional de personas y ganado; 2) vegetación secundaria, que corresponde a terrenos de cultivo de subsistencia abandonados hace aproximadamente 30 años, de acuerdo con información de los habitantes de Papalutla; y 3) asentamientos humanos, donde la vegetación original ha sido reemplazada casi por completo por casas, calles, caminos, cultivos de subsistencia y potreros. Se definieron 5 parcelas por nivel de perturbación, con un radio de 30 metros y separados por una distancia mínima de 200 m para tener independencia de los datos muestreados (Ralph et al., 1996). En cada parcela se realizaron los muestreos de estructura de vegetación, los puntos de conteo de aves y la colecta de artrópodos (Figura 1).

Para realizar los muestreos de aves, artrópodos y estimación del porcentaje de apertura del dosel se visitó cada parcela cuatro veces, dos mientras el bosque conserva su follaje posterior a la temporada de lluvias (noviembre y diciembre de 2017) y dos cuando el bosque ha perdido sus hojas durante la época de estiaje (enero y febrero de 2018).

1. Estructura de la vegetación

Para obtener una estimación de su estructura vertical, se muestreó la vegetación siguiendo el método de líneas de intercepto (Canfield, 1941) e incorporando información de la estratificación vertical de la vegetación a partir de una modificación del método sugerido por Corcuera y Butterfield (1999) y Almazán-Núñez et al. (2015). En cada parcela se trazó una línea de 50 metros con dirección Norte-Sur, atravesando el centro de la parcela. Cada 1.5 m se registró la altura de los contactos del follaje, ramas o troncos de los individuos arbustivos y arbóreos que interceptaban la

línea del transecto. Para medir los elementos de la vegetación que serían registrados, se utilizaron varillas acoplables (graduadas en decímetros) con una altura máxima de 7.5 m. Cuando la vegetación rebasaba la altura de las varillas, la altura de los contactos se estimó visualmente con ayuda de un distanciómetro láser (rangefinder). Para cada individuo registrado en el muestreo, se realizó una colecta botánica para su posterior identificación, anotando el número y altura de contacto con las varillas, la forma de crecimiento y el diámetro a la altura del pecho (DAP). Además, se anotó la longitud de los ejes perpendiculares de la cobertura, mismos que se utilizaron para calcular el área de una elipse como aproximación de la cobertura de cada individuo en los transectos. La fórmula utilizada para calcular el área de la elipse es: $\pi \times r \times s$; donde r es el semieje mayor y s es el semieje menor (Müller-Dombois y Ellenberg, 1974). La cantidad de contactos verticales entre la vegetación y las varillas se consideró como la estimación de densidad de follaje por parcela. Estos datos fueron ordenados en intervalos de 0.5 m, con el objetivo de definir la aproximación de la estratificación vertical del hábitat. Además, se midió el tamaño de los claros en cada parcela. Las colectas botánicas fueron identificadas con apoyo del personal del Herbario de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

2. Estimación de la cobertura de follaje

Para estimar la cobertura del dosel del centro de las parcelas de trabajo, se obtuvieron fotos hemisféricas tomadas con un objetivo fotográfico, con un ángulo de visión $\cong 180^\circ$, equiangular. Estas fotografías proveen un registro permanente del tamaño, la forma y la distribución espacial de los claros en el dosel (Frazer et al., 1997). Las mediciones de la cobertura del dosel arbóreo se basan en que la probabilidad de que la luz pase a través del dosel es proporcional a la longitud de su trayectoria, así como al tipo, densidad, distribución y orientación del follaje. Conociendo la

proyección que el objetivo genera, es posible localizar cualquier apertura del dosel de acuerdo con su posición. De este modo, la fotografía se transforma en un mapa de posiciones de aperturas del dosel relativas a la posición desde donde la fotografía fue tomada. Para obtener las fotografías, se utilizó una cámara SLR digital Canon EOS 30D y un objetivo Rokinon 8mm f/3.5. Se tomó una fotografía en el centro de cada una de las cinco parcelas de todos los tipos de hábitat, sumando un total de 15 fotos por muestreo. La fotografía fue hecha en un ángulo cenital, con la parte superior de la cámara mirando hacia el norte. La velocidad de obturación fue $< 1/125$ de segundo, para congelar cualquier movimiento causado por el viento. La cámara fue nivelada y alineada al norte en cada toma para que hubiera consistencia en la orientación y alineación de las fotografías. Las fotografías fueron analizadas con el programa Gap Light Analyzer (Promis y Cruz, 2009). Se utilizó el valor de % *canopy openness* (porcentaje de apertura del dosel) para comparar la cobertura del dosel de las parcelas durante los cuatro meses de muestreo.

3. Muestreo de aves

Para caracterizar el ensamble de aves insectívoras migratorias, se realizaron cinco puntos de conteo con radio fijo de 30 metros, por nivel de perturbación (Ralph et al., 1996). Cada punto se visitó una vez por mes, sumando cuatro observaciones por punto de conteo. El muestreo de aves fue realizado por un observador durante las primeras cuatro horas después del amanecer, registrando a todas las especies observadas y escuchadas durante diez minutos. La identificación de las aves se realizó utilizando guías de campo especializadas (Howell y Webb 1995; Robbins et al., 1996; Van Perlo 2006; Dunn y Alderfer 2006). Del total de aves registradas, se seleccionaron las aves insectívoras siguiendo la clasificación por gremio trófico que sugieren González-Salazar et al. (2014). La clasificación toma en cuenta tres criterios: 1) tipo de alimento principal, el cual representa el mayor porcentaje de la dieta; 2) el sustrato donde obtienen el alimento y 3) el periodo de actividad.

-Cazador aéreo arriba del dosel (*Air hawk above canopy*): Especies que se alimentan de insectos que colectan en el aire, principalmente por encima del dosel arbóreo.

-Cazador aéreo por debajo del dosel (*Air hawk under canopy*): Especies que se alimentan de insectos que colectan en el aire, principalmente debajo del dosel arbóreo.

-Excavador de corteza (*Bark excavator*): Especies que se alimentan de insectos que se encuentran dentro de la corteza de los árboles.

-Rebuscador de corteza (*Bark gleaner*): Especies que se alimentan de insectos que se encuentran en la superficie de la corteza de los árboles.

-Rebuscador de suelo (*Ground gleaner*): Especies que se alimentan principalmente de insectos que se encuentran en el suelo.

-Rebuscador de follaje del estrato bajo de los árboles (*Lower canopy foliage gleaner*): Especies que se alimentan de insectos que se encuentran en el follaje, forrajeando del estrato bajo a medio de los árboles.

-Rebuscador de follaje del estrato alto de los árboles (*Upper canopy foliage gleaner*): Especies que se alimentan de insectos que se encuentran en el follaje, forrajeando del estrato medio al dosel.

-Nocturnas (*Nocturnal*): Especies que se alimentan de insectos en la noche.

Se tomaron en cuenta todas las insectívoras excepto las especies nocturnas y los cazadores aéreos por arriba del dosel, debido a que el método de muestreo utilizado no permite obtener información relativa a estas aves. Una vez seleccionadas las especies insectívoras se consultaron los mapas de distribución de Ridgely et al. (2005) para definir a las especies que son migratorias invernales en la región.

4. Disponibilidad de artrópodos

El muestreo de artrópodos asociados al follaje de árboles y arbustos se realizó utilizando la técnica de recolección de ramas (*branch clipping*; Cooper y Whitmore, 1990). Este muestreo es apropiado para evaluar la abundancia de artrópodos para aves recolectoras de presas que se encuentran en la superficie del follaje y aves que cazan insectos que se encuentran volando cerca de la superficie de árboles y arbustos (Johnson, 2000).

Se recolectaron las ramas en las parcelas donde se realizaron los puntos de conteo de aves. La recolección se realizó en cada parcela una vez por salida, después de finalizar el censo de aves. En cada punto se colectaron 15 muestras al azar de las especies arbóreas o arbustivas que tuvieron el mayor índice de valor de importancia ($IVI = \text{abundancia relativa} + \text{cobertura relativa}$). Cada muestra consistió en una rama de aproximadamente 30 cm de longitud y su follaje asociado. Las ramas fueron introducidas en una bolsa de plástico, procurando agitarlas lo menos posible para evitar la pérdida de artrópodos. Una vez dentro de la bolsa, se cortó la rama y se aplicó insecticida. Se registró la parcela y planta de origen, número de muestra y la fecha de colecta. Cuarenta y ocho horas después se colectaron los artrópodos, mismos que fueron preservados en una solución de alcohol etílico al 70%. Finalmente, los artrópodos encontrados fueron cuantificados e identificados a nivel de orden en el laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias, UNAM.

5. Estimación de la biomasa de artrópodos

Se cuantificó la biomasa seca de los artrópodos considerando el siguiente procedimiento. Se colocó el material biológico por diez días en un lugar con exposición a la luz solar para deshidratar a los ejemplares. Posteriormente, con una balanza analítica se pesó la biomasa seca de artrópodos

obtenidos por parcela, considerando el orden taxonómico. Para medir la disponibilidad de artrópodos por parcela, se ponderó la biomasa obtenida por orden respecto al número total de ramas y la estimación de densidad de follaje por parcela, (*i.e.* cantidad de contactos verticales entre vegetación y las varillas; modificada a partir de Moya-Moreno, 2002):

$$\left(\frac{\text{miligramos artrópodos}}{\text{ramas colectadas}} \right) \times (\text{número de contactos de ramas por parcela})$$

ANÁLISIS DE DATOS

Se verificó la normalidad de la distribución de los datos de vegetación, artrópodos y aves utilizando pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1996). Debido a que los datos no se ajustaron a los supuestos de normalidad, se utilizó el estadístico de Kruskal-Wallis y pruebas post-hoc de Wilcoxon para realizar las comparaciones entre tipos de hábitat (Krebs, 1999). Los análisis se realizaron con el paquete estadístico JMP versión 9.0 (2010).

Estructura de la vegetación

Para comparar la estructura física de la vegetación entre los niveles de perturbación, se calculó el índice de Shannon-Wiener (Krebs, 1999) para evaluar la Diversidad de Estratos Foliare (DEF), considerando intervalos de altura de 0.5 m como categorías discretas. Se realizó una prueba de χ^2 usando los datos de la estratificación para comparar la estructura vertical de la vegetación entre tipos de hábitat. Esta prueba nos indicó si hubo diferencias en la distribución de frecuencias de los datos de la estructura del hábitat entre niveles de perturbación. Se realizaron comparaciones entre las variables estructurales de la vegetación a través del gradiente de perturbación (DEF, área de cobertura del follaje, porcentaje de apertura del dosel, tamaño y número de claros). Se realizó la

prueba de Kruskal Wallis para probar si existían diferencias en el porcentaje de apertura del dosel entre temporadas en cada tipo de hábitat.

Efectividad del muestreo de aves

Para evaluar la efectividad del muestreo se utilizó el estimador ICE (incidence coverage-based estimator). Este separa a las especies frecuentes y raras, asumiendo la heterogeneidad en las probabilidades de detección de esos grupos y usa el coeficiente de variación de las especies raras para estimar un aproximado de especies remanentes sin detectar, así como la efectividad del muestreo (Lee y Chao 1994).

Riqueza, abundancia y estructura del ensamble de aves insectívoras migratorias

Se utilizó un análisis de rarefacción basado en individuos para evaluar si hubo diferencias en la riqueza específica entre tipos de hábitat, utilizando el programa EstimateS versión 9.1 (Colwell, 2013). La rarefacción calcula el número esperado de especies reduciendo las muestras a un tamaño estándar, es decir, interpolando el número de individuos a un punto de corte de abundancia en común. Así, es posible comparar la riqueza específica entre comunidades con diferente tamaño de muestra (Colwell y Coddington, 1994; Gotelli y Colwell, 2001). En este análisis fueron consideradas las aves migratorias insectívoras en cada nivel de perturbación. Para evitar posibles sesgos derivados de sumar abundancias por punto de conteo a lo largo del muestreo, se utilizó el valor máximo de abundancia registrado por especie. La riqueza específica entre los niveles de perturbación considerados fue comparada mediante el cálculo de los intervalos de confianza al 84%. Se consideraron diferencias significativas ($\alpha \leq 0.05$) cuando dichos intervalos no se solaparon (MacGregor-Fors y Payton, 2013).

Para analizar la abundancia entre tipos de hábitat y entre temporadas, se comparó el número de individuos promedio por parcela (ipp) utilizando la prueba de Kruskal Wallis. La estructura del ensamble de insectívoras migratorias se analizó utilizando curvas de rango/abundancia considerando los valores de abundancia de las especies registradas (ipp) en cada nivel de perturbación. Se evaluaron diferencias significativas asociadas a posibles efectos de dominancia por medio de una prueba de homogeneidad de pendientes sobre las curvas de rango/abundancia (Krebs, 1999) usando el programa estadístico PAST (Hammer, 2001).

Disponibilidad de artrópodos

Para comparar la disponibilidad de recursos tróficos para las aves insectívoras entre los niveles de perturbación y entre temporadas, se utilizó la prueba de Kruskal Wallis con los valores de abundancia y de biomasa obtenidos.

Relación entre los ensambles de aves, disponibilidad de artrópodos y estructura del hábitat

Se utilizó la prueba de correlación no paramétrica de Spearman para probar si existían relaciones significativas entre las variables de aves (abundancia y riqueza específica), de artrópodos (abundancia y biomasa) y las variables de estructura de la vegetación, en los tres tipos de hábitat respecto a la temporada.

RESULTADOS

1. Estructura de la vegetación

Composición florística

En total se encontraron 37 especies vegetales arbóreas y arbustivas en los tres tipos de hábitat. Veintiséis se encontraron en la selva baja caducifolia, tres en la vegetación secundaria y dieciséis en el poblado. La lista de especies por tipo de hábitat se presenta en el Anexo 1.

Cobertura vegetal

Como se muestra en la Figura 2, la selva baja caducifolia tuvo la mayor cobertura vegetal, seguida por el poblado y la vegetación secundaria. De acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis, existieron diferencias significativas entre la selva baja caducifolia y los tipos de hábitat perturbados con respecto a la cobertura vegetal ($H^2_2=7.02$, $p= 0.03$).

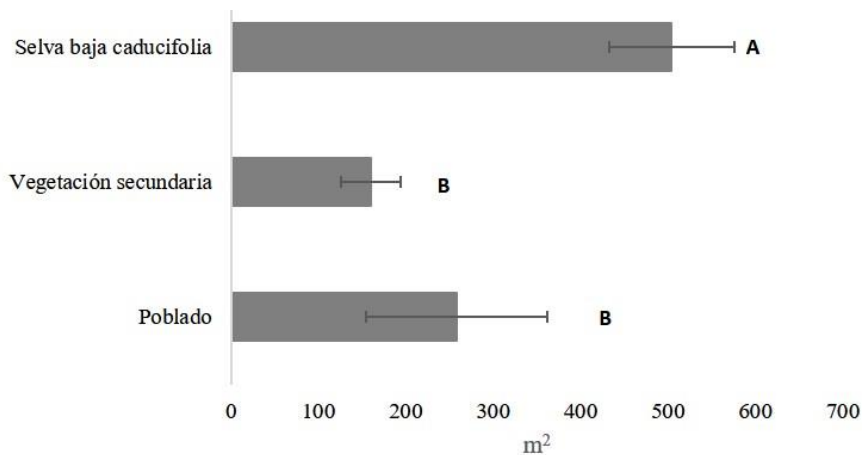


Figura 2. Cobertura vegetal en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. Las barras de error indican el error estándar y las letras diferencias significativas entre tipos de hábitat.

En la selva baja las especies vegetales con mayor cobertura fueron *Lysiloma tergemina* (7,757.3 m²), *L. microphyllum* (4,762.2 m²) y *Acacia picachensis* (3,142.9 m²). En la vegetación secundaria fueron *A. cochliacantha* (9,737.4 m²), *Mimosa polyantha* (382.4m²) y *Haematoxylum brasiletto* (344 m²). En el poblado fueron *L. microphyllum* (3,121.9 m²), *A. cochliacantha* (2,477.8 m²) y *Pithecellobium dulce* (2,426.2 m²).

Estratificación vegetal

La selva baja caducifolia tuvo 27 estratos desde 0.5 hasta 13.5 m (Figura 3a). En la vegetación secundaria se encontraron 16 estratos, desde 0.5 m hasta 8.0 m (Figura 3b), y en el poblado se encontraron 19 estratos, desde 0.5 hasta 10 m (Figura 3c). No se detectaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la distribución de frecuencias que representan los estratos foliares entre los tipos de hábitat.

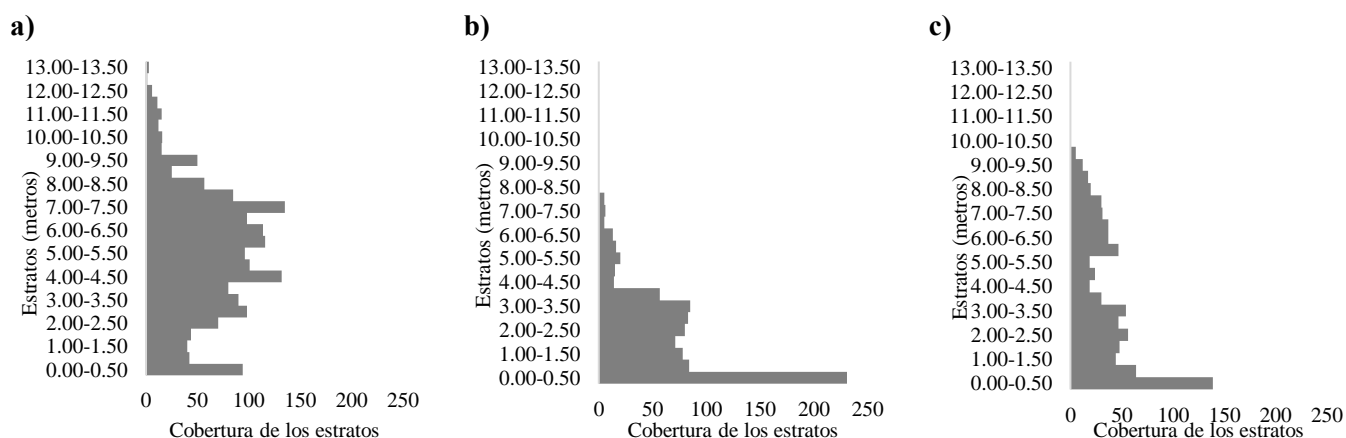


Figura 3. Perfil de estratificación en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. **a)** selva baja caducifolia, **b)** vegetación secundaria y **c)** poblado.

Diversidad de Estratos Foliare (DEF)

La selva baja caducifolia fue el tipo de hábitat con mayor DEF (2.82 ± 0.07), respecto a la vegetación secundaria (1.91 ± 0.14) y al poblado (2.24 ± 0.12). Se encontraron diferencias significativas en la DEF por tipo de hábitat ($H^2=9.78$, $p=0.008$; Figura 4).

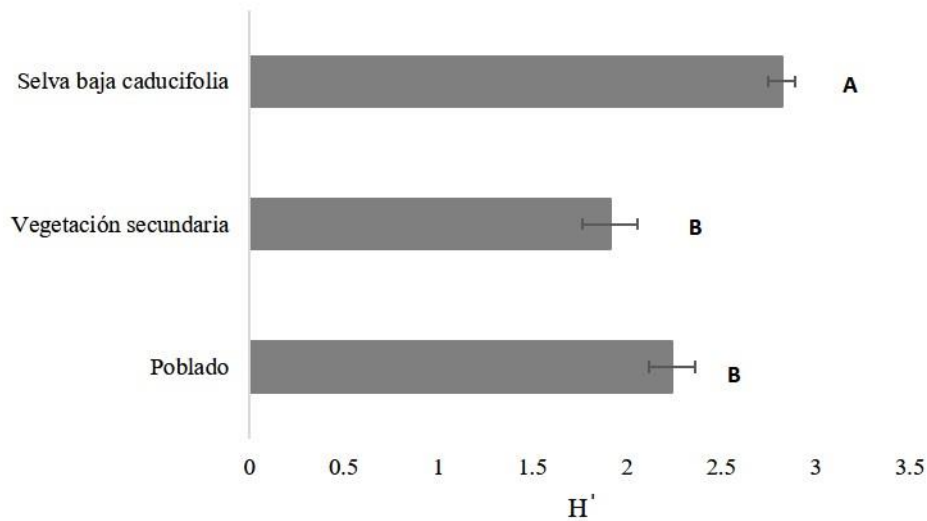


Figura 4. Diversidad de Estratos Foliare en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. Las barras de error indican el error estándar y las letras diferencias significativas entre tipos de hábitat.

Tamaño y número de claros

La vegetación secundaria tuvo mayor número de claros absolutos (4 ± 1.48), seguido del poblado (3.2 ± 0.73) y de la selva baja caducifolia (Figura 5, 0.2 ± 0.19). De igual forma, los claros de mayor tamaño se encontraron en el poblado (16.89 ± 4.74), seguido de la vegetación secundaria (15.88 ± 8.18) y de la selva baja (Figura 6, 0.8 ± 0.79). Se encontraron diferencias significativas en el número de claros (Figura 5, $H^2_2=9.014$, $p=0.01$) y en el tamaño (Figura 6, $H^2_2=8.206$, $p=0.01$).

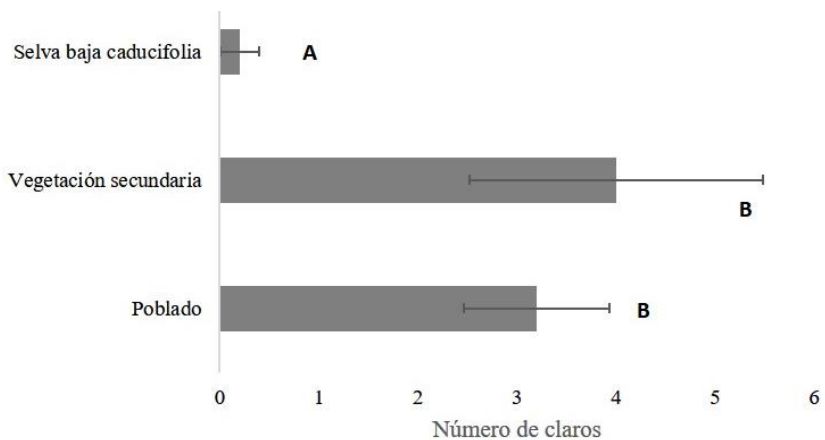


Figura 5. Número de claros absolutos en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. Las barras de error indican el error estándar y las letras diferencias significativas entre tipos de hábitat.

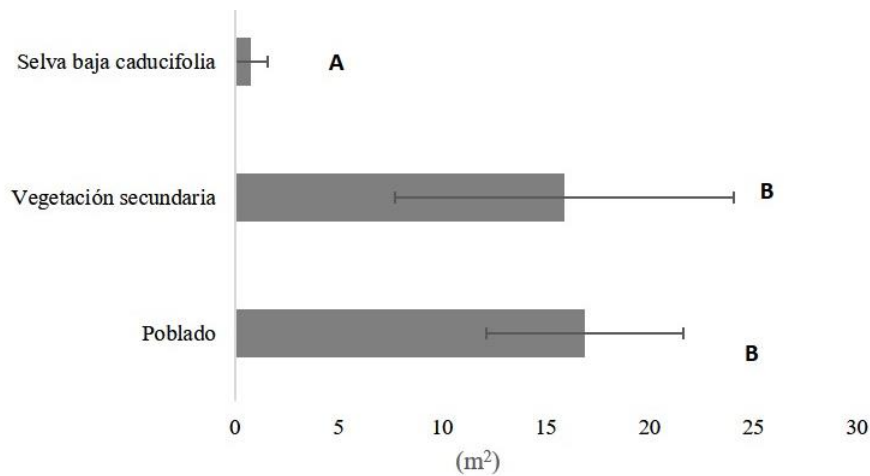


Figura 6. Tamaño de claros en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. Las barras de error indican el error estándar y las letras diferencias significativas entre tipos de hábitat

2. Apertura del dosel

Al realizar las comparaciones por tipo de hábitat se encontró que la selva baja caducifolia tiene un menor porcentaje de apertura del dosel ($H^2=17.30$, $p=0.0002$; 59.89 ± 1.12) respecto a la vegetación secundaria (76.22 ± 0.80) y el poblado (74.06 ± 2.29). Las comparaciones por temporada mostraron diferencias significativas en la apertura del dosel en la selva baja caducifolia ($H^2_1=12.62$, $p=0.0004$) y en la vegetación secundaria ($H^2_1=8.251$, $p=0.004$). En ambos tipos de hábitat, el porcentaje de apertura fue mayor en la temporada de secas (Cuadro 1). En el poblado no se encontraron diferencias significativas respecto a la temporada ($p>0.05$).

Cuadro 1. Porcentaje de apertura de dosel por temporada en los tres tipos de hábitat en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. * Indica diferencias significativas entre temporadas ($p<0.05$)

Tipo de hábitat	Lluvias	Secas
Selva baja caducifolia*	52.23 ± 3.19	67.56 ± 1.39
Vegetación secundaria*	70.79 ± 2.40	81.64 ± 1.48
Poblado	68.5 ± 4.26	79.60 ± 3.98

3. Ensamble de aves insectívoras migratorias

En total se registraron 29 especies de aves insectívoras, de las cuales 19 se encontraron en el poblado, 11 en la selva baja caducifolia y 15 en la vegetación secundaria (Anexo 2). Del total de especies insectívoras registradas, 12 son migratorias de largas distancias. Se registraron dos especies en la selva baja caducifolia, seis en la vegetación secundaria y diez en el poblado. La lista de especies registradas, junto con los valores de abundancia por tipo de hábitat (individuos promedio por parcela), se incluye en el Anexo 2. De acuerdo con el estimador ICE, el conteo realizado registró al 88.3% de las aves presentes en el espacio y tiempo muestreado. El análisis de rarefacción indicó que no existen diferencias significativas en la riqueza específica de insectívoras entre los tres tipos de hábitat en ninguna temporada (Figura 7). En época de lluvias la selva baja caducifolia tuvo una riqueza de 8.33 ± 1.94 , la vegetación secundaria de 10.0 ± 2.89 y el poblado de 7.5 ± 0.98 (Figura 7a), mientras que en la época de secas se encontró una riqueza de 6.0 ± 0.67 en la selva baja caducifolia, de 6.94 ± 1.3 en la vegetación secundaria y de 8.30 ± 2.0 en el poblado (Figura 7b).

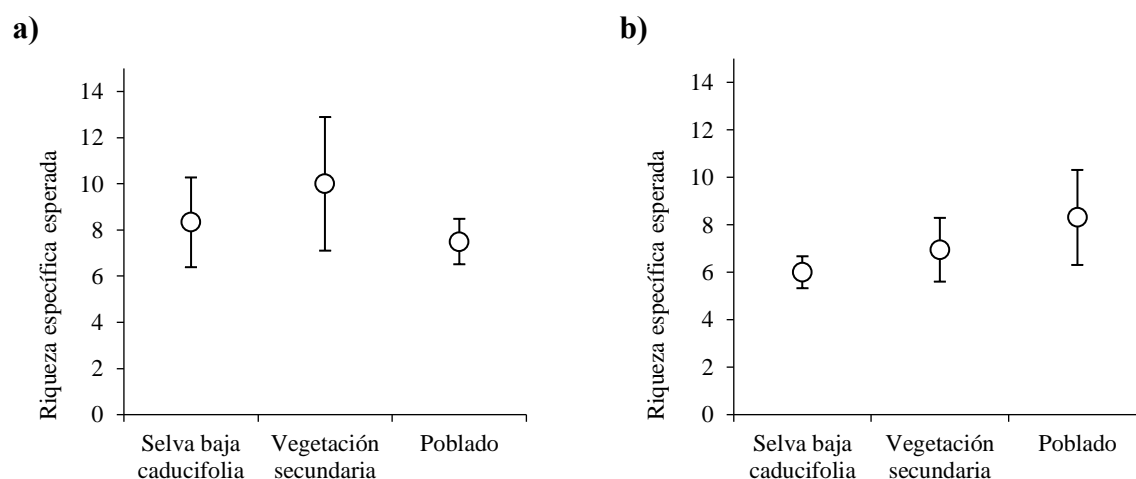


Figura 7. Comparación de la riqueza de insectívoras en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. **a)** Lluvias y **b)** secas. Las barras de error muestran intervalos de confianza de 84%.

Por otro lado, se encontraron diferencias significativas en la riqueza específica de insectívoras migratorias, entre la selva baja caducifolia y los tipos de hábitat perturbados, en ambas temporadas (Figura 8). En época de lluvias la selva baja caducifolia tuvo una riqueza específica de 1.71 ± 0 , la vegetación secundaria de 4.0 ± 1.64 y el poblado de 3.27 ± 0.61 (Figura 8a). En la época de secas se encontró una riqueza estimada de 2.0 ± 0 en la selva baja caducifolia, de 3.42 ± 0.78 en la vegetación secundaria y de 3.6 ± 1.0 en el poblado (Figura 8b).

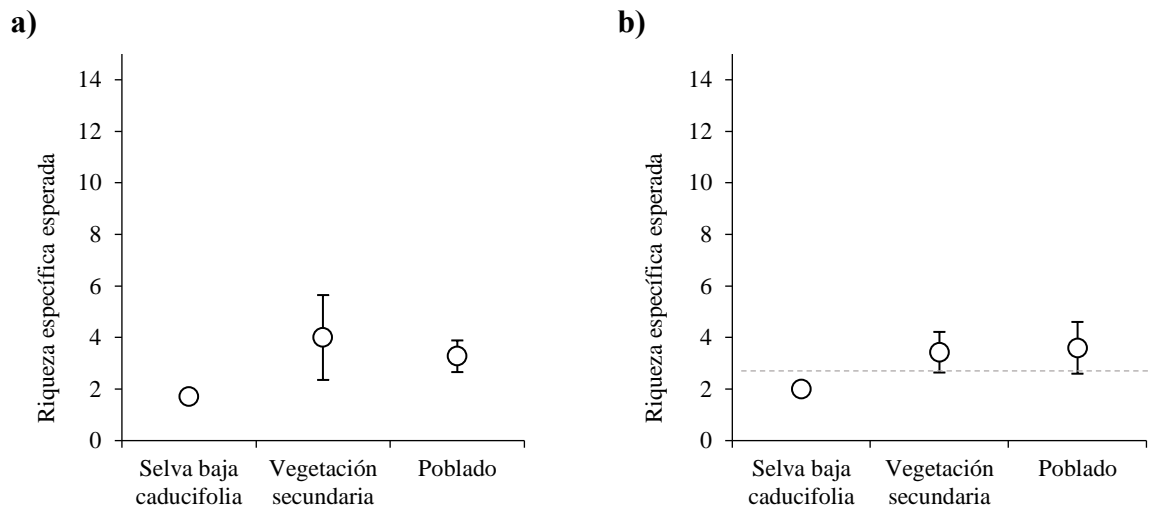
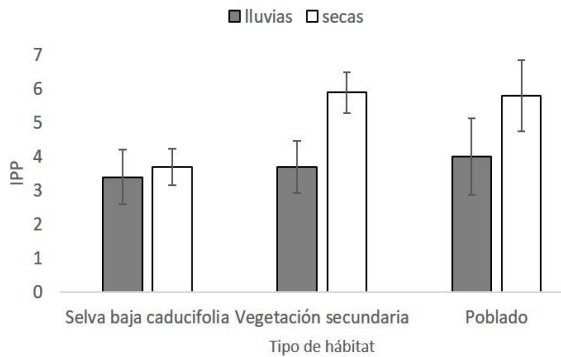


Figura 8. Comparación de la riqueza de insectívoras migratorias en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. **a)** lluvias y **b)** secas. Las barras de error y la línea punteada muestran intervalos de confianza de 84%.

No se encontraron diferencias significativas en la abundancia promedio de aves insectívoras y aves insectívoras migratorias entre tipos de hábitat en ninguna de las dos temporadas ($p > 0.05$). En las aves insectívoras se encontró una mayor abundancia promedio en el poblado (lluvias: 4 ± 1.13 ; secas: 5.8 ± 1.05), seguido de la vegetación secundaria (lluvias: 3.7 ± 0.77 ; secas: 5.9 ± 0.60) y de la selva baja caducifolia (lluvias: 3.4 ± 0.81 ; secas: 3.7 ± 0.53 , Figura 9a). De la misma forma, en las aves insectívoras migratorias se registró una mayor abundancia promedio en el poblado (lluvias: 2.7 ± 1.04 ; 3.6 ± 0.90) seguido de la vegetación secundaria (lluvias: 2.2 ± 0.64 ; secas: 3.9 ± 0.37) y de la selva baja caducifolia (lluvias: 1.7 ± 0.77 ; secas: 3 ± 0.55 , Figura 9b).

a)



b)

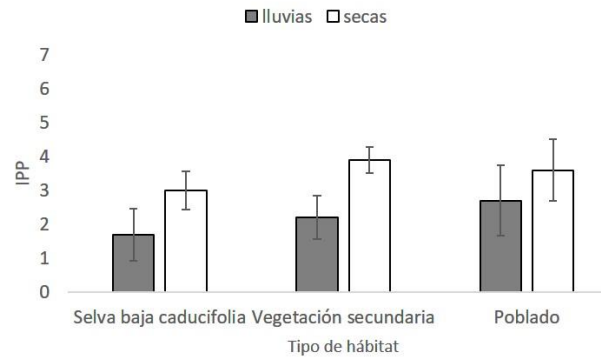


Figura 9. Abundancia promedio de **a)** aves insectívoras y **b)** aves insectívoras migratorias en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. Las barras de error indican el error estándar. ipp: individuos promedio por parcela.

Las curvas de rango/abundancia mostraron un patrón de dominancia en los tres tipos de hábitat en la época de secas, para el total de aves insectívoras registradas (Figura 10). No se encontraron diferencias significativas en las pendientes entre tipos de hábitat en ninguna de las dos temporadas ($p > 0.05$). Las aves insectívoras más abundantes en la selva baja caducifolia en ambas temporadas fueron *Polioptila caerulea* (lluvias 1 ipp; secas 1.9 ipp) y *Myiarchus cinerascens* (lluvias 0.7 ipp; secas 1.1 ipp). En la vegetación secundaria fueron *P. caerulea* (lluvias 1.8 ipp; secas 3.2 ipp) e *Icterus pustulatus* (lluvias 0.6 ipp; secas 0.9 ipp) en las dos temporadas. Mientras que en el pueblo fueron *P. caerulea* (1.5 ipp) e *I. pustulatus* (0.9 ipp) en la época de lluvias y en época de secas, fueron *P. caerulea* (2.6 ipp) y *Tyrannus melancholicus* (0.8 ipp).

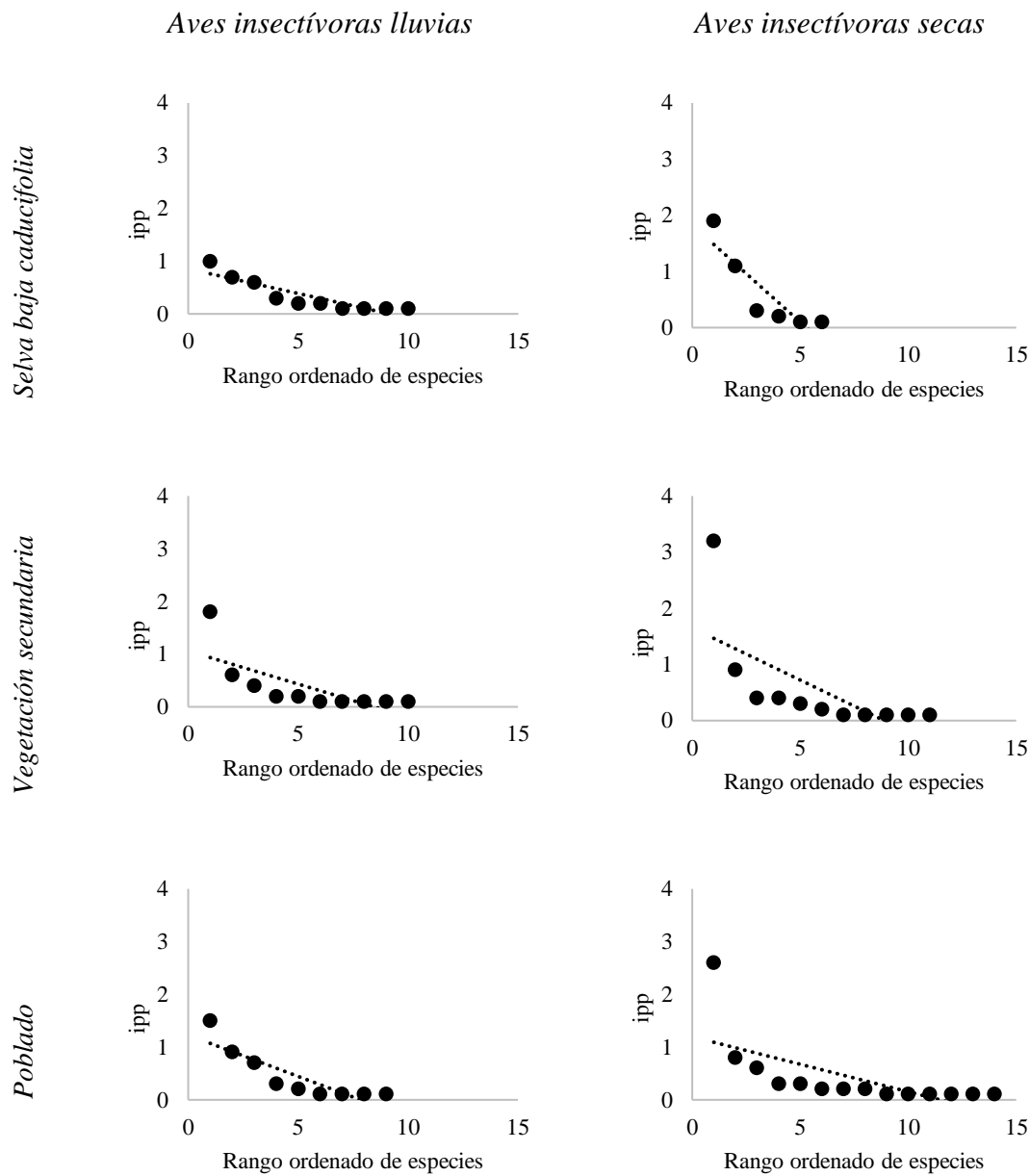


Figura 10. Curvas de rango/abundancia del ensamble de aves insectívoras en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. ipp: individuos promedio por parcela.

Las curvas de rango/abundancia de las aves migratorias mostraron un patrón de dominancia en los tres tipos de hábitat, tanto para la época de lluvias como para la de secas (Figura 11). No se encontraron diferencias significativas en las pendientes al compararlo por tipo de hábitat en ninguna de las dos temporadas ($p > 0.05$). Las aves migratorias más abundantes en la selva baja caducifolia fueron *P. caerulea* (lluvias 1 ipp; secas 1.9 ipp) y *M. cinerascens* (lluvias 0.7 ipp; secas

1.1 ipp). En la vegetación secundaria fueron *P. caerulea* (1.8 ipp) y *Leiothlypis luciae* (0.2 ipp) en la época de lluvias y en secas fueron *P. caerulea* (3.2 ipp) y *M. cinerascens* (0.3 ipp). En el poblado en época de lluvias fueron *P. caerulea* (1.5 ipp) y *Setophaga auduboni* (0.7 ipp) y en secas *P. caerulea* (2.6 ipp), *Vireo belli* (0.3 ipp) y *Vireo gilvus* (0.3 ipp).

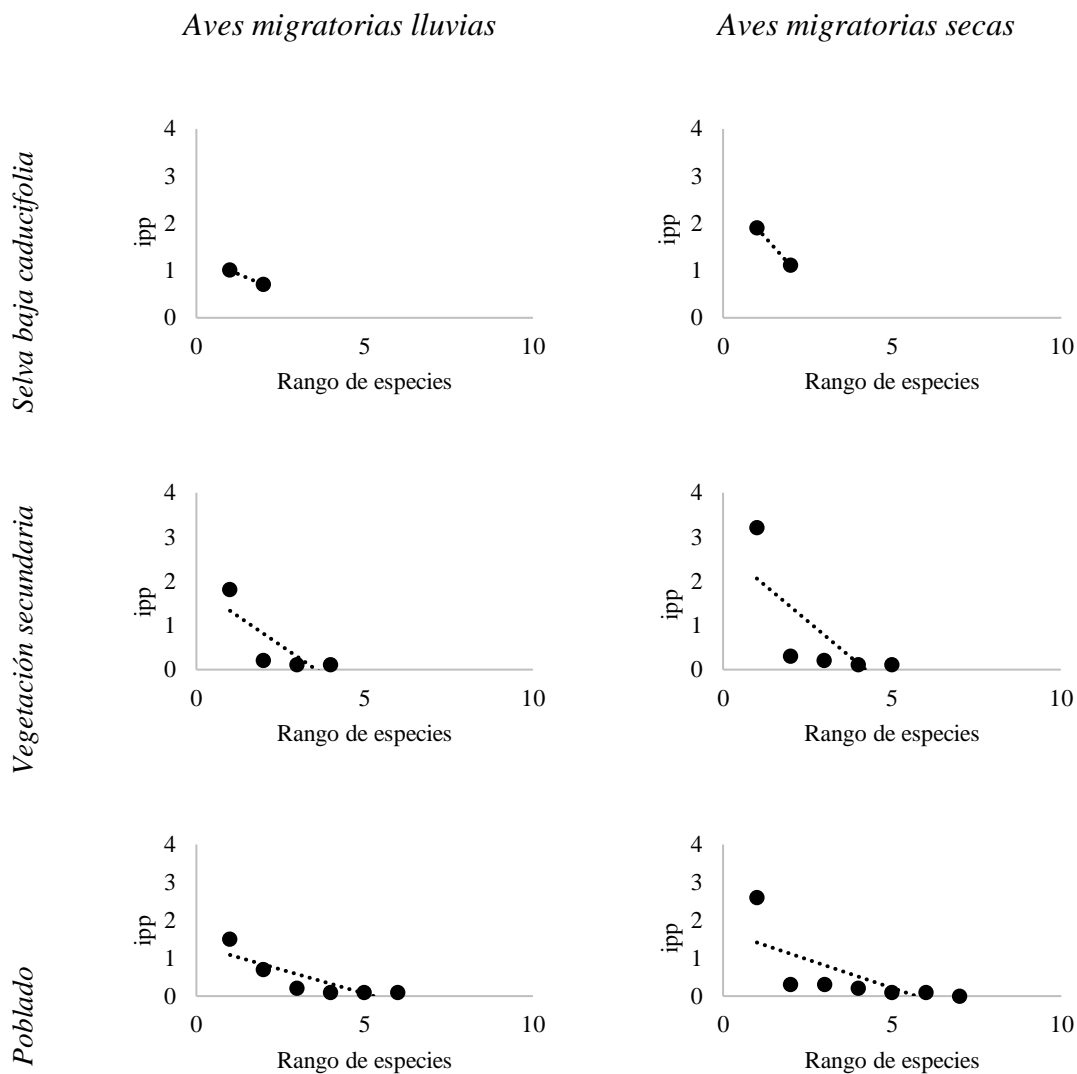


Figura 11. Curvas de rango/abundancia del ensamble de aves insectívoras migratorias en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. ipp: individuos promedio por parcela.

4. Disponibilidad de artrópodos

Se recolectaron 966 individuos pertenecientes a 11 órdenes de artrópodos. Los órdenes con mayor número de individuos fueron: Coleoptera (226 individuos), Hemiptera (196 individuos) Hymenoptera (183 individuos) y Araneae (173 individuos).

Abundancia de artrópodos

Hubo una mayor abundancia promedio de individuos en el poblado (lluvias: 57.4 ± 8.38 ; secas: 21.6 ± 3.51) y en la vegetación secundaria (lluvias: 57.2 ± 12.59 ; secas: 18.6 ± 1.52), respecto a la selva baja caducifolia (lluvias: 30.4 ± 5.08 ; secas: 8 ± 2.10 , Figura 12). Se encontraron diferencias significativas en la abundancia de artrópodos entre tipos de hábitat únicamente en la temporada de secas ($H^2_2=6.50$, $p=0.04$). La selva baja caducifolia tuvo una abundancia de artrópodos significativamente menor respecto a la vegetación secundaria y el poblado ($p < 0.05$). Al comparar la abundancia de artrópodos dentro de cada tipo de hábitat entre temporadas (Figura 12), se encontraron diferencias significativas en la selva baja caducifolia ($X^2_1=13.43$, $p=0.0002$), en la vegetación secundaria ($X^2_1=12.20$, $p=0.0005$) y en el poblado ($X^2_1=6.36$, $p=0.01$).

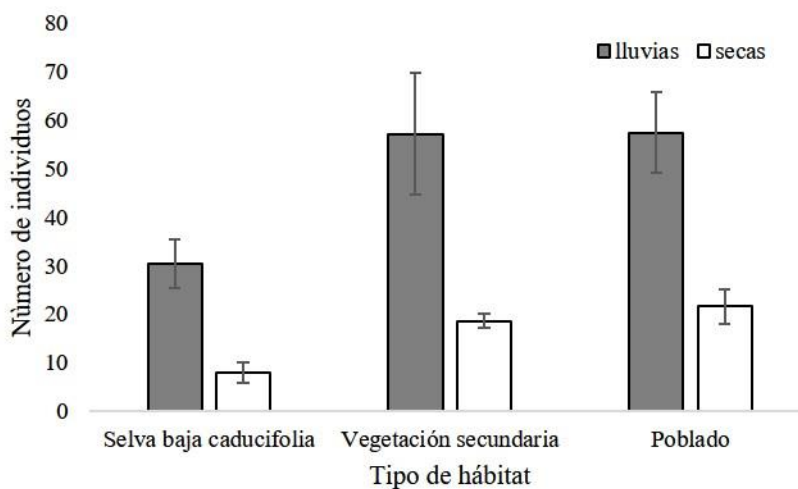


Figura 12. Abundancia promedio de artrópodos por tipo de hábitat y por temporada en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. Las barras de error señalan el error estándar.

Biomasa de artrópodos

La biomasa promedio de artrópodos en la selva baja caducifolia fue de $6.35 \text{ g} \pm 2.49 \text{ g}$ en lluvias y de $0.56 \text{ g} \pm 0.26 \text{ g}$ en secas, en la vegetación secundaria fue de $0.92 \text{ g} \pm 0.24 \text{ g}$ en lluvias y en secas de $0.93 \text{ g} \pm 0.32 \text{ g}$ y en el poblado fue de $0.39 \text{ g} \pm 0.03 \text{ g}$ en lluvias y de $0.22 \text{ g} \pm 0.05 \text{ g}$ en secas (Figura 13). No se encontraron diferencias significativas en la biomasa de artrópodos a través del gradiente de perturbación ni en lluvias ni en secas ($p > 0.05$). Sin embargo, al comparar la biomasa de artrópodos dentro de cada tipo de hábitat entre temporadas, se encontraron diferencias significativas en la selva baja caducifolia, siendo mayor en la época de lluvias ($X^2_1=7.005$, $p=0.008$).

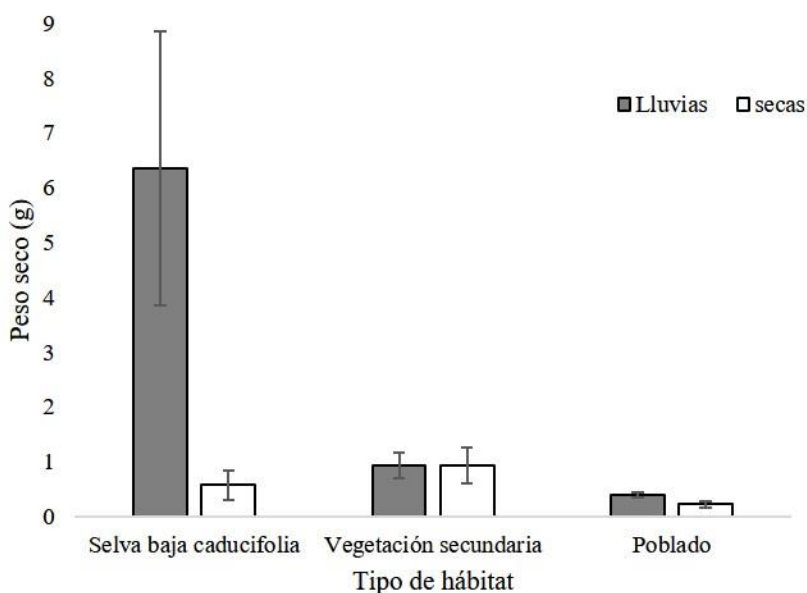


Figura 13. Biomasa promedio de artrópodos por tipo de hábitat y por temporada en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. Las barras de error señalan el error estándar.

Específicamente, los órdenes con mayor biomasa en la selva baja caducifolia fueron Coleoptera, Araneae y Hemiptera, en ambas temporadas. En la vegetación secundaria fueron Coleoptera, Homoptera y Araneae en época de lluvias y Coleoptera, Araneae e Hymenoptera en época de secas. Por último, en el poblado fueron Homoptera, Hemiptera y Araneae en época de lluvias y Araneae, Coleoptera e Hymenoptera en época de secas (Figura 14).

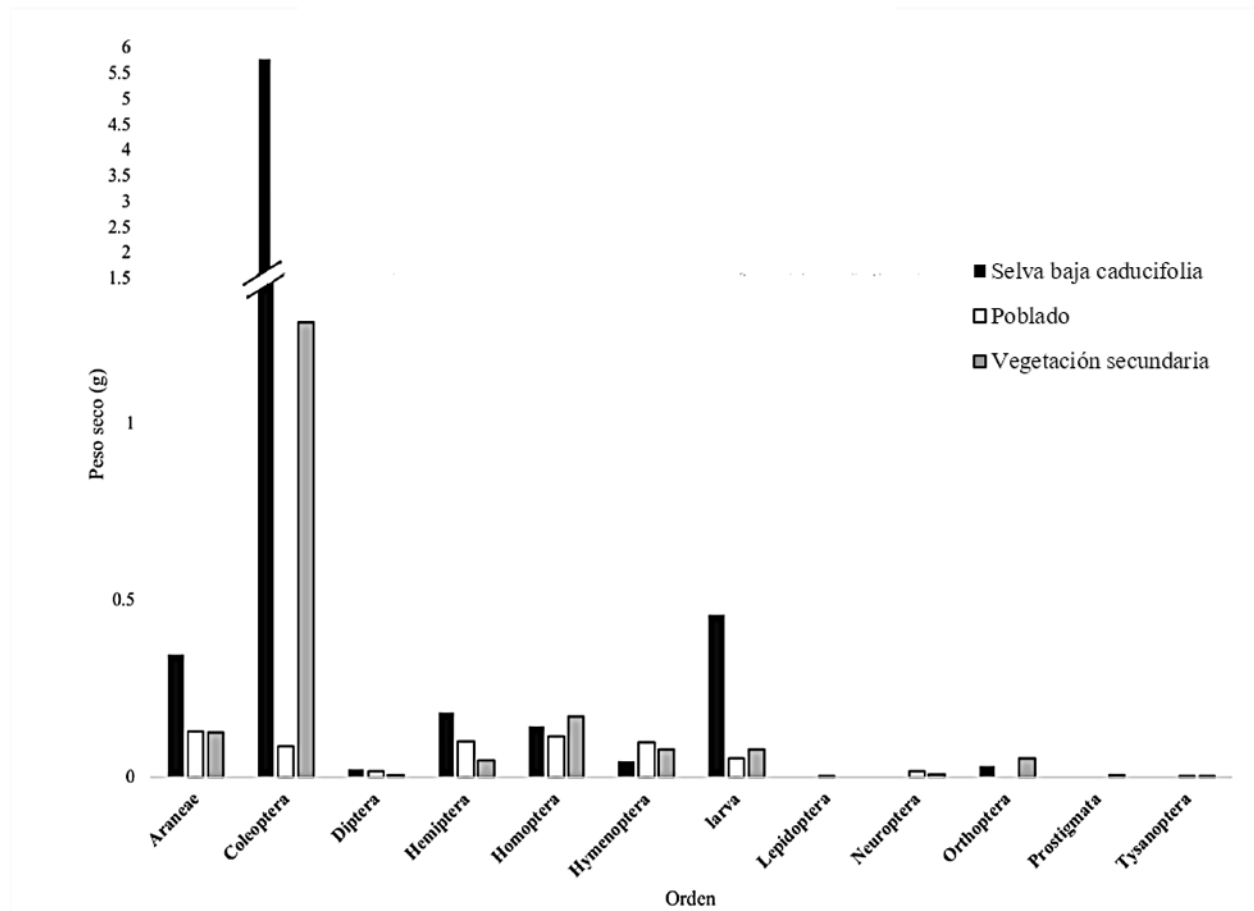


Figura 14. Biomasa de artrópodos por orden en los tres tipos de hábitat en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco.

5. Relación entre el ensamble de aves insectívoras migratorias, la disponibilidad de artrópodos y la estructura del hábitat

Considerando el muestreo general, no se encontraron correlaciones significativas entre la riqueza y abundancia del ensamble de aves insectívoras con la disponibilidad de alimento ni con las variables consideradas para la estructura de la vegetación.

Aves y disponibilidad de alimento

En época de lluvias, se encontró una relación negativa entre la biomasa de artrópodos y la abundancia ($r = -0.67$, $p = 0.04$) y riqueza de aves insectívoras ($r = -0.68$, $p = 0.03$) en la selva baja caducifolia (Cuadro 2). Por otro lado, en época de secas se encontró que en el poblado la abundancia de artrópodos se relaciona con la abundancia de aves insectívoras ($r = 0.68$, $p = 0.03$) y aves insectívoras migratorias ($r = 0.75$, $p = 0.01$). Asimismo, en el poblado la biomasa de artrópodos se relaciona con la abundancia de insectívoras ($r = 0.67$, $p = 0.03$) (Cuadro 2).

Aves y apertura del dosel

No se encontraron relaciones significativas en la estructura del ensamble de aves insectívoras migratorias y el porcentaje de apertura del dosel en la época de lluvias ($p > 0.05$) (Cuadro 2).

Artrópodos y apertura del dosel

En la temporada de lluvias se encontró una relación significativa entre el porcentaje de apertura del dosel y la abundancia de artrópodos en la vegetación secundaria ($r = 0.80$, $p = 0.005$), mientras que en la época de secas se encontró una relación negativa entre el porcentaje de apertura del dosel y la abundancia de artrópodos en la vegetación secundaria ($r = -0.65$, $p = 0.04$) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Relación entre la estructura del ensamble de aves insectívoras, la disponibilidad de artrópodos y la cobertura del dosel por tipo de hábitat y por temporada en el gradiente de perturbación del bosque tropical seco. Se muestran los valores del coeficiente de correlación de Spearman. Las correlaciones significativas ($p < 0.05$) se muestran en negritas.

Temporada	Hábitat		Abundancia insectívoras	Riqueza insectívoras	Abundancia migratorias	Riqueza migratorias	Cobertura
Lluvias	Selva baja caducifolia	Abundancia artrópodos	-0.52	-0.36	-0.33	-0.20	-0.53
		Biomasa de artrópodos	-0.67*	-0.68*	-0.35	-0.22	-0.53
		Cobertura	0.46	0.22	0.32	0.14	
	Vegetación secundaria	Abundancia artrópodos	0.03	-0.24	-0.07	-0.02	0.80*
		Biomasa de artrópodos	0.01	0.09	-0.16	0.09	-0.08
		Cobertura	0.28	-0.26	0.24	0.04	
	Poblado	Abundancia artrópodos	-0.09	-0.07	0.09	0.08	-0.40
		Biomasa de artrópodos	0.24	0.19	0.33	0.22	-0.35
		Cobertura	-0.46	-0.60	-0.53	-0.37	
Secas	Selva baja caducifolia	Abundancia artrópodos	-0.43	-0.29	-0.60	-0.43	-0.17
		Biomasa de artrópodos	-0.16	-0.26	-0.29	-0.51	0.52
		Cobertura	0.09	-0.32	0.16	-0.34	
	Vegetación secundaria	Abundancia artrópodos	0.14	0.39	0.006	0.50	-0.65*
		Biomasa de artrópodos	0.46	0.51	-0.06	0.25	-0.40
		Cobertura	0.18	-0.54	0.52	-0.25	
	Poblado	Abundancia artrópodos	0.68*	0.31	0.75*	0.59	-0.24
		Biomasa de artrópodos	0.68*	0.36	0.44	0.24	-0.36
		Cobertura	-0.49	-0.42	-0.22	-0.25	

DISCUSIÓN

Las diferencias encontradas en la estructura de la vegetación de los tres tipos de hábitat indican la influencia de la perturbación por la actividad humana (Chace y Walsh, 2006; Almazán-Núñez et al., 2018). A diferencia de los ambientes antropizados, la selva baja caducifolia presentó una mayor diversidad de estratos foliares y una mayor área de cobertura del follaje, además de tener menos claros y de menor tamaño. Lo anterior concuerda con Chace y Walsh (2006) que proponen que la intensificación de las actividades antropogénicas aumenta la fragmentación de la vegetación y, por ende, la proporción del suelo desnudo que la rodea. Además, favorece el establecimiento de especies vegetales exóticas sobre las nativas y disminuye el porcentaje de cobertura de los estratos altos y medios de la vegetación (Chace y Walsh, 2006; McKinney, 2008).

La sustitución del hábitat natural por el antropizado provoca cambios en la estructura comunitaria de las aves y en sus relaciones ecológicas (Chace y Walsh, 1996; Engle et al., 1999). Schondube y MacGregor (2011) encontraron que la sustitución de áreas naturales por sistemas agrícolas en el oeste de México resulta en ambientes dominados por especies oportunistas que afectan la disponibilidad de recursos para especies que habitan en el gradiente agrícola-forestal. Asimismo, se encontró que la comunidad de aves en un bosque tropical seco del suroeste del país cambia respecto a los distintos tipos de uso del suelo, encontrándose la mayor diversidad de aves omnívoras, granívoras e insectívoras en sitios perturbados (Álvarez-Álvarez et al., 2018). Estos trabajos coinciden con las diferencias encontradas en la riqueza y abundancia de aves insectívoras migratorias del gradiente de perturbación del Alto Balsas. Particularmente, en este estudio la mayor riqueza específica de insectívoras migratorias se encontró en la vegetación secundaria y en el poblado, confirmando lo observado por Hutto (1986) en zonas perturbadas del oeste de México.

La mayor riqueza de aves insectívoras en la vegetación secundaria respecto al bosque conservado se ajusta con la hipótesis ecológica de perturbación intermedia. En ella, se sugiere que la mayor riqueza específica en estas zonas responde a la explotación de recursos tanto por aves tolerantes a la perturbación, como por aquellas que son sensibles a la misma (Connell, 1978). Se han documentado patrones similares en gradientes de perturbación en bosques tropicales del golfo de México (Rueda-Hernández et al., 2015).

Por otra parte, Hutto (1986) propuso que la perturbación moderada podría generar una mayor disponibilidad de recursos para las aves migratorias, lo cual concuerda con la alta abundancia de artrópodos registrada en el poblado y en la vegetación secundaria durante la época de secas. Las diferencias en la abundancia de artrópodos entre los tipos de hábitat, respecto a la temporada, indican que los cambios en la fenología vegetal influyeron en la disponibilidad de recursos en tiempo y espacio (Poulin y Lefebvre, 1997). La cercanía del río respecto a algunas parcelas dentro del poblado representa una fuente de humedad y recursos que puede favorecer la presencia de artrópodos durante el estío (Poulin et al. 1993). En contraste, la pérdida del follaje como respuesta a la falta de humedad en la selva conservada, alejada del río, redujo significativamente la disponibilidad de recursos (Parrish y Sherry, 1994; Latta y Faaborg, 2001).

Por otro lado, diversos estudios plantean que las aves responden de forma positiva a los cambios estacionales en la disponibilidad de alimento (Lefebvre y Poulin, 1996; Mulwa et al., 2012 y Ferger et al., 2014), lo que explica la relación entre la abundancia de migratorias y la abundancia de artrópodos en el poblado, durante la época de secas. Es importante mencionar que la disponibilidad de alimento se refiere a la abundancia de presas potenciales dentro del microhábitat utilizado por un ave (Wolda, 1990). Asimismo, se ha demostrado que además del tamaño corporal, la técnica de forrajeo y la distribución de la presa son factores que determinan si el artrópodo puede o no ser consumido por un insectívoro (Sherry, 1984). La selva baja caducifolia presentó valores

altos de biomasa de artrópodos, sin embargo, los insectos grandes (>10 mm de longitud) raramente son consumidos por aves migratorias como los parúlidos (Johnson, 2000). Por consiguiente, es probable que gran parte de los artrópodos encontrados en la selva baja caducifolia no sean presas disponibles para las aves, a diferencia del poblado que presentó una mayor abundancia de artrópodos de menor tamaño. Aunque en el presente estudio no se tomaron medidas del tamaño corporal de los artrópodos, existe evidencia empírica que muestra la relación positiva entre el tamaño y biomasa de los artrópodos. De hecho, es posible estimar su biomasa a partir de ecuaciones de regresión basadas en las medidas del largo y ancho corporal (Hódar, 1996; Ganihar, 1997; Gruner, 2003).

Karr y Freemark (1983) plantean que las aves explotan recursos alimenticios cuyas abundancias se relacionan directamente con condiciones microclimáticas como la humedad. La cercanía del río a las parcelas que se encuentran dentro del poblado y el agua empleada para el riego de los cultivos durante el estiaje permitiría que exista una mayor cantidad de humedad en el suelo respecto a las parcelas de la selva baja caducifolia. De este modo, es posible que dentro del pueblo existan condiciones locales que proporcionen una mayor disponibilidad de alimento durante la temporada de secas. Sin embargo, al considerar los datos generales del gradiente de perturbación no se encontraron relaciones significativas. Los datos obtenidos indican que no hay una relación específica a lo largo del gradiente, por lo que la hipótesis que plantea a la disponibilidad de artrópodos como determinante de la estructura del ensamble de insectívoras migratorias no tiene sustento sólido con los datos.

Dado que la disponibilidad de artrópodos no explica la estructura del ensamble de insectívoras migratorias en este ambiente, deben existir otros factores que expliquen la abundancia y riqueza de estas aves en los ambientes antropizados. Se ha demostrado que algunas aves insectívoras migratorias consumen frutos durante la migración (Bairlein, 1990; Parrish, 1997). El

consumo de frutos les permite ganar masa durante esta etapa, particularmente durante la época de secas cuando las poblaciones de insectos disminuyen (Blake y Loiselle, 1992; Parrish, 1997). De esta forma, las insectívoras que presenten dicha plasticidad en la dieta podrían cubrir sus demandas energéticas durante la migración sin depender únicamente de los insectos (Parrish, 1997).

Por otra parte, Almazán-Núñez et al. (2018) plantean que las sucesiones secundarias atraen aves favorecidas por la vegetación abierta y discontinua. Asimismo, atribuyen la elevada riqueza de especies de este tipo de hábitat a la ausencia de especialistas de bosque y a la presencia de especies de hábitos generalistas; como fue el caso de *P. caerulea*, registrada como la especie más abundante en los tres tipos de hábitat en ambas temporadas.

Muchas especies de insectívoras migratorias son flexibles en términos de requerimientos de hábitat durante la época invernal, lo que les permite explotar una mayor variedad de ambientes (Levey, 1994; Stotz et al. 1996; Smith et al., 2001). *Setophaga auduboni* y *Cardellina pusilla* son ejemplos de migratorias generalistas de hábitat reportadas por Hutto (1986), y de acuerdo con los resultados, *P. caerulea* muestra un patrón similar de uso de hábitat, al ser reportada como abundante en los tres tipos de vegetación.

Por otro lado, la disponibilidad de recursos en áreas perturbadas por el humano puede ser alta, pero suele ser variable e impredecible en el tiempo y el espacio, lo que intensifica la competencia por el acceso a dichos recursos (Shochat et al. 2010). De ocurrir así, el uso permanente de áreas específicas en el poblado y la vegetación secundaria es poco idónea para las aves (Hutto, 1989; Greenberg 1995; Smith et al. 2001). De este modo, es esperable que los ambientes perturbados tengan un recambio taxonómico y mayor riqueza específica con la llegada de las aves migratorias (Holt, 1993; Becker y Agreda, 2005; Almazán-Núñez et al., 2018).

Por último, es importante mencionar que se presentaron algunas limitaciones metodológicas con relación a las mediciones de disponibilidad de alimento. El no tener la percepción del ave

impide saber qué presas ignora por ser crípticas, por su inaccesibilidad, por la dificultad de captura o por las defensas mecánicas o químicas que presentan (Hutto, 1990). El método de *branch-clipping* por sí solo no logró reflejar la selección de los elementos alimenticios por las aves ya que es un método que permite registrar únicamente artrópodos asociados al follaje (Johnson, 2000). Para poder medir adecuadamente la disponibilidad de artrópodos sería necesario, por una parte, complementar con otros métodos de muestreo que permitan la captura de un mayor tipo de artrópodos. También podría resultar conveniente, complementar con observaciones de la conducta de alimentación de los individuos como las tácticas de forrajeo, las maniobras de ataque y el tiempo de búsqueda, entre otras (Hutto, 1990).

Asimismo, es posible que en el muestreo realizado exista una subestimación de la riqueza específica y eso a su vez haya influido en los resultados de las correlaciones de las aves con las variables ambientales. En la zona de estudio Vázquez Reyes et al. (2018) registró 72 especies de aves migratorias, de las cuales 30 son insectívoras. Entre las especies que no fueron observadas en los muestreos están: *Regulus calendula*, *Mniotilta varia*, *Oreothlypis ruficapilla*, *Geothlypis tolmiei*, y *Piranga rubra*, entre otras. Es necesario tomar en consideración las limitaciones mencionadas anteriormente para la planeación de estudios en el futuro.

Finalmente, es importante recalcar que aunque algunas especies de aves migratorias puedan beneficiarse potencialmente por el cambio de uso del suelo asociado a actividades humanas, no implica que debamos favorecer la sustitución del hábitat natural por el antropizado. Sin embargo, dada la tendencia histórica de descentralización de las poblaciones humanas que resulta en la expansión de áreas suburbanas y rurales (Lepczyk et al., 2008), es necesario que los esfuerzos de conservación se orienten a mejorar las condiciones ecológicas que propician el establecimiento temporal de las migratorias en áreas sujetas a manejo por el humano.

CONCLUSIÓN

Los cambios estacionales en la fenología vegetal influyen de forma directa en las poblaciones de artrópodos presentes en el gradiente de perturbación dentro del bosque tropical seco; en la temporada de secas la disponibilidad de artrópodos en ambientes antropizados es mayor. Los resultados obtenidos en este trabajo indican que la abundancia y biomasa de artrópodos no se relacionan de forma directa con el ensamble de insectívoras migratorias. Esto no implica que la disponibilidad de alimento sea irrelevante; sin embargo, es importante considerar factores ecológicos como: la competencia y el riesgo de depredación. Esto ayudará a explicar la distribución y abundancia de las insectívoras migratorias durante el invierno. Además, es necesario realizar más estudios considerando las limitaciones metodológicas mencionadas previamente para establecer de forma apropiada la influencia de la disponibilidad de recursos alimenticios en la estructura comunitaria de estas aves. Para finalizar, es importante recalcar que la presencia de migratorias en ambientes antropizados no indica que debemos favorecer la perturbación por actividades humanas, sino mejorar las condiciones ecológicas que propician su establecimiento temporal en áreas sujetas a manejo por el humano, con el fin de contribuir a su conservación.

LITERATURA CITADA

- Almazán-Núñez, R. C., Arizmendi, M. C., Eguiarte, L. E., y Corcuera, P. (2015). Distribution of the community of frugivorous birds along a successional gradient in a tropical dry forest in southwestern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 31(1), 57-68.
- Almazán-Núñez, R. C., Charre, G. M., Pineda-López, R., Corcuera, P., Rodríguez-Godínez, R., Álvarez-Álvarez, E. A. y Bahena, A. M. (2018). Relationship Between Bird Diversity and Habitat along a Pine-Oak Successional Forest in Southern Mexico. En dos Santos Viana, H. F. y García Morote, F. A. (Ed.), *New Perspectives in Forest Science* (pp. 185-201). Londres, Reino Unido: IntechOpen.
- Álvarez-Álvarez, E. A., Corcuera, P. y Almazán-Núñez, C. (2018). Spatiotemporal variation in the structure and diet types of bird assemblages in tropical dry forest in southwestern Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology*, 130(2), 457-469.
- Bairlein, F. (1990). Nutrition and food selection in migratory birds. En E. Gwinner [Ed.] *Bird migration* (pp. 198-213). Springer-Verlag, Berlin.
- Becker, C. D. y Ágreda, A. (2005). Bird community differences in mature and second growth Garúa Forest in Machalilla National Park, Ecuador. *Ornitología Tropical*, 16, 297-319.
- Blake, J. G. y Loiselle, B. A. (1991). Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk* 108, 114-130.
- Boinski, S. y Foeller, N. L. (1989). Seasonal patterns in tropical lowland forest. *Biotropica*, 21, 223-233.
- Bezaury-Creel, J. y Dirzo, R. (Eds). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México* (215-234). México: Fondo de Cultura Económica, CONABIO.

- Butler et al. (2010). Resource availability and the persistence of seed-eating bird populations in agricultural landscapes: a mechanistic modelling approach. *Journal of Applied Ecology*, 47, 67-75.
- Canfield, R. H. (1941). Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of forestry*, 39(4), 388-394.
- Chace J. F. y Walsh J. J. (2006). Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*, 74, 46–69.
- Colwell, R. K., y Coddington, J. A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*, 345(1311), 101-118.
- Colwell, R. K. (2013) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1 <http://purl.oclc.org/estimates>.
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal) (2014). *Inventario estatal forestal y de suelos. Guerrero 2013*. Zapopan, México D.F.: CONAFOR.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199,1302-1310.
- Cooper R. J. y R. C. Whitmore (1990). Arthropod sampling methods in ornithology. *Studies in Avian Biology*, 13, 29-37.
- Corcuera, P., J. y Butterfield, E. L. (1999). Bird communities of dry forests and oak woodland of western México. *Ibis*, 141, 240-255.
- Dunn, J. L y Alderfer, J. (2006). *National Geographic Field Guide to the birds of North America*. 6ª edición. Washington, D.C., E.U.A.: National Geographic.
- Echeverría, C., Cayuela, L., Manson, R. H., Coomes, D.A., Lara, A., Rey-Benayas, J. M. y Newton, A. C. (2007). Spatial and temporal patterns of forest loss and fragmentation in Mexico and Chile. En: Newton, A. C. *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes:*

The forests of montane Mexico and temperate South America (pp. 14-42) Wallingford, Oxfordshire: CABI.

-Engle, D. M., Criner, T. L., Boren, J. C., Masters, R. E. y Gregory, M. S. (1999). Response of breeding birds in the Great Plains to low density urban sprawl. *Great Plains Research*, 9, 55–73.

-Ferber, S. W., Schleuning M., Hemp A., Howell K. M y Böhning-Gaese, K. (2014). Food resources and vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 541-549.

-Frazer, G. W., Trofymow, J. A. y Lertzman, K. P., (1997). *A method for estimating canopy openness, effective leaf area index, and photosynthetically active photon flux density using hemispherical photography and computerized image analysis techniques*. Information Report BC-X-373. Victoria, Canadá: Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre, Victoria, BC.

-Ganihar, S. R. (1997). Biomass estimates of terrestrial arthropods based on body length. *Journal of Biosciences*, 22 (2), 219-224.

-García E. (1986). *Apuntes de climatología*. Quinta ed.. México: Universidad Nacional Autónoma de México.

-Gill, F. y Donsker, D. (Eds) (2019) *IOC World Bird List* (v 9.1) <http://www.worldbirdnames.org/>

González-Salazar, C., Martínez-Meyer, E. y López-Santiago, G. (2014). A hierarchical classification of trophic guilds for North American birds and mammals. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 931-941.

-Gotelli, N. J. y Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurements and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379-391.

-Greenberg, R., Bichier, P. y Sterling, J. (1997). Acacia, cattle and migratory birds in southeastern Mexico. *Biological Conservation*, 80 (3), 235-247.

- Gruner, D. S. (2003). Regressions of length and width to predict arthropod biomass in the Hawaiian Islands. *Pacific Science*, 57 (3), 325-336.
- Hammer, O., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. (2001). PAST: Palentological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4.
- Hódar, J. A. (1996). The use of regression equations for estimation or arthropod biomass in ecological studies. *Acta Ecologica*, 17 (5), 421-433.
- Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Holt, R. D. (1993). Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. En: Ricklefs, R. E. y D. Schluter (Ed.). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (pp. 77-88). Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Howell, S. N. G., y Webb, S. (1995). *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Inglaterra, U.K.: Oxford University Press.
- Hutto, R. L. (1985). Seasonal changes in the habitat distribution of transient insectivorous birds in Southeastern Arizona competition mediated? *The Auk: Ornithological Advances*, 102, 120-132.
- Hutto, R. L. (1986). Migratory landbirds in western Mexico: a vanishing habitat. *Western Wildlands*, 11, 12-16.
- Hutto, R. L. (1989). The effect of habitat alteration on migratory land birds in a west mexican tropical deciduous forest: A conservation perspective. *Conservation Biology*, 3 (2), 138-148.
- Hutto, R. L. (1990). Measuring the availability of food resources. *Studies in avian biology*, 13, 20-28.
- Hutto, R. L. (1992). Habitat distributions of migratory landbird species in western Mexico. En: Hagan III J. M. y Johnston, D. W. (Eds). *Ecology and conservation of Neotropical migrant landbirds* (221-239). Washington, D. C., E.U.A.: Smithsonian Institution Press.

- Hutto, R. L. (2010). Aspectos ecológicos únicos asociados con las aves migratorias de larga distancia del occidente de México. En: Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J. y Dirzo, R. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México (pp. 207-223). Distrito Federal, México.
- JMP (2010). Version 9. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2010.
- Johnson, M. D. (2000). Evaluation of an arthropod sampling technique for measuring food availability for forest insectivorous birds. *Journal Field Ornithology*, 71(1), 88-109.
- Johnson, M. D. y Sherry, T. W. (2001). Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology*, 70, 546–560.
- Karr, J. R. y Freemark, K. E. (1983). Habitat selection and environmental gradients: Dynamics in the “stable” tropics. *Ecology*, 64 (6), 1481-1494.
- Krebs, C. J. (1999). Ecological methodology. 2nd edition. Menlo Park, USA: Benjamin Cummings y Addison-Wesley.
- Latta, S. C., y Faaborg, J. (2001). Winter site fidelity of Prairie Warblers in the Dominican Republic. *The Condor*, 103, 455-468.
- Lee, S. M., Chao, A. (1994). Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. *Biometrics*, 50, 88-97.
- Lefebvre, G. y Poulin, B. (1996). Season abundance of migrant birds and food resources in Panamanian mangrove forests. *The Wilson Bulletin.*, 108 (4), 748-759.
- Lepczyk, C. A., Flather, C. H., Radeloff, V. C., Pidgeon, A. M., Hammer, R. B. y Liu, J. (2008). Human Impacts on Regional Avian Diversity and Abundance. *Conservation Biology*, 22 (2), 405-416.
- Levey, D. J. (1994). Why we should adopt a broader view of Neotropical migrants. *The Auk: Ornithological Advances*, 111, 233–236.

- Martin, T. E. (1985). Selection of second -growth woodlands by frugivorous migrating birds in Panama: an effect of fruit size and plant density? *Journal of Tropical Ecology*, 1, 157-170.
- Martin, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual review of ecology and systematics*, 18, 453-487.
- Martínez, M., Valencia, A. S. y Calónico, S. J. (1997). Flora de Papalutla, Guerrero y sus alrededores. *Anales del Instituto de Biología*, 68 (002), 107-133.
- MacGregor-Fors, I. y Schondube, J. E. (2011). Use of tropical dry forests and agricultural areas by Neotropical bird communities. *Biotropica*, 43 (3), 365-370.
- MacGregor-Fors, I. y Payton, M. E. (2013). Contrasting diversity values: Statistical inferences based on overlapping confidence intervals. *PLOS One*, 8(2): e56794.
- McKinney, M. L. (2008) Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, 11(2), 161-176.
- Moreno-Sanchez, R., Torres-Rojo, J.M., Moreno-Sanchez, F., Hawkins, S., Little, J. y McPartland, S. (2012). National assessment of the fragmentation, accessibility and antropogenic pressure on the forests in Mexico. *Journal of Forestry Research*, 23 (4), 529-541.
- Moya-Moreno, H. (2002). *Disponibilidad de alimento y estructura del hábitat en la distribución y abundancia de aves insectívoras en una selva baja en Estipac, Jalisco* (tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Müller-Dombois, D. y Ellenberg, H. (1974). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York, E.U.A: John Wiley and Sons.
- Mulwa, R.K., Böhning-Gaese, K. y Schleuning, M. (2012). High bird species diversity in structurally heterogeneous farmland in western Kenya. *Biotropica*, 44, 801-809.

- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo M. F., Gordillo-Martínez, A., Peterson, A. T., Berlanga-García, H. y Sánchez-González, L. A. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 476-495.
- North American Bird Conservation Initiative (NABCI) (2016). El Estado de las Aves de Norteamérica 2016. Environment and Climate Change Canada: Ottawa, Ontario. En: www.stateofthebirds.org, última consulta 10 de marzo de 2018.
- Norris, D. R., Marra, P. P., Kyser, T. K., Sherry, T. W. y Ratcliffe, L. M. (2004). Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1534), 59-64.
- Parrish, J. D., y Sherry, T. W. (1994). Sexual habitat segregation by American Redstarts wintering in Jamaica: importance of resource seasonality. *The Auk: Ornithological Advances*, 111, 38-49.
- Parrish, J. D. (1997). Patterns of frugivory and energetic condition in Nearctic Landbirds during autumn migration. *The Condor*, 99, 681-697.
- Poulin, B., Lefebvre, G. y McNeil, R. (1993). Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habitats. *Ibis*, 135, 432-441.
- Poulin, B., y Lefebvre, G. (1997). Estimation of arthropods available to birds: Effect of trapping technique, prey distribution, and bird diet. *Journal of Field Ornithology*, 68 (3), 426-442.
- Promis, A. y Cruz, G. (2009). *Fotografías Hemisféricas: un método para estimar estructuras del dosel arbóreo e iluminación en el interior del bosque*. Chile: Departamento de Silvicultura, Universidad de Chile y Waldbau Institut, Universität.
- Ralph, C. R., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F. y Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. California: US Forest Service.

- Ridgely, R. S., Allnutt, T. F., Brooks, T., McNicol, D. K., Mehlman, D. W., Young, B. E. y Zook, J. R. (2005). Digital Distribution Maps of the Birds of the Western Hemisphere, version 2.1. NatureServe, Arlington, Virginia, USA. En: <http://avesmx.conabio.gob.mx>, última consulta: 10 marzo 2018.
- Robbins, C. S., Sauer, J. R., Greenberg, R. S., y Droege, S. (1989). Population declines in North American birds that migrate to the Neotropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86 (19), 7658-7662.
- Robbins, C. S., Bruun, N. y Zim, H. S. (1996). *A guide to field identification birds of North America*. E.U.A: Golden Press.
- Rueda-Hernández, MacGregor-Fors, R. I. y Renton, K. (2015). Shifts in resident bird communities associated with cloud forest patch size in Central Veracruz, Mexico. *Avian Conservation and Ecology*, 10 (2):2.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. México, D.F.: Limusa.
- Shochat, E., Lerman, S. B., Anderies, J. M., Warren, P. S., Faeth, S. H. y Nilon, C. H. (2010). Invasion, competition and biodiversity loss in urban ecosystems. *Bioscience*, 60, 199-208.
- Sherry, T. W. (1984). Comparative dietary ecology of sympatric, insectivorous neotropical flycatchers (Tyrannidae). *Ecological Monographs*, 54 (3), 313-338.
- Sherry, T. W., Johnson, M. D. y Strong, A. M. (2005). Does winter food limit populations of migratory birds? En: Greenberg, R. y Marra, P. P. (Eds.). *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration* (414-425). Baltimore, Maryland, E.U.A: Johns Hopkins University Press.
- Smith, A. L., Salgado, J. y Robertson, R. J. (2001). Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forests of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica*, 33(1), 153-170.
- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker III, T. E. y Moskovits, D. K. (1996). *Neotropical birds: ecology and conservation*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.

- Studds, C. E. y Marra, P. P. (2005). Nonbreeding habitat occupancy and population processes: an upgrade experiment with a migratory bird. *Ecology*, 86 (9), 2380-2385.
- Van Perlo, B. (2006). *Birds of Mexico and Central America*. New Jersey, E.U.A: Princeton University Press.
- Vázquez-Reyes, L., Paz, H., Arizmendi, M. C., Godínez-Álvarez, H. O. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2017). Directional effects of biotic homogenization of bird communities in Mexican seasonal forests. *The Condor*, 119 (2), 275-288.
- Vázquez-Reyes, L., Jiménez-Arcos, V. H., SantaCruz-Padilla, S. A., García-Aguilera, R., Aguirre-Romero, A., Arizmendi, M. C. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2018). Birds in the Alto Balsas of Guerrero: diversity and ecological identity of a priority conservation area. *Revista Mexicana de biodiversidad*, 89 (2), 873-897.
- Wolda, H. (1990). Food availability for an insectivore and how to measure it. *Studies in Avian Biology*, 13, 38-43.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical Analysis*. 3ra edición. New Jersey, E.U.A.: Practice Hall.

ANEXOS

Anexo 1. Especies vegetales registradas en el gradiente de perturbación del Alto Balsas de Guerrero. Las X muestran la presencia de la especie en cada tipo de hábitat.

Espece	Selva baja caducifolia	Vegetación secundaria	Poblado
<i>Acacia cochliacantha</i>	X	X	X
<i>Acacia farnesiana</i>			X
<i>Acacia picachensis</i>	X		
<i>Amphipterygium adstringens</i>	X		
<i>Brongniartia sp</i>	X		
<i>Bursera sp. 1</i>	X		
<i>Bursera sp. 2</i>	X		
<i>Bursera sp. 3</i>	X		
<i>Bursera sp. 4</i>	X		
<i>Bursera sp. 5</i>	X		
<i>Bursera sp. 6</i>	X		
<i>Bursera sp. 7</i>	X		X
<i>Caesalpinia coriaria</i>			X
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>			X
<i>Ceiba aesculifolia</i>	X		
<i>Ceiba parvifolia</i>	X		
<i>Crescentia alata</i>	X		
<i>Cyrtocarpa procera</i>	X		
<i>Exostema caribaeum</i>	X		
<i>Gossypium sp.</i>	X		
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	X	X	X
<i>Hippocratea celastroides</i>	X		
<i>Lisiloma microphyllum</i>	X		X
<i>Lysiloma tergemina</i>	X		
<i>Lysiloma tergeminum</i>			X
<i>Melia azedarach</i>			X

<i>Microlobius foetidus</i>				X
<i>Mimosa benthamii</i>				X
<i>Mimosa polyantha</i>	X		X	X
<i>Opuntia decumbens</i>	X			
<i>Otopappus epalaceus</i>	X			
<i>Pachycereus weberi</i>	X			
<i>Pithecellobium dulce</i>				X
<i>Randia</i> sp.	X			
<i>Ricinus communis</i>				X
<i>Tabebuia</i> sp.	X			
<i>Waltheria indica</i>				X
<i>Ziziphus amole</i>				X

Anexo 2. Lista de aves insectívoras registradas por tipo de hábitat. Se indica la categoría de residencia como: M= migratoria, R= residente (Ridgely et al., 2005). Los valores corresponden al promedio de individuos por parcela (ipp). El arreglo taxonómico responde a los criterios de la IOC (Gill y Donsker, 2019).

Especie	Categoría de residencia	Selva baja caducifolia	Vegetación secundaria	Poblado
CUCULIFORMES				
Cuculidae				
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	R		0.1	0.1
<i>Piaya cayana</i>	R	0.05		
PICIFORMES				
Picidae				
<i>Melanerpes chrysogenys</i>	R	0.4	0.1	0.05
PASSERIFORMES				
Tyrannidae				
<i>Myiopagis viridicata</i>	R		0.05	
<i>Camptostoma imberbe</i>	R		0.05	
<i>Contopus</i> sp.	M			0.05
<i>Empidonax minimus</i>	M		0.05	
<i>Pyrocephalus obscurus</i>	R			0.05
<i>Pitangus sulphuratus</i>	R		0.2	
<i>Tyrannus melancholicus</i>	R	0.1	0.4	0.55
<i>Myiarchus</i> sp.	R	0.1	0.05	0.05
<i>Myiarchus cinerascens</i>	M	0.9	0.2	0.05
<i>Myiarchus nuttingi</i>	R	0.05		
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	R	0.05		
Vireonidae				
<i>Vireo bellii</i>	M			0.15
<i>Vireo gilvus</i>	M			0.15
Troglodytidae				
<i>Thryophilus pleurostictus</i>	R	0.05		

Poliptilidae				
<i>Poliptila caerulea</i>	M	1.45	2.5	2.05
<i>Poliptila albiloris</i>	R	0.1	0.05	
Mimidae				
<i>Mimus polyglottos</i>	R			0.05
Turdidae				
<i>Turdus rufopalliatus</i>	R			0.1
Icteriidae				
<i>Icteria virens</i>	M			0.1
Icteridae				
<i>Icterus pustulatus</i>	R	0.3	0.75	0.75
<i>Icterus spurius</i>	M		0.05	0.05
Parulidae				
<i>Leiothlypis luciae</i>	M		0.15	
<i>Leiothlypis virginiae</i>	M		0.1	0.1
<i>Setophaga auduboni</i>	M			0.4
<i>Cardellina pusilla</i>	M			0.05
Cardinalidae				
<i>Pheucticus melanocephalus</i>	R			0.05

Anexo 3. Abundancia promedio de artrópodos (Individuos promedio por parcela) por orden y por tipo de hábitat.

Orden	Selva baja caducifolia	Vegetación secundaria	Poblado
Araneae	2.6	2.05	4
Coleoptera	3.05	5.9	2.35
Diptera	0.15	0.05	0.15
Hemiptera	1.30	5.90	2.6
Homoptera	1.6	1	3.25
Hymenoptera	0.45	2.6	6.1
Larva	0.4	0.85	0.85
Lepidoptera	0	0	0.05
Neuroptera	0	0.05	0.1
Orthoptera	0.05	0.05	0
Prostigmata	0	0.45	0
Tysanoptera	0.00	0.05	0.3

Anexo 4. Biomasa de artrópodos en gramos por orden y tipo de hábitat.

Orden	Selva baja caducifolia	Vegetación secundaria	Poblado
Araneae	0.35 ± 0.11	0.13 ± 0.08	0.13 ± 0.10
Coleoptera	5.69 ± 7.03	1.29 ± 1.57	0.09 ± 0.07
Diptera	0.02 ± 0.03	0.005 ± 0.01	0.02 ± 0.02
Hemiptera	0.18 ± 0.27	0.05 ± 0.03	0.10 ± 0.11
Homoptera	0.14 ± 0.15	0.17 ± 0.16	0.12 ± 0.08
Hymenoptera	0.05 ± 0.02	0.08 ± 0.07	0.10 ± 0.06
Larva	0.46 ± 0.67	0.08 ± 0.07	0.05 ± 0.04
Lepidoptera	0	0	0.0004 ± 0.0008
Neuroptera	0	0.007 ± 0.02	0.02 ± 0.04
Orthoptera	0.03±0.06	0.05 ± 0.12	0
Prostigmata	0	0.005 ± 0.01	0
Tysanoptera	0	0.0004 ± 0.0008	0.001 ± 0.002