



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**Efectos de la composición y configuración
espacial del paisaje sobre la diversidad de aves de
la Selva Lacandona, Chiapas**

TESIS

QUE PARA OPTAR EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
Biología Ambiental

PRESENTA:
Emilia Carrara Castilleja

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
Dr. Víctor Arroyo Rodríguez
Centro de Investigaciones en Ecosistemas

COMITÉ TUTOR:
Dr. Jorge E. Schondube Friedewold
Centro de Investigaciones en Ecosistemas
Dr. Jorge H. Vega Rivera
Instituto de Biología

MÉXICO, D.F. FEBRERO 2014



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

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de octubre del 2013, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestra en Ciencias Biológicas de la alumna **Emilia Carrara Castilleja** con número de cuenta **512011974** con la tesis titulada: **"Efectos de la composición y configuración espacial del paisaje sobre la diversidad de aves de la Selva Lacandona, Chiapas"** bajo la dirección del Dr. Víctor Arroyo Rodríguez.

Presidente:	Dra. Bertha Patricia Escalante Pliego
Vocal:	Dr. Federico Escobar Sarria
Secretario:	Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold
Suplente:	Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Suplente:	Dra. Katherine Renton

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 17 de enero del 2014.

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

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por mi formación académica y la posibilidad de seguir creciendo como profesional.

A CONACyT por el apoyo económico, sin el cual la realización de mis estudios de maestría no habría sido posible.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, DGAPA, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM (proyecto IA-203111 e IB-200812) y al Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, por haber financiado este proyecto.

Al Dr. Víctor Arroyo Rodríguez, mi director de tesis, por su apoyo, su dirección y reflexiones a lo largo de este proceso. Por mantenerme siempre positiva e inspirada por este proyecto y por esta profesión.

Al comité tutorial, Dr. Jorge E. Schondube y el Dr. Jorge H. Vega por su apoyo y colaboración a lo largo de este proceso y por las críticas y sugerencias que ayudaron a mejorar este manuscrito.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi familia. Mis papás Aida y Peter, por su constante motivación en los momentos difíciles y su apoyo incondicional en esta etapa. A mis hermanos, Julián y Luciano, por acompañarme siempre en mis aventuras. A Giovanni por mantenerme a flote en los momentos de crisis y recordarme de lo que soy capaz, y a Mariana por la diversión lejos de la ciencia.

Un agradecimiento muy especial a las personas de Loma Bonita, Chiapas. A Audón, Marta, Gil, Jorge, José, Mary, Hiromi, Jeny, Yuni, y los niños.....por hacernos parte de sus familias y su vida durante nuestra estancia.

A la Dra. Lenore Fahrig y a Sandra Martins, de la Universidad de Carleton, Ottawa. Por sus comentarios, participación y críticas, que ayudaron en gran medida a la realización de este proyecto.

Y por último, a mis compañeros de laboratorio. Por todos los momentos compartidos en nuestra travesía por la selva que nos formaron como profesionales, pero sobre todo como personas.

ÍNDICE

Resumen.....	I
Abstract.....	II
1. Introducción.....	1
2. Objetivos.....	7
3. Antecedentes.....	8
3.1. Las aves y los estudios de fragmentación	
3.2. La Selva Lacandona	
4. Hipótesis y predicciones.....	12
5. Metodología.....	14
5.1. Área de estudio	
5.2. Caracterización de los Paisajes de estudio	
5.3. Muestreo de aves	
5.4. Análisis de datos	
6. Resultados.....	20
6.1. Respuesta de las especies a la configuración del paisaje	
6.2. Similitud composicional asociada a la estructura de los paisajes	
7. Discusión.....	27
7.1. La diversidad y las escalas	
7.2. Respuestas diferenciales de los gremios de aves a la estructura del paisaje	
8. Conclusiones.....	34
9. Literatura citada.....	36
10. Anexo.....	44

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Cobertura de la Muestra. Se indica el número de especies (S) observado en cada uno de los 20 sitios/fragmentos de muestreo y la cobertura de la muestra estimada para cada uno (en base a Chao & Jost 2012). Con asterisco se destacan los valores menores al 60%. **18**

Tabla 2. Especies de aves registradas en 17 fragmentos (FF) dentro de la Región de Marqués de Comillas y en tres áreas de bosque continuo (BC) dentro de la Reserva de Montes Azules, en Chiapas, México. El número de puntos de conteo donde fue registrada cada especie y la proporción de sitios (en paréntesis) ocupados por la misma se indican en cada columna. **20**

Tabla 3. Resultados de la selección de la inferencia de multi modelos con base al promedio de los parámetros de los estimadores (β) y su varianza incondicional (VI). Se muestran los valores de los tres gremios para dos componentes de diversidad (α y β) y dentro de las dos escalas analizadas (100 ha y 500 ha). El signo del estimador indica la dirección de la asociación entre cada factor y la variable de respuesta. **25**

Tabla 4. Similitud composicional asociada a los atributos del paisaje (Prueba de Mantel), con base al índice de similitud de Jaccard. El análisis se realizó para cada atributo del paisaje y para cada gremio a las dos escalas (100 y 500 ha). **36**

Apéndice I. Correlación entre los distintos atributos espaciales del paisaje. Se muestra el valor de correlación (r-Pearson) indicando su significancia: n.s = no significativo ($p > 0.05$), * $p < 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$. Entre paréntesis el Factor de Inflación de la Varianza (VIF). Como un subíndice en cada factor se indica la escala a la que fue evaluado (i.e. dentro de paisajes de 100 o 500 ha). **43**

Figura 1. Área de estudio con los 17 fragmentos seleccionados en la Región de Marqués de Comillas y los tres sitios control en la Reserva de la Biósfera Montes Azules. Cada sitio muestra los dos buffer generados (100 y 500 ha), dentro de los cuales se caracterizaron los atributos del paisaje. En la parte superior derecha se muestra la configuración de uno de los paisajes (modificado de Garmendia *et al.* 2013). **15**

Figura 2. Asociación entre los atributos del paisaje y la diversidad (α y β) para los tres gremios de aves en 17 fragmentos y tres áreas control en la selva Lacandona, Chiapas, México. Se muestra la suma de los pesos de AIC para cada atributo del paisaje ($\sum W_i$) dentro del conjunto de modelos con 95% de confianza (gris), así como dentro de los modelos con un $\Delta AIC < 2$ (negro). $\sum W_i$ indica la fuerza de la asociación entre cada atributo del paisaje y la diversidad de aves. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación de cada variable de respuesta (ver valores en Tabla 3). Se realizaron dos análisis, uno considerando paisajes de 100 ha y otro a escala de 500 ha. En cada caso, se indica también el porcentaje de devianza explicada por los modelos completos. Atributos: BS, porcentaje de bosque secundario en la matriz; B, densidad de borde; NP, número de fragmentos (grado de fragmentación); y BM, porcentaje de cobertura forestal de bosque maduro. **23**

RESUMEN

El extenso e intenso cambio de uso de suelo ha resultado en la deforestación y fragmentación de los bosques tropicales alrededor del mundo. Estas alteraciones amenazan el mantenimiento de la diversidad biológica. Para poder diseñar estrategias de conservación efectivas, es crucial realizar estudios a escala de paisaje que nos permitan evaluar de manera independiente el impacto que pueden tener atributos como la pérdida de cobertura forestal, el incremento en el número de fragmentos (fragmentación *per se*), la densidad de borde, la conectividad o la permeabilidad de la matriz sobre las especies. En este estudio se analizó el efecto de cuatro atributos del paisaje (cobertura forestal, grado de fragmentación, densidad de borde y porcentaje de bosque secundario en la matriz) sobre la diversidad de aves en una región fragmentada de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Por medio de puntos de conteo sin radio fijo se muestrearon las comunidades de aves en 20 sitios, 17 parches de bosque dentro de la región de Marqués de Comillas y tres sitios de referencia dentro de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules. Los atributos del paisaje fueron caracterizados a dos escalas: 100 y 500 ha. Se registraron un total de 84 especies pertenecientes a 23 familias, y la comunidad se dividió en tres gremios: especialistas de interior de bosque, generalistas de dosel y generalistas de sotobosque-terrestres. Aunque la respuesta de las especies a la configuración del paisaje fue débil, la diversidad dentro de los fragmentos (α) respondió de manera más significativa a los cambios en el paisaje que el recambio de especies (diversidad β). Los tres gremios respondieron más fuertemente a los cambios en el paisaje de 100 ha, que en el de 500 ha. La diversidad α de aves especialistas estuvo principalmente y positivamente asociada al porcentaje de cobertura forestal remanente; sin embargo, también estuvo positivamente asociada a la fragmentación y la densidad de borde, y negativamente asociada al porcentaje de bosque secundario en la

matriz. La diversidad de aves generalistas de dosel incrementó en paisajes más fragmentados, con mayor porcentaje de bosque secundario en la matriz, y con menor cobertura forestal remanente; mientras que las generalistas de sotobosque sólo estuvieron relacionadas de forma negativa con el porcentaje de cobertura forestal remanente y con el porcentaje de bosque secundario en la matriz. Los resultados indican que el gremio de las aves especialistas es el más susceptible a la pérdida de hábitat, mientras que la fragmentación parece tener un efecto positivo (cuando significativo) en todos los casos. Para mantener la diversidad de aves de la región es necesario mantener altos niveles de cobertura forestal en el paisaje, así como bosques secundarios en la matriz.

ABSTRACT

The extensive and intensive land use change has resulted in deforestation and fragmentation of tropical forests around the world. These changes threaten the maintenance of biological diversity. In order to design effective conservation strategies, it is crucial to conduct landscape-scale studies that allow us to independently assess the impact that attributes such as loss of forest cover, the increase in the number of fragments (fragmentation per se), edge density, connectivity or permeability of the matrix can have on the species. In this study we examined the effect of four landscape attributes (forest cover, fragmentation degree, edge density and percentage of secondary forest in the matrix) on the diversity of birds in a fragmented region of the Lacandona rainforest, Chiapas, Mexico. We sampled bird communities using point counts without fixed radius at 20 sites, 17 forest patches within the region of Marqués de Comillas and 3 control sites within the Biosphere Reserve of Montes Azules. The landscape attributes were characterized at two scales: 100 and 500 ha. We recorded a total of 84 species belonging to 23 families, and the community was divided into three guilds: forest interior specialists, canopy generalists and understory -terrestrial generalist. Although the response of species to landscape configuration was weak, the diversity within the fragments (α) was more strongly related to changes in the landscape than species turnover (β diversity). The three guilds responded more strongly to changes in the landscape of 100 ha. The α diversity of specialists birds was mainly, and positively associated with percentage of remaining forest cover, however, was also positively associated with fragmentation and edge density, and negatively associated with the percentage of secondary forest in the matrix. Diversity of canopy generalist increased in fragmented landscapes, with greater percentage of secondary forest in the matrix, and less remaining forest cover, while the understory generalists were only negatively related to the

percentage of remaining forest cover and the percentage of secondary forest in the matrix. The results indicate that the guild of specialist is the most susceptible to habitat loss, while fragmentation appears to have a positive effect (if significant) in all cases. To maintain the diversity of birds in the region is necessary to maintain high levels of forest cover in the landscape, as well as secondary forests in the matrix.

1. INTRODUCCIÓN

El extenso e intenso cambio de uso de suelo, así como la extracción de madera y otros recursos no forestales han resultado en la deforestación y fragmentación de los bosques tropicales alrededor del mundo (FAO 2011). Estos procesos amenazan el mantenimiento de la diversidad biológica (Wilcove 1985; Jullien & Thiollay 1996; Turner 1996; Fahrig 2003), por lo que es fundamental evaluar la respuesta de las especies a la alteración del hábitat para desarrollar estrategias de conservación y manejo más adecuadas. Aunque este tema ha recibido cada vez más atención (Haila 2002; Fahrig 2003; Gardner *et al.* 2009; Melo *et al.* 2013), continua siendo controversial ya que existen importantes limitaciones desde el punto de vista teórico y metodológico (Fahrig 2003; Lindenmayer *et al.* 2008; He & Hubbell 2011).

A escala del paisaje, la pérdida y fragmentación de los bosques alteran la composición (i.e. tipos de coberturas) y la configuración espacial (i.e. arreglo espacial de cada una de las coberturas) del paisaje (Dunning *et al.* 1992). En algunas zonas tropicales, la matriz que rodea los fragmentos de vegetación original puede ser muy homogénea. Este es el caso de algunos paisajes de la Mata Atlántica y la Amazonía (Brasil), dominados por campos agrícolas de caña de azúcar (e.g. Santos *et al.* 2008) o pastizales (e.g. Laurance *et al.* 2002). Sin embargo, en algunas regiones de Mesoamérica, los paisajes suelen ser más heterogéneos, con matrices compuestas por pastizales, diversos campos agrícolas y asentamientos humanos (e.g. Daily *et al.* 2003; Cerezo *et al.* 2010). En relación a la configuración, la fragmentación conlleva a la pérdida de bosque, la reducción en el tamaño de los fragmentos remanentes, la creación de bordes (i.e. entre los componentes de la matriz y los remanentes de vegetación original), así como la pérdida de conectividad. Sin embargo, el porcentaje de cobertura forestal remanente, el número de fragmentos

(fragmentación *per se*), la densidad de borde y la conectividad pueden ser muy variables entre paisajes (Fahrig 2003; Ewers & Didham 2006; Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2009). Puesto que cada uno de estos cambios en el paisaje puede tener impactos diferentes sobre la biodiversidad, es necesario realizar estudios a escala del paisaje (i.e. utilizar el paisaje como unidad de análisis) que nos permitan evaluar el efecto independiente que cada uno de estos factores tiene sobre la diversidad y composición de especies (Fahrig 2003).

A pesar de lo anterior, la mayoría de los estudios en paisajes fragmentados han sido llevados a cabo a escala de fragmento (i.e. utilizan el fragmento como unidad de análisis), y no evalúan el efecto de las características del paisaje en el cual están inmersos (Fahrig 2003). Los estudios a escala de paisaje se han enfocado en evaluar el impacto de la configuración espacial del paisaje sobre la biodiversidad adoptando, principalmente, el modelo fragmento-matriz, que asume que las especies sólo pueden existir en los fragmentos de hábitat, mientras que la matriz que los rodea es un lugar inhóspito e inutilizable para las especies (Haila 2002). Evidencias recientes indican, sin embargo, que las especies pueden utilizar diferentes coberturas del paisaje, incluyendo fragmentos de vegetación original, bosques secundarios, campos de cultivo y asentamientos humanos. Puesto que cada una de estas coberturas puede tener efectos diferentes sobre las especies (Fahrig 2003; Ewers & Didham 2006; Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2009), es crucial evaluar el impacto que tiene la composición del paisaje sobre la biodiversidad (Fahrig *et al.* 2011). En este sentido, los estudios a escala de paisaje permiten no sólo distinguir el efecto de la composición, sino de la configuración espacial, evaluando de manera independiente el impacto que pueden tener atributos tan relevantes como pérdida de cobertura forestal, la fragmentación *per se*, la densidad de borde o la conectividad.

Los bosques tropicales contienen las comunidades biológicas más diversas en ecosistemas terrestres. Por tanto, la pérdida y fragmentación de estos ecosistemas está

resultando en que una proporción cada vez mayor de la biodiversidad global se encuentre habitando parches de bosque embebidos en paisajes dominados por actividades agrícolas (Perfecto & Vandermeer 2008; Gibson *et al.* 2011). En estos ambientes emergentes, las especies se enfrentan a una gran cantidad de amenazas, muchas de ellas relacionadas con los cambios en composición y configuración espacial del paisaje (Fischer & Lindenmayer 2007), los cuáles pueden alterar procesos claves como la reproducción, dispersión y distribución de las especies (Smith *et al.* 2011).

Paisajes estructuralmente complejos (i.e. con matrices más heterogéneas) pueden soportar más especies que paisajes simples (i.e. con matrices homogéneas), lo que implica que parches de hábitat en paisajes complejos reciben una mayor diversidad de colonizadores potenciales del pool total de especies en comparación con los parches de hábitat del mismo tamaño en paisajes menos complejos (Tschardtke *et al.* 2012). Esto puede deberse a que algunos elementos de la matriz en paisajes estructuralmente más complejos (e.g. cercas vivas, campos de cultivo arbolados, bosques secundarios) pueden favorecer el movimiento de las especies entre parches (revisado por Fahrig 2007) al incrementar la conectividad del paisaje. La homogeneización de la matriz de un paisaje tiende a disminuir la conectividad del mismo, aislando a las poblaciones y modificando las dinámicas de colonización y extinción locales (Hanski 1999). La transformación de una matriz compleja en una simple, además de la pérdida de conectividad, modifica la disponibilidad de recursos dentro de la matriz, alterando procesos como la complementación y suplementación del paisaje; fundamentales para la persistencia de especies en paisajes fragmentados (ver Dunning *et al.* 1992).

En relación al movimiento y distribución de las especies en paisajes fragmentados, la intensificación agrícola, además de eliminar el hábitat nativo y provocar la desaparición de especies a nivel local, también puede alterar los patrones de diferenciación

composicional entre sitios (diversidad β). Este componente de la diversidad determina el número de especies que puede acumular un sitio o región determinada (Flohre *et al.* 2011), por lo que es clave para entender cómo se organiza y mantiene la diversidad a diferentes escalas espaciales (Condit *et al.* 2002; Flohre *et al.* 2011; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013). La evidencia que existe sobre los cambios en diversidad β en paisajes fragmentados es escasa, pero sugiere que puede aumentar o disminuir. Por ejemplo, la proliferación de unas pocas especies generalistas en paisajes fragmentados puede promover la homogenización de la comunidad (i.e. pérdida de diversidad β) a diferentes escalas (Karp *et al.* 2012; revisado por Tabarelli *et al.* 2012). Sin embargo, la limitación en la dispersión y en la distribución espacial de las especies en paisajes tropicales fragmentados también puede incrementar la diversidad β , promoviendo la diferenciación composicional entre parches de bosque y entre paisajes (Hubbell 2001; Karp *et al.* 2012; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013).

Se ha propuesto que la pérdida de hábitat es el principal motor de cambio de la biodiversidad, sobre todo en paisajes fragmentados (Trzcinski *et al.* 1999; Fahrig 2003, 2013). A medida que el hábitat es removido del paisaje, se reduce el tamaño de los parches de hábitat remanentes y se incrementa el aislamiento entre éstos (Andrén 1994). Estos procesos pueden resultar en la pérdida de especies o la reducción en el tamaño y modificación en la estructura de sus poblaciones (With 1997; Fahrig 2003). Al eliminar el hábitat de un paisaje también disminuyen o se eliminan las fuentes de recursos y refugios, modificándose las cadenas tróficas (Estes *et al.* 2011). Además, la escasez de recursos en fragmentos (e.g. Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2006) puede ‘forzar’ a los individuos a salir de éstos en la búsqueda de recursos alternativos (Asensio *et al.* 2009), lo que puede aumentar su vulnerabilidad ante depredadores y cazadores.

En este sentido, el tipo de matriz que rodea a los fragmentos de bosque original juega un papel determinante en el mantenimiento de la diversidad en estos paisajes. Las

matrices compuestas por bosque secundario pueden promover la recolonización de parches de vegetación original, y funcionar como hábitat para algunas especies especialistas de bosque (Stouffer & Bierregaard 1995; Pardini *et al.* 2005). A pesar de que las especies tienen respuestas diferentes a las modificaciones del hábitat, de manera general, la biodiversidad disminuye en el gradiente de “calidad” de coberturas, que va del bosque original, al bosque secundario, plantaciones, cultivos y pastizales (Basset *et al.* 2008; Philpott *et al.* 2008). Por lo tanto, matrices que estén conformadas principalmente por bosques secundarios y otro tipo de coberturas arbóreas pueden representar áreas más permeables al movimiento de individuos que matrices conformadas por coberturas no arbóreas (e.g. pastizales, cultivos agrícolas) (Lamb *et al.* 2005; Scales & Marsden 2008).

A diferencia de lo reportado para la pérdida de hábitat, los efectos de la fragmentación sobre las poblaciones y las comunidades son, en general, menos conocidos. Estudios empíricos sugieren que la fragmentación *per se* puede tener impactos tanto positivos como negativos o neutros sobre la biodiversidad (Fahrig 2003). La fragmentación del hábitat reduce la conectividad del paisaje, pero los efectos de este cambio espacial sobre la diversidad dependen no sólo de la distancia geográfica entre parches de hábitat, sino también del tipo y composición de la matriz, así como de la capacidad de las especies de cruzar los bordes y moverse a través de la matriz (Schtickzelle & Baguette 2003; Baum *et al.* 2004; Antongiovanni & Metzger 2005; Bender & Fahrig 2005; Uezu *et al.* 2008). La fragmentación también incrementa la cantidad de borde en el paisaje, en los cuales se han reportado cambios bióticos y abióticos muy importantes, particularmente en bosques tropicales (Murcia 1995). Estos cambios se han denominado “efectos de borde”, y son considerados como importantes en el proceso de reestructuración de comunidades de flora y fauna en paisajes tropicales fragmentados (Didham *et al.* 1998; Restrepo & Gomez 1998; Oliveira *et al.* 2004; Pardini 2004; Laurance 2008). Es por esta razón que Fahrig (2003)

argumenta que en bosques tropicales la fragmentación quizás representa una amenaza mayor para la biodiversidad que la pérdida de hábitat. Sin embargo, esta hipótesis no ha sido probada en aves (pero ver estudios con mamíferos: Thornton *et al.* 2011; Garmendia *et al.* 2013; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013).

2. OBJETIVOS

Evaluar el efecto de la composición y configuración espacial del paisaje sobre la diversidad de aves de la selva Lacandona, Chiapas.

Objetivos particulares

1. Identificar los atributos espaciales del paisaje (e.g., número de fragmentos, cobertura forestal, densidad de borde y permeabilidad de la matriz) que están más fuertemente asociados con la diversidad alfa y beta de aves dentro de los sitios.
2. Identificar si la asociación entre la diversidad de aves y los atributos espaciales del paisaje difieren entre grupos funcionales.
3. Identificar los atributos espaciales del paisaje que están más fuertemente asociados con el recambio de especies entre paisajes.

3. ANTECEDENTES

3.1 Las aves y los estudios de fragmentación

De las casi 10,000 especies de aves reconocidas en el mundo, más de la mitad se encuentran en los bosques tropicales. Estos organismos son de crucial importancia para el mantenimiento del ecosistema ya que juegan papeles ecológicos de gran importancia, como la polinización (Stiles 1985; Sekercioglu 2006), la dispersión de semillas (Janzen 1970; Debussche & Isenmann 1989), depredación de semillas (Mercival *et al.* 2002) y depredación de animales (Stratford & Stouffer 1991), entre otras. Por tanto, identificar y entender la respuesta de las aves a los cambios en el paisaje tiene implicaciones ecológicas y de conservación muy importantes.

La evidencia sobre este tema muestra resultados contrastantes, por lo que no existe un patrón general de respuesta que nos permita identificar la importancia relativa de la composición y configuración del paisaje para las aves en paisajes antropogénicos (McGarigal & McComb 1995; Villard *et al.* 1999; Fahrig 2003; Westphal *et al.* 2003). A parte de pocos estudios (e.g. Proyecto de Dinámicas Biológicas de Bosques Fragmentados BDFBP; Martensen *et al.* 2008; Cerezo *et al.* 2010), las investigaciones acerca del efecto de la fragmentación del hábitat en aves del Neotropico, particularmente a escala de paisaje, son prácticamente inexistentes, ya que la mayoría de los estudios están orientados a escala local.

Los pocos estudios que existen a escala de paisaje son mayoritariamente teóricos o de modelación, y la mayoría de los estudios de campo realizados con aves han sido llevados a cabo en bosques templados (revisado por Fahrig 2003). Los resultados de estos estudios no pueden ser extendidos de manera directa a las aves tropicales, ya que éstas poseen

historias evolutivas y de vida diferentes (Cerezo *et al.* 2010), lo que las convierte en vulnerables a diferentes tipos de amenazas que las consideradas para aves de regiones templadas (Stratford & Robinson 2005). Por ejemplo, los datos disponibles sugieren que algunas especies tropicales pueden ser mucho más vulnerables a la fragmentación *per se* que las especies templadas (Stouffer & Bierregard 1995; Fahrig 2003).

Los pocos estudios realizados con aves tropicales han encontrado respuestas muy variables, incluso opuestas, ante los mismos atributos del paisaje (*e.g.* Dunford & Freemark 2005; Smith *et al.* 2011). Por ejemplo, la respuesta a la fragmentación puede variar incluso dentro de una misma región (ver Cerezo *et al.* 2010), con algunas especies asociadas positivamente con el grado de fragmentación en el paisaje y otras especies asociadas de manera negativa. Stouffer & Bierregard (1995) encuentran que la riqueza de aves insectívoras de sotobosque disminuye drásticamente cuando se incrementa el aislamiento del fragmento. Y hay evidencias de que tanto los efectos de borde (*e.g.* Banks-leite *et al.* 2010) como la pérdida de conectividad (*e.g.* Martensen *et al.* 2008) tienen un impacto negativo sobre las aves tropicales. Sin embargo, los efectos de la fragmentación *per se* (*i.e.*, número de fragmentos) no han sido identificados claramente.

El efecto de la matriz sobre las aves también es poco conocido. Los pocos estudios que lo evalúan han encontrado que cuando la matriz está principalmente conformada por coberturas arbóreas secundarias (*e.g.* Stouffer & Bierregard 1995) las especies tienen mayor facilidad de movimiento, mientras que matrices abiertas pueden inhibir el movimiento de las mismas (Castellón & Sieving 2005). Sin embargo, la mayoría de los estudios se centran en una especie o un grupo reducido de especies y pocos analizan la comunidad total del paisaje. De igual manera, la mayoría trabaja únicamente dentro de un solo paisaje, pocos estudios analizan el efecto de éstos atributos entre paisajes y más aún a diferentes escalas (pero ver Cerezo *et al.* 2010). Por lo tanto, como argumenta Cerezo *et al.*

(2010), los estudios a escala de paisaje sobre los efectos de la configuración del hábitat en las aves del Neotrópico son aún escasos. Es importante en estos estudios poder distinguir entre los efectos de la pérdida de hábitat pura y la fragmentación *per se* al analizar las respuestas de la comunidad de aves, debido a que las recomendaciones resultantes de manejo y conservación pueden diferir (Schmiegelow & Mönkkönen 2002).

Una recomendación complementaria para estudios que aborden los efectos de la configuración del paisaje en aves es la división de la comunidad en gremios, ya que las características de las especies tales como los tamaños corporales, su habilidad para utilizar diferentes tipos de bosque, las abundancias relativas y los tipos de explotación de recursos (e.g. insectívoros de sotobosque y aves terrestres grandes), pueden determinar la vulnerabilidad de las especies a la modificación humana de los hábitats naturales (Willis 1979; Goerck 1997; Renjifo 1999; Ribon *et al.* 2003; Henle *et al.* 2004). Por lo tanto la clasificación de especies en grupos funcionales puede ayudar a asociar características de las especies con su sensibilidad a la fragmentación del hábitat, y por lo tanto, ser útil para definir planes de manejo de paisajes que beneficie a los grupos más vulnerables.

3.2. La Selva Lacandona

La selva Lacandona, Chiapas, es el mayor remanente de selva tropical húmeda de México, pero en las últimas décadas ha sido deforestada y fragmentada (Mendoza & Dirzo 1999), y las prácticas actuales de uso de suelo han dejado un mosaico de áreas abiertas, áreas en regeneración y parches inalterados de vegetación tropical a lo largo de toda la región. El estado de Chiapas alberga la mayor diversidad de vertebrados de México, con un total de 656 especies de aves, que representan el 64% de la diversidad de aves del país y 7% de la diversidad de aves mundial (Palomera-García *et al.* 1994). La mayor parte de esta

diversidad está localizada en la selva Lacandona (34%). Esta región es considerada prioritaria para la conservación de la biodiversidad según la CONABIO, debido a su riqueza biológica cultural y paisajística (Arriaga *et al.* 2000). Desafortunadamente, la deforestación y fragmentación de la región ha forzado a muchas especies a ocupar fragmentos de diferente tamaño, forma y con diferente nivel de aislamiento.

Estudios sobre el efecto que estos cambios han tenido en la biodiversidad de la selva Lacandona son escasos, aunque existen trabajos que han evaluado el efecto de atributos del paisaje y de la fragmentación *per se* sobre poblaciones de monos aulladores (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013) y mamíferos terrestres medianos y grandes (Garmendia *et al.* 2013). Sin embargo, en lo que respecta a las aves, aunque unos pocos estudios han evaluado el uso de diferentes elementos del paisaje (*e.g.* árboles aislados, cercas vivas, vegetación riparia, fragmentos de selva) por las aves de esta región (Iñigo-Elias 1991; Greenberg 1993, 1996; Warkentin *et al.* 1995), ningún trabajo ha probado el impacto independiente que tienen diferentes atributos de la configuración espacial del hábitat en el paisaje (*e.g.* cantidad de hábitat, número de fragmentos, conectividad, tipo de matriz) sobre la diversidad y distribución de aves. Es por esto que en el presente proyecto se realizará este análisis por primera vez. Esta información es necesaria para sugerir estrategias de manejo encaminadas a la conservación de este grupo taxonómico en esta y (potencialmente) otras reservas Mesoamericanas (*e.g.* dentro del Corredor Biológico Mesoamericano). Mediante la conservación de estas especies, lograremos proteger también procesos ecológicos clave (*e.g.* dispersión de semillas) que permiten el mantenimiento y regeneración de estos bosques tropicales.

4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

1. Puesto que la región mantiene un gran porcentaje de cobertura forestal remanente (> 40%), y la respuesta de las especies a los cambios en la configuración del paisaje suelen ser mayores en paisajes con menor cobertura forestal (típicamente < 30%; Andrén 1994; Uezu & Metzger 2011), se espera encontrar relaciones débiles entre los atributos espaciales del paisaje y la diversidad de aves.
2. A pesar de lo anterior, se espera que paisajes con mayor cobertura forestal, con mayor conectividad y con matrices más permeables (i.e. con mayor porcentaje de bosques secundarios) favorezcan el movimiento de individuos a través del paisaje e incrementen la disponibilidad de recursos alimenticios y de refugios. Por tanto, se espera que estos atributos del paisaje estén positivamente asociados con la diversidad de aves.
3. Dado que las especies tienen diferentes requerimientos de hábitat y distinta capacidad de dispersión a través de la matriz, los atributos del paisaje que predicen su diversidad en la región diferirán entre grupos funcionales. La habilidad de las especies para utilizar los hábitats de la matriz puede afectar su vulnerabilidad en paisajes fragmentados (Gascon *et al.* 1999). Especies que son capaces de explotar hábitats secundarios pueden tener una mayor probabilidad de sobrevivencia. Así, se espera que las especies “especialistas de interior de bosque” estén más fuertemente asociadas con la cobertura forestal (asociación positiva) y con la fragmentación y densidad de borde (asociación negativa), mientras que las especies “generalistas de dosel y las

generalistas terrestres” estarán positivamente asociadas a la permeabilidad de la matriz y a la fragmentación.

4. En paisajes con una alta cantidad de cobertura remanente, mayor conectividad y una matriz más arbolada existirá un mayor intercambio de individuos en las comunidades, por lo que esperamos que el recambio de especies (diversidad beta) sea menor, particularmente en las especies generalistas.

5. METODOLOGÍA

5.1. Área de estudio

La investigación se llevó a cabo en la selva Lacandona, Chiapas, México (16°05'58'' N, 90°52'36'' W). El clima es cálido y húmedo, con una temperatura media anual de 18-24 °C y una precipitación media anual de 2881 mm. El muestreo se realizó en dos áreas separadas por el río Lacantún: la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA, lado oeste) y la Región de Marqués de Comillas (RMC, lado este). Con ayuda de información cartográfica, se seleccionaron 17 fragmentos de bosque maduro que van de 3 a 80ha dentro de RMC separados entre sí por al menos 2 km de distancia, y tres áreas control dentro de la RBMA (100% de cobertura forestal) separadas > 4 km entre sí y ubicadas a más de 1 km del borde con el río Lacantún (Fig. 1).

5.2 Caracterización de los Paisajes de estudio

Para evaluar la configuración espacial del paisaje alrededor de cada sitio de muestreo se utilizaron imágenes SPOT recientes (marzo 2011). Con el programa GIS GRASS (GRASS 2001) se caracterizó la configuración espacial de cada paisaje a dos escalas diferentes, dentro de un buffer de 100 ha y dentro de un buffer de 500 ha desde el centro de cada sitio focal (fragmentos y sitios control). Por medio de una clasificación supervisada realizada con la aplicación GIS SPRING (Camara *et al.* 1996), se identificaron seis tipos de coberturas dentro de cada paisaje: bosque maduro, bosque secundario, cultivos arbóreos (hule y palma de aceite), cultivos arbustivos (e.g. maíz, frijol), pastizales y asentamientos humanos. Esta clasificación arrojó una precisión del 77%.

A ambas escalas (100 y 500 ha), se estimaron cuatro atributos espaciales del paisaje: 1) porcentaje de cobertura forestal de bosque maduro; 2) número de parches de bosque maduro (i.e. grado de fragmentación del paisaje); 3) densidad de borde (i.e. longitud de borde de todos los remanentes de bosque maduro dentro del paisaje, expresado en m/ha); y 4) porcentaje de la matriz cubierta por bosques secundarios. Esta última medida fue

seleccionada por considerar a esta cobertura como la más similar al hábitat original en términos de estructura, por lo que puede ser considerada una medida de permeabilidad de la matriz para las aves.

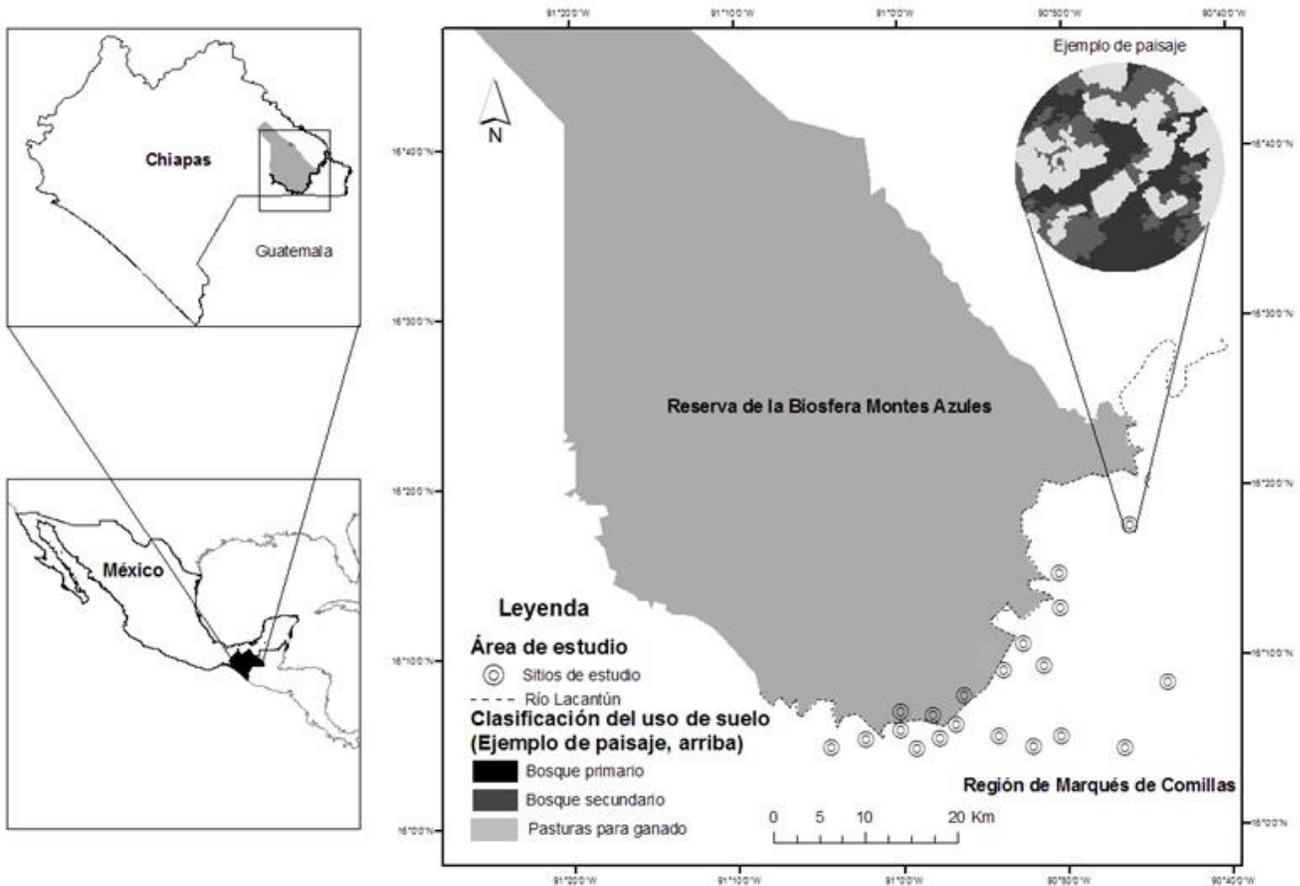


Figura 1. Área de estudio con los 17 fragmentos seleccionados en la Región de Marqués de Comillas y los 3 sitios control en la Reserva de la Biósfera Montes Azules. Cada sitio muestra los dos buffer generados (100 y 500 ha), dentro de los cuales se caracterizaron los atributos del paisaje. En la parte superior derecha se muestra la configuración de uno de los paisajes (modificado de Garmendia *et al.* 2013).

5.3 Muestreo de aves

Las aves fueron muestreadas en cada uno de los 20 sitios de estudio utilizando el método de puntos de conteo sin radio fijo (Bibby *et al.* 2000), donde cada punto fue muestreado una sola vez. En cada punto de conteo se registraron todas las especies de aves vistas y/o escuchadas en un periodo de 15 minutos. Cada sitio fue visitado tres veces (una vez por mes) entre mayo y agosto de 2012. Los puntos se distribuyeron dividiendo los sitios en tres

secciones (una por visita) y cada sección fue cubierta por una secuencia de puntos de conteo, que fueron de uno a cinco puntos dependiendo del tamaño del sitio. En las áreas control se trazaron tres ejes a partir del centro del paisaje (por medio de un GPS) y cada sección fue cubierta con una secuencia de puntos de conteo, que tuvieron entre 7 y 10 puntos cada una. En todas las secuencias, los puntos de conteo se separaron entre sí por 200 m con el fin de mantenerlos estadísticamente independientes (Hutto *et al.* 1986; Ralph *et al.* 1996).

El muestreo se llevó a cabo durante las primeras cinco horas matinales (entre las 5:30 y las 10:30 am). Las aves que se detectaron en vuelo sobre el sitio no fueron consideradas en los registros. El número de puntos de conteo fue proporcional al tamaño (área) de los sitios, los cuales van de 3 a 80 ha (100 ha en las áreas control). Debido a las distancias necesarias entre puntos y a la no repetitividad de los mismos, se establecieron desde tres puntos en los fragmentos más pequeños (< 10 ha) (un punto por sección) hasta 30 puntos en los sitios control (10 puntos por eje). En los sitios control el número total de puntos de conteo varió de 21 en dos sitios a 30 en un sitio.

No se trabajó con aves migratorias, y para los análisis se eliminaron los registros de aves rapaces y acuáticas debido a que la metodología seguida no está diseñada para detectar estos grupos y su aparición en los sitios fue azarosa. Tampoco se consideraron los registros de la familia Troglodytidae debido a problemas con su identificación. Aunado a la detección visual/auditiva al momento del muestreo, se realizaron grabaciones en cada punto de conteo como apoyo para la identificación de las aves. Las grabaciones se realizaron con una grabadora digital marca Olympic conectada a un micrófono omnidireccional marca Shure. El equipo de grabación permanecía encendido en el centro del punto de conteo por los 15 minutos del muestreo.

Para los análisis, la comunidad de aves se clasificó en gremios en base al hábitat y al estrato arbóreo que utilizan más frecuentemente. Utilizando la base de datos de Stotz *et al.* (1996), se delimitaron tres gremios: especialistas de interior de bosque, generalistas de dosel medio y alto, y generalistas de sotobosque y terrestres.

5.4 Análisis de datos

Se obtuvieron datos de presencia/ausencia (*i.e.* distribución) y riqueza (número) de especies en cada sitio. Para estimar la eficacia del muestreo realizamos un análisis de cobertura de la muestra (Chao & Jost 2012). El valor de cobertura de la muestra fue muy variable (22-91%) (Tabla 1), lo cual puede estar influenciado por el hecho de que tuvimos un muestreo proporcional (diferente número de puntos de muestreo por sitio). Para evitar el sesgo de los resultados debido a las diferencias en completitud de cada muestra, utilizamos como variable de respuesta la diversidad promedio por sitio (diversidad α promedio), la cual se calculó sumando el número de especies detectadas en cada punto de conteo y dividiendo este valor entre el número de puntos por sitio. Dado que los valores de diversidad α promedio no estuvieron relacionados con el esfuerzo de muestreo (número de puntos por sitio) ($R^2 = 0.02$, $p = 0.59$), la diversidad α promedio no estuvo sesgada por el efecto del muestreo proporcional.

Para obtener la diversidad β dentro de cada sitio se utilizó la partición multiplicativa de la diversidad (Jost 2006; Tuomisto 2010), *i.e.* $\beta = \gamma/\alpha$ promedio. Puesto que esta medida resultó estar correlacionada con el número de puntos de muestreo, igualamos el número de puntos por sitio seleccionando el número mínimo de puntos muestreados ($n = 3$). Para corregir el efecto de confusión que podía tener la distancia entre puntos sobre β , en los fragmentos más grandes seleccionamos al azar un punto, y después seleccionamos los dos puntos más cercanos.

Para identificar los atributos del paisaje que estuvieron más fuertemente asociados con la diversidad α y β , se utilizaron modelos de regresión múltiple con modelos lineales generalizados. Puesto que los atributos del paisaje podían estar correlacionados entre sí, generando así problemas de multicolinealidad en los modelos múltiples (Dormann *et al.* 2012), realizamos pruebas de correlación lineal (r-Pearson) entre todas las variables explicativas, y con este valor obtuvimos el factor de inflación de la varianza (VIF) (Neter *et al.* 1996). Valores de VIF > 4 indican posible colinealidad entre factores. Puesto que algunos factores a escala de 100 ha fueron colineales con los factores a 500 ha (Apéndice D), se realizó de forma independiente un análisis a 100 ha y otro a 500 ha para cada variable de respuesta. Para evitar problemas de pseudoreplicación, las tres áreas de control fueron

convertidos en uno solo promediando sus valores de α y β . Esto debido a que los tres controles presentaban los mismos valores para todas las variables explicativas (i.e. 100% de cobertura forestal, cero densidad de borde, cero grado de fragmentación y cero porcentaje de bosque secundario en la matriz). Con el fin de normalizar los datos, los valores de la densidad de borde fueron transformados a logaritmo.

Tabla 1. Cobertura de la muestra. Se indica el número de especies (S) observado en cada uno de los 20 sitios de muestreo y la cobertura estimada para cada uno (en base a Chao & Jost 2012). Con asterisco se destacan los valores menores al 60%.

Sitio	S	Cobertura (%) ^a
F1	24	74
F2	33	67
F3	19	43*
F4	27	74
F5	42	71
F6	23	48*
F7	25	67
F8	34	72
F9	21	67
F10	30	85
F11	31	84
F12	40	73
F13	21	49*
F14	45	87
F15	27	69
F16	34	81
F17	17	22*
BC1	48	91
BC2	50	87
BC3	50	90

^aLa proporción del número total de individuos (incidencias) en la comunidad que corresponden a las especies representadas en la muestra.

Para identificar los atributos del paisaje con mayor impacto sobre la diversidad α y β de aves se utilizaron modelos lineares generalizados y el método de “inferencia de modelos múltiples” (multimodel inference; Burnham & Anderson 2002). Dado que ambas variables tenían una distribución Normal, se fijó un error normal en los modelos. La importancia de cada modelo se evaluó con el Criterio de Información Akaike corregido para muestras

pequeñas (AICc) (Burnham & Anderson 2002). Este enfoque permite comparar la probabilidad de cada modelo (i.e. su plausibilidad) con base en los pesos de Akaike (W_i) (Whittingham *et al.* 2005). Este peso nos indica la probabilidad de que el modelo i sea el más aproximado al “modelo real” que explica nuestra variable de respuesta (Burnham & Anderson 2002). En general, el modelo con menor AICc tiene el mayor peso y es considerado el más probable. Sin embargo, al comparar cada modelo con el mejor modelo, diferencias de AICc menor que 2 ($\Delta AICc < 2$) entre modelos indican que ambos modelos son igualmente plausibles (Burnham & Anderson 2002). Por tanto, se identificó el conjunto de modelos con un $\Delta AICc < 2$. Para estimar la probabilidad (importancia) de que cada variable esté dentro del modelo más aproximado al “modelo real”, se calculó la suma de pesos (W_i) de todos los modelos donde cada factor estuvo incluido. Para estos cálculos, se consideraron todos los modelos que, en conjunto, tuviesen una suma de $\Sigma W_i > 0.95$. De esta forma, se logró un 95% de confianza de que el conjunto contenga el modelo que mejor explica la variación total (Whittingham *et al.* 2005).

Este es un enfoque bastante apropiado ya que considera todos los modelos posibles a partir de todas las combinaciones de variables explicativas, e identifica la importancia de cada variable con base en pesos, que son básicamente probabilidades. Así, no se considera que exista un solo modelo que explique la variable respuesta, sino todos los modelos que son igualmente plausibles, y el efecto de cada variable es estimado mediante el cálculo del promedio de estimadores (β), así como su varianza incondicional (Burnham y Anderson 2002, Whittingham *et al.* 2005). Este parámetro fue calculado para cada variable explicativa en cada set de modelos, y nos indica la dirección de su efecto. Con el fin de estimar la bondad de ajuste de los modelos, calculamos el porcentaje de devianza explicada por el modelo completo (i.e. aquel que incluye todas las variables explicativas) en comparación al modelo nulo (i.e. aquel que incluye únicamente el intercepto). Esta es una prueba aproximada a la X^2 (o Chi^2) para regresiones múltiples (Crawley 2007). Todos los modelos y sus estimadores fueron realizados con las paqueterías `glmulti`, `leaps`, `car` y `MASS` del programa R 2.15.3.

Para evaluar la asociación entre los atributos del paisaje y la similitud composicional (índice de Jaccard) entre sitios de muestreo se realizaron pruebas de Mantel para cada gremio. Esta prueba permite evaluar si la similitud entre sitios está asociada a las

diferencias entre sitios (Δ) en las características del paisaje (i.e. se hizo una prueba para cada atributo del paisaje). Para esta prueba se utilizaron los mismos tres puntos de conteo por sitio que se utilizaron para calcular la diversidad β dentro de cada sitio. Los valores de p fueron calculados utilizando la distribución de los coeficientes de R obtenidos de 10,000 permutaciones con la extensión XLSTAT de Excel.

6. RESULTADOS

En un total de 202 puntos de conteo se registraron un total de 84 especies de aves de 23 familias. Nueve especies (11%) presentaron una distribución amplia, ocurriendo en más de 80% de los fragmentos y 100% de los sitios control. En contraste, 11 especies (12%) fueron registradas sólo en los sitios control, y 16 especies (19%) únicamente en la zona fragmentada (Tabla 2).

Tabla 2. Especies de aves registradas en 17 fragmentos (FF) dentro de la Región de Marqués de Comillas y en tres áreas de bosque continuo (BC) dentro de la Reserva de Montes Azules, en Chiapas, México. El número de puntos de conteo donde fue registrada cada especie y la proporción de sitios (en paréntesis) ocupados por la misma se indican en cada columna.

Familia	Especie	Gremio ^a	Distribución	
			FF	BC
Bucconidae	<i>Notharchus macrorhynchos</i>	D	0	1 (0.33)
Cardinalidae	<i>Caryothraustes poliogaster</i>	D	38 (0.88)	12 (1)
	<i>Cyanocopsa cyanooides</i>	S	26 (0.71)	11 (1)
	<i>Cyanocopsa parellina</i>	E	0	1 (0.33)
	<i>Saltator atriceps</i>	D	0	1 (0.33)
	<i>Saltator maximus</i>	D	28 (0.94)	14 (1)
Columbidae	<i>Claravis pretiosa</i>	S	11 (0.23)	4 (0.67)
	<i>Patagioenas cayennensis</i>	D	12 (0.35)	0
	<i>Patagioenas nigrirostris</i>	E	19 (0.47)	42 (1)
	<i>Patagioenas speciosa</i>	E	3 (0.12)	0.00
	<i>Geotrygon montana</i>	E	0	3 (0.67)
	<i>Leptotila cassini</i>	S	1 (0.06)	1 (0.33)
	<i>Leptotila plumbeiceps</i>	S	7 (0.29)	5 (1)
Corvidae	<i>Leptotila verreauxi</i>	S	22 (0.65)	10 (1)
	<i>Psilorhinus morio</i>	D	25 (0.76)	4 (0.67)
	<i>Cyanocorax yncas</i>	D	3 (0.18)	3 (0.67)
Cracidae	<i>Crax rubra</i>	E	0	2 (0.33)
	<i>Ortalis vetula</i>	S	4 (0.18)	0
	<i>Penelope purpurascens</i>	E	0	1 (0.33)
Cuculidae	<i>Piaya cayana</i>	D	8 (0.35)	6 (1)
	<i>Crotophaga sulcirostris</i>	S	1 (0.06)	0
Dendrocolaptidae	<i>Sittasomus griseicapillus</i>	D	9 (0.29)	6 (0.67)
	<i>Glyphorynchus spirurus</i>	E	3 (0.18)	3 (1)

Emberizidae	<i>Arremon aurantirostris</i>	E	21 (0.76)	2 (0.67)
	<i>Oryzoborus funereus</i>	S	1 (0.06)	0
	<i>Sporophila torqueola</i>	S	0	1 (0.33)
Formicariidae	<i>Formicarius moniliger</i>	E	46 (0.82)	27 (1)
	<i>Microrhoptias quixensis</i>	E	15 (0.52)	11 (1)
Furnariidae	<i>Automolus ochrolaemus</i>	E	0	2 (0.33)
	<i>Sclerurus guatemalensis</i>	E	35 (0.82)	12 (1)
Galbulidae	<i>Galbula ruficauda</i>	D	17 (0.59)	6 (1)
Icteridae	<i>Amblycercus holosericeus</i>	S	37 (0.76)	19 (1)
	<i>Dives dives</i>	S	15 (0.41)	0
	<i>Icterus dominicensis</i>	D	1 (0.06)	1 (0.33)
	<i>Icterus mesomelas</i>	D	0	1 (0.33)
	<i>Psarocolius montezuma</i>	D	7 (0.35)	2 (0.33)
Momotidae	<i>Momotus momota</i>	S	30 (0.71)	18 (1)
	<i>Hylomanes momotula</i>	E	9 (0.29)	3 (0.67)
Picidae	<i>Campyphillus guatemalensis</i>	D	4 (0.24)	3 (0.67)
	<i>Celeus castaneus</i>	E	1 (0.06)	0
	<i>Melanerpes aurifrons</i>	D	1 (0.06)	0
	<i>Dryocopus lineatus</i>	D	1 (0.06)	0
	<i>Melanerpes pucherani</i>	D	20 (0.53)	22 (1)
	<i>Colaptes rubiginosus</i>	D	1 (0.06)	0
	<i>Picoides fumigatus</i>	D	19 (0.71)	14 (1)
Pipridae	<i>Manacus candei</i>	S	28 (0.65)	8 (1)
	<i>Pipra mentalis</i>	E	7 (0.24)	5 (0.67)
Poliophtidae	<i>Ramphocaenus melanurus</i>	S	5 (0.18)	5 (1)
Psittacidae	<i>Amazona autumnalis</i>	D	30 (0.82)	5 (1)
	<i>Amazona farinosa</i>	D	14 (0.47)	5 (0.67)
	<i>Aratinga holochlora</i>	D	2 (0.12)	1 (0.33)
	<i>Ara macao</i>	D	6 (0.18)	3 (0.33)
	<i>Pyrilia haematotis</i>	D	3 (0.12)	5 (1)
Ramphastidae	<i>Pionus senilis</i>	D	10 (0.47)	1 (0.33)
	<i>Ramphastos sulfuratus</i>	D	8 (0.35)	7 (1)
	<i>Pteroglossus torquatus</i>	D	6 (0.35)	2 (0.67)
Thamnophilidae	<i>Cercomacra tyrannina</i>	S	7 (0.24)	0
	<i>Taraba major</i>	S	9 (0.41)	3 (0.67)
	<i>Thamnophilus doliatus</i>	S	24 (0.94)	21 (1)
Thraupidae	<i>Eucometis penicillata</i>	S	1 (0.06)	1 (0.33)
	<i>Habia fuscicauda</i>	S	51 (0.88)	23 (1)
	<i>Ramphocelus sanguinolenta</i>	S	0	1 (0.33)
	<i>Piranga leucoptera</i>	E	1 (0.06)	0
	<i>Ramphocelus passerinii</i>	D	6 (0.29)	4 (1)
	<i>Tangara larvata</i>	D	2 (0.12)	1 (0.33)
	<i>Thraupis episcopus</i>	D	18 (0.65)	5 (0.67)
	<i>Thraupis abbas</i>	D	1 (0.06)	0
Tinamidae	<i>Crypturellus cinnamomeus</i>	S	27 (0.71)	5 (0.67)
	<i>Crypturellus soui</i>	S	2 (0.12)	5 (0.67)
	<i>Tinamus major</i>	S	11 (0.35)	11 (1)
Tityridae	<i>Schiffornis turdinus</i>	E	8 (0.29)	7 (1)
	<i>Tityra inquisitor</i>	D	1 (0.06)	0
	<i>Tityra semifasciata</i>	D	5 (0.29)	0
Trogonidae	<i>Trogon melanocephalus</i>	D	15 (0.47)	10 (1)
	<i>Trogon collaris</i>	E	13 (0.35)	5 (0.67)
	<i>Trogon violaceus</i>	D	17 (0.47)	20 (1)
	<i>Trogon massena</i>	D	16 (0.65)	10 (0.67)
Turdidae	<i>Turdus grayi</i>	S	27 (0.71)	0.00
Tyrannidae	<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	S	5 (0.24)	5 (0.67)
	<i>Megarynchus pitangua</i>	D	7 (0.41)	3 (1)

<i>Myiarchus tuberculifer</i>	D	30 (0.82)	11 (1)
<i>Onychorhynchus coronatus mexicanus</i>	E	3 (0.18)	4 (0.67)
<i>Terenotriccus erythrurus</i>	E	12 (0.59)	2 (0.67)
<i>Todirostrum cinereum</i>	D	0	1 (0.33)

^aLa comunidad de aves fue dividida en tres gremios: E, especialistas de interior de bosque; D, generalistas de dosel medio y alto; y S, generalistas de sotobosque y terrestres.

6.1 Respuesta de las especies a la configuración del paisaje

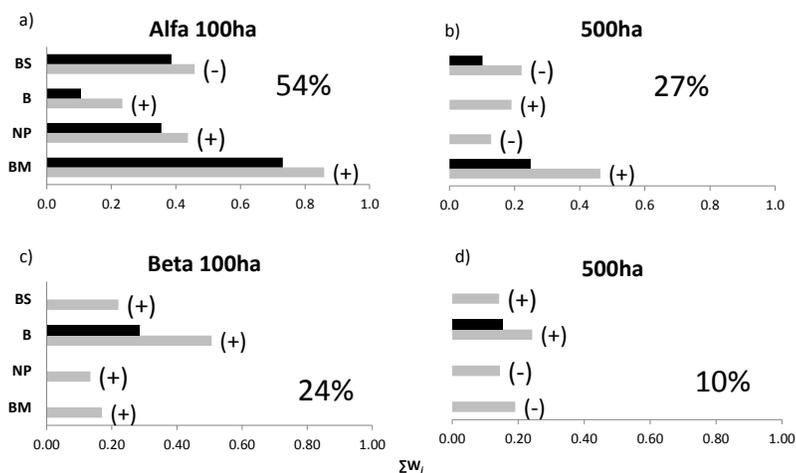
En general, la asociación entre la diversidad de aves (α y β) dentro de los sitios y los atributos del paisaje fue débil, ya que en la mayoría de los casos la devianza explicada por los modelos no superó el 30% (Fig. 2). Sólo un modelo del gremio de las aves especialistas de interior de bosque explicó un porcentaje de devianza mayor al 30% (Fig. 2a), pero en ningún caso superó el 55%

Al considerar cada gremio por separado se encontró que las aves especialistas de interior de bosque estuvieron fuertemente asociadas a los cambios en el paisaje, más que los gremios de aves generalistas. La diversidad α promedio de las especialistas incrementó con el porcentaje de bosque maduro en paisaje de 100 y 500 ha; sin embargo, la asociación fue más fuerte a escala de 100 ha (Fig. 2a). El porcentaje de bosque secundario en la matriz estuvo negativamente asociado con la diversidad α promedio de las especialistas a ambas escalas, y a 100 ha la diversidad α promedio también incrementó en paisajes con mayor grado de fragmentación y con mayor densidad de borde. Los modelos para la diversidad β explicaron un menor porcentaje de devianza que para el caso de la diversidad α . Sin embargo, cabe destacar la asociación positiva entre diversidad β y la densidad de borde en paisajes de 100 y 500 ha (Fig. 2c, d).

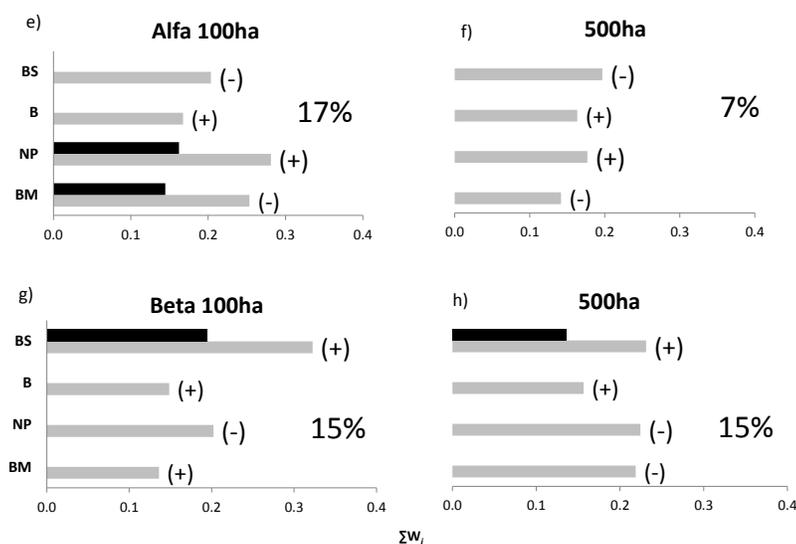
Para los generalistas ningún modelo explicó más de 20% de devianza (Fig. 2e-l). Para ambos gremios de generalistas la diversidad α fue mayor en paisajes con menor cobertura forestal de bosque maduro en paisajes de 100 ha. El grado de fragmentación en paisajes de 100 ha también estuvo positivamente asociado con la diversidad α cuando consideramos los generalistas de dosel (Fig. 2e). Finalmente, en relación a la diversidad β , ambos gremios respondieron de manera diferente a los cambios en el paisaje. La diversidad β de los generalistas de dosel estuvo positivamente asociada al porcentaje de bosque

secundario en la matriz de paisajes de 100 y 500 ha, mientras que la diversidad β de los generalistas de sotobosque estuvieron negativamente asociados al porcentaje de bosque maduro en paisajes de 100 y 500 ha.

ESPECIALISTAS DE INTERIOR



GENERALISTAS DE DOSEL MEDIO Y ALTO



GENERALISTAS TERRESTRES Y DE SOTOBOSQUE

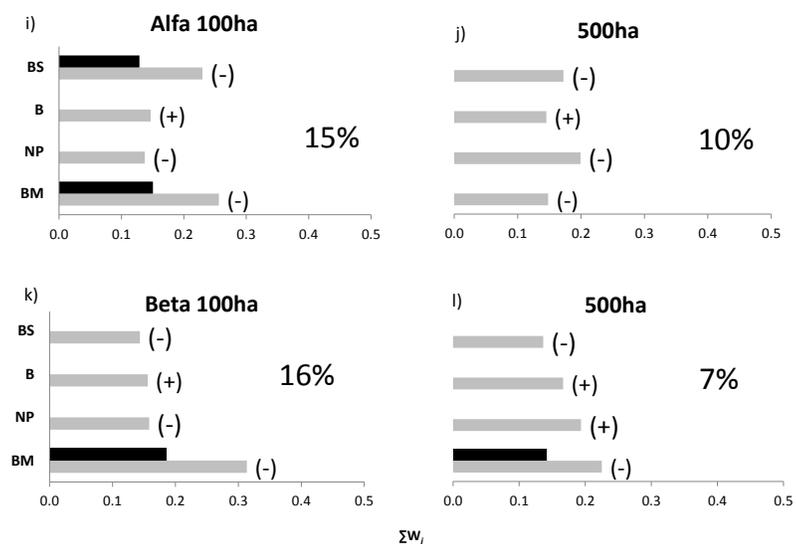


Figura 2. Asociación entre los atributos del paisaje y la diversidad (α y β) para los tres gremios de aves en 17 fragmentos y tres áreas control en la selva Lacandona, Chiapas, México. Se muestra la suma de los pesos de AIC para cada atributo del paisaje ($\sum W_i$) dentro del conjunto de modelos con 95% de confianza (gris), así como dentro de los modelos con un $\Delta AIC < 2$ (negro). $\sum W_i$ indica la fuerza de la asociación entre cada atributo del paisaje y la diversidad de aves. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta (ver valores en Tabla 3). Se realizaron dos análisis, uno considerando paisajes de 100 ha y otro a escala de 500 ha. En cada caso, se indica también el porcentaje de devianza explicada por los modelos completos. Atributos: BS, porcentaje de bosque secundario en la matriz; B, densidad de borde; NP, número de fragmentos (grado de fragmentación); y BM, porcentaje de cobertura forestal de bosque maduro.

6.2 Similitud composicional asociada a la estructura de los paisajes

Las pruebas de Mantel mostraron que la similitud entre sitios estuvo débilmente asociada a las diferencias en los atributos del paisaje entre sitios. De manera general, las asociaciones tendieron a ser negativas, lo que indica que a medida que aumentan las diferencias espaciales entre paisajes la similitud en especies disminuye (mayor beta). Sin embargo, las asociaciones no fueron significativas a excepción del gremio de las generalistas de sotobosque y terrestres, que a ambas escalas muestran asociaciones significativas con las diferencias en porcentaje de bosque maduro y de bosque secundario (i.e. coberturas arbóreas; Tabla 4).

Tabla 3. Resultados de la selección de la inferencia de multi modelos en base al promedio de los parámetros de los estimadores (β) y su varianza incondicional (VI). Se muestran los valores en cada uno de los tres gremios para la diversidad (alfa y beta) y dentro de los dos análisis realizados (100 ha y 500 ha). El signo del estimador indica la dirección de la asociación entre cada factor y la variable de respuesta.

	ESPECIALISTAS DE INTERIOR		GENERALISTAS DE DOSEL		GENERALISTAS DE SOTOBOSQUE	
	β	VI	β	VI	β	VI
Alfa 100 ha						
Bosque maduro	0.009	0.000	-0.003	0.000	-0.002	0.000
Número de parches	0.045	0.004	0.049	0.011	-0.003	0.002
Densidad de borde	0.031	0.006	0.022	0.014	0.013	0.007
Bosque secundario	-0.005	0.000	-0.003	0.000	-0.003	0.000
Beta 100 ha	β	VI	β	VI	β	VI
Bosque maduro	0.001	0.000	0.000	0.000	-0.001	0.000
Número de parches	0.004	0.002	-0.009	0.001	-0.004	0.000
Densidad de borde	0.157	0.036	0.007	0.002	0.003	0.001
Bosque secundario	0.002	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000
Alfa 500 ha	β	VI	β	VI	β	VI
Bosque maduro	0.005	0.000	0.000	0.000	-0.001	0.000
Número de parches	0.000	0.001	0.009	0.003	-0.012	0.002
Densidad de borde	0.023	0.007	0.030	0.022	0.008	0.010
Bosque secundario	-0.003	0.000	-0.004	0.000	-0.002	0.000
Beta 500 ha	β	VI	β	VI	β	VI
Bosque maduro	-0.001	0.000	-0.001	0.000	-0.001	0.000
Número de parches	0.000	0.001	-0.010	0.001	0.004	0.000
Densidad de borde	0.052	0.020	0.002	0.003	0.010	0.002
Bosque secundario	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000

Tabla 4. Asociación entre la similitud composicional de aves (índice de similitud de Jaccard) entre sitios y las diferencias entre paisajes en composición y estructura espacial en la selva Lacandona, Chiapas, México. Las asociaciones se evaluaron con pruebas de Mantel a dos escalas espaciales, dentro de paisajes de 100 ha y 500 ha.*

	ESPECIALISTAS DE INTERIOR DE BOSQUE				GENERALISTAS DE DOSEL				GENERALISTAS DE SOTOBOSQUE Y TERRESTRES			
	100ha		500ha		100ha		500ha		100ha		500ha	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	P	r	p
Δ Densidad de Borde	-0.121	0.089	-0.026	0.724	0.085	0.255	0.086	0.238	-0.086	0.231	-0.035	0.635
Δ Bosque Maduro	-0.108	0.143	0.068	0.353	-0.130	0.069	-0.022	0.770	-0.195	0.007	-0.156	0.030
Δ Bosque Secundario	0.116	0.106	-0.031	0.657	-0.038	0.599	0.007	0.903	-0.183	0.010	-0.210	0.004
Δ Número Parches	0.008	0.913	0.090	0.221	0.081	0.261	0.002	0.990	0.080	0.269	-0.078	0.289

*En negrita se marcan las asociaciones significativas.

7. DISCUSIÓN

El presente trabajo demuestra que, como se esperaba, la diversidad de aves de la Selva Lacandona no está fuertemente asociada con los cambios en la configuración espacial del paisaje. Este hallazgo puede estar relacionado con el hecho de que la región aún mantiene una cobertura forestal remanente relativamente alta (más del 40%). Esta cobertura es superior a los umbrales de extinción conocidos (e.g. 20-30% de cobertura forestal), por debajo de los cuales se suelen notar los cambios más significativos a nivel poblacional y de la comunidad (Andrén 1994). Además, la matriz paisajística es altamente heterogénea, ya que está conformada por una gran variedad de cultivos y plantaciones, bosques en regeneración y asentamientos humanos. Este escenario espacial en la matriz incrementa la conectividad del paisaje, facilitando el movimiento de las aves a través de la matriz y los fragmentos de bosque remanente (Fahrig & Merriam 1985; Franken & Hik 2004; Martensen *et al.* 2008). Además, puede ofrecer una mayor cantidad de recursos suplementarios y complementarios (e.g., alimentos, refugio, sitios de anidación), incrementando así la persistencia de las especies en paisajes fragmentados (Dunning *et al.* 1992). Por otro lado, la historia de perturbación es relativamente reciente (menos de 40 años), lo que puede dificultar la observación de cambios significativos a nivel de la comunidad, ya que estos cambios pueden demorar varias décadas o siglos en ser evidentes (Brooks *et al.* 1999). Finalmente, existen evidencias para los mismos sitios de estudio de que la composición y estructura de la vegetación no varía significativamente entre fragmentos o entre los fragmentos y la selva continua (M. A. Hernández-Ruedas & V. Arroyo-Rodríguez, datos no publicados), lo que quiere decir que conservan en su mayoría su condición o estado original, lo que puede favorecer la disponibilidad de recursos, sitios de anidación y refugios para las aves. En conjunto, todas estas características pueden

ayudar a explicar que los cambios en la estructura espacial del paisaje en la Selva Lacandona estén débilmente asociados con la diversidad de aves, al menos en el corto plazo. Sin embargo, se encontraron algunos patrones interesantes que merecen ser examinados con mayor detalle.

7.1 La diversidad y las escalas

En todos los modelos se puede observar que, en general, la respuesta de la diversidad alfa a los cambios en la estructura del paisaje fue más fuerte que la respuesta de la diversidad beta dentro de los paisajes. La diversidad alfa depende principalmente del pool regional de especies (Tschardt *et al.* 2012), por tanto, se espera que este componente de la diversidad sea más vulnerable a las alteraciones que ocurran en el paisaje. Sin embargo, la diversidad beta depende más de la heterogeneidad ambiental local, la cual suele incrementar con la distancia entre los sitios (Condit *et al.* 2002; Rominger *et al.* 2009; Martiny *et al.* 2011). Así, el hecho de que la estructura vegetal de todos los sitios es relativamente homogénea (M. A. Hernández-Ruedas & V. Arroyo-Rodríguez, datos no publicados), que la diversidad beta fue estimada a partir de puntos de conteo cercanos entre sí, y que la distancia entre puntos fue constante en todos los paisajes, pueden contribuir a explicar la débil asociación observada entre la diversidad beta dentro de los paisajes y la estructura espacial de los mismos.

Las asociaciones evaluadas no sólo difirieron entre componentes de diversidad (alfa y beta), sino también entre escalas, siendo las asociaciones más fuertes (i.e., mayor porcentaje de devianza explicada) en la escala de 100 ha que en la escala de 500 ha. Aunque los estudios que evalúan la respuesta de la diversidad a los cambios en el paisaje a diferentes escalas son realmente escasos (pero ver Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Cerezo *et*

al. 2010; Smith *et al.* 2011; Thornton *et al.* 2011), Jackson & Fahrig (2012) demuestran que la escala a la cual el patrón espacial del paisaje predice mejor la respuesta de las especies y las poblaciones (i.e., la llamada ‘escala del efecto’) varía entre especies, ya que depende de su vagilidad, comportamiento, hábitos alimenticios, entre otros atributos biológicos y ecológicos (Jackson & Fahrig 2012). Así, el presente estudio sugiere que la escala del efecto (i.e. la escala a la cual se encuentran las asociaciones más fuertes) para las aves de la Selva Lacandona es relativamente pequeña, cercana a las 100 ha. Esto indicaría que la diversidad de aves en un sitio determinado de la región depende más de las características locales del sitio (y del paisaje colindante), que de las características de paisajes mayores. Este hallazgo contradice lo reportado por Cerezo *et al.* (2010), que sugiere que las aves tropicales responden más fuertemente a escalas mayores (i.e. asociaciones más fuertes a escala de 1000 m de radio que a escala de 500 m de radio). Sin embargo, el hecho de que las aves estén respondiendo más a las características del paisaje que rodea a los fragmentos puede estar asociado con el método de estudio, i.e., el muestreo se realizó dentro de los fragmentos, no en el paisaje. Por tanto, al incrementar la escala (i.e., en paisajes de 500 ha) el paisaje resulta estar submuestreado, o sea, la muestra es demasiado pequeña para mostrar lo que sucede en un paisaje de 500 ha, comparado con un paisaje de 100 ha.

De manera interesante, las asociaciones más fuertes se observaron para el gremio de las aves especialistas de dosel a escala de 100 ha. Este gremio se espera que sea más dependiente del bosque y tenga una menor movilidad en la matriz. Por tanto, no es extraño que los atributos del paisaje próximo a los puntos de muestreo tengan un mayor impacto sobre este grupo de aves, que las características del paisaje mayor. Abajo se describen otras diferencias importantes entre gremios en su respuesta a los cambios en la estructura espacial del paisaje.

7.2 Respuestas diferenciales de los gremios de aves a la estructura del paisaje

Como se esperaba, cada gremio respondió de manera diferente a los cambios en el paisaje (Gillies & St.Clair 2010; Aben *et al.* 2012). En general, las asociaciones (i.e., los valores de devianza explicada) observadas en el grupo de los generalistas fueron mucho más débiles que las observadas para el grupo de las especialistas. Como se mencionó arriba, las asociaciones más fuertes se dieron entre la diversidad alfa de especialistas y los atributos del paisaje a escala de 100 ha. En particular, la diversidad alfa de aves especialistas aumentó en paisajes con mayor porcentaje de bosque maduro y menor porcentaje de bosques secundarios en la matriz. Esta asociación fue consistente a escala de 100 y 500 ha. Esto sugiere que la pérdida de hábitat representa la mayor amenaza para la diversidad de este gremio, como ha sido sugerido por varios autores (Castellon & Sieving 2006; Stouffer *et al.* 2006). Aunque existen evidencias que muestran que aves especialistas de interior de bosque pueden utilizar bosques secundarios (Hadley & Betts 2009; Gillies & St. Clair 2010), los datos de la presente tesis sugieren que este gremio depende más fuertemente de la cantidad de bosque maduro en el paisaje, por lo que pueden ser particularmente susceptibles a la pérdida de hábitat (Stouffer & Bierregaard 1995; Moore *et al.* 2008).

Contrario a lo esperado, el grupo de las especialista parece verse favorecido por la fragmentación y el incremento en la densidad de borde. Dado que estas especies dependen más de la presencia de bosque maduro para su movimiento (Aben *et al.* 2012) y raramente utilizan recursos de la matriz, se esperaba que la fragmentación tuviera un efecto negativo sobre la diversidad de este gremio (Castellon & Sieving; Gillies & St. Clair 2010). Sin embargo, existe un consenso cada vez mayor de que la pérdida de hábitat tiene un impacto mayor sobre la diversidad que la fragmentación *per se* (McGarigal & McComb 1995; Westphal *et al.* 2003; revisado en Fahrig 2003), y que la respuesta a la fragmentación varía

entre especies (Margules *et al.* 1994; Villard & Taylor 1994; Henein 1995). Cerezo *et al.* (2010) observan que el efecto de la fragmentación en aves tropicales de Guatemala depende de la cantidad de hábitat remanente en los paisajes (i.e. bajos porcentajes de hábitat asociados a efectos negativos de la fragmentación) (ver también un ejemplo similar con mamíferos; Andrén 1994). Por lo tanto, el efecto positivo de la fragmentación observado en este estudio puede estar asociado a los altos porcentajes de hábitat remanente en la región y los paisajes de estudio. En particular, el incremento en el número de fragmentos en un paisaje con alto porcentaje de bosque maduro implica una alta conectividad y puede estar indicando mayor número de poblaciones debido al mayor número de sitios colonizables (Fahrig & Merriam 1985; Martensen *et al.* 2008). Esta situación espacial puede favorecer las dinámicas metapoblacionales, incrementando su persistencia a largo plazo (Hanski 1999).

Una de las consecuencias de la fragmentación es la creación de bordes (Murcia 1995). Una proporción mayor de especies neotropicales son consideradas “evasoras de bordes” en comparación con especies de bosques templados (revisado en Lindell *et al.* 2007). Sin embargo, al igual que los efectos de la fragmentación, los efectos de borde también dependen del contexto espacial del paisaje. Por ejemplo, a medida que aumenta el grado de contraste entre el fragmento y la matriz se reduce la permeabilidad de los bordes al movimiento de los animales (Thies & Tschardtke 1999; Collinge & Palmer 2002; Tschardtke & Brandl 2004). Además existen evidencias de que fragmentos con formas más complejas tienden a ser colonizados más frecuentemente (Game 1980; Collinge 1996; Cumming 2002; revisado en Ewers & Didham 2006) debido a que tienen, en proporción, una mayor cantidad de borde, lo que incrementa la posibilidad de que dicho fragmento sea encontrado por los individuos en movimiento (Collinage & Palmer 2002). Dado que la zona se caracteriza por una matriz compleja, con una variedad de coberturas (i.e. los fragmentos

tienden a estar rodeados de coberturas arbóreas), y los fragmentos varían en forma y tamaño, la conectividad aumenta y favorece la diversidad y el intercambio de individuos entre poblaciones.

Al igual que en la diversidad alfa, el borde tuvo un efecto positivo y consistente entre escalas sobre el recambio de especies especialistas (diversidad beta) dentro de los paisajes. De manera similar, Didham *et al.* (1998) demuestran que la composición de las comunidades en los bordes tiende a ser más variable que en zonas no perturbadas, lo que incrementa la diversidad beta. La comparación entre paisajes también fue consistente con esta idea, ya que a medida que la densidad de borde incrementó entre paisajes, la similitud composicional en especies especialistas tendió a disminuir (i.e., la diversidad beta aumentó entre paisajes con densidades de borde más contrastantes; Tabla 4).

A pesar de la débil respuesta de los generalistas a los atributos del paisaje, se pudieron observar respuestas diferentes entre ambos grupos de generalistas que merecen ser destacadas. Por ejemplo, la diversidad alfa de los generalistas de dosel estuvo positivamente asociada con paisajes más fragmentados y negativamente asociada al bosque maduro. La diversidad beta dentro de los sitios se vio influenciada positivamente por la presencia de bosques secundarios en el paisaje. Este gremio no tiende a diferenciar entre coberturas de la matriz durante sus movimientos en el paisaje (Aben *et al.* 2012), aunque hay evidencias de que evitan áreas abiertas y se favorecen por coberturas arbóreas (Hadley & Betts 2009; Gillies & St. Clair 2010). Su movilidad y capacidad de utilizar la matriz les permite persistir en paisajes fragmentados (Sekercioglu 2007). Algunas especies de este gremio, como *Ramphastos sulfuratus* y *Psarocolius montezuma*, son comunes en paisajes fragmentados por su capacidad de moverse entre los remanentes de bosque maduro utilizando elementos de la matriz como cercas vivas y árboles aislados (Stiles & Skutch 1989; Graham 2001; Cerezo *et al.* 2009). Graham (2001) encuentra que en la Selva

Lacandona, *R. sulfuratus* lleva a cabo todas sus actividades (forrajeo, percha, actividades de socialización, etc.) en todos los tipos de hábitat, lo que sugiere que diferentes coberturas pueden proveer los mismos recursos para las aves de éste gremio.

De manera contraria, las aves generalistas de sotobosque y terrestres tendieron a estar asociadas a paisajes abiertos. Gran número de especies pertenecientes a este gremio hacen uso de cultivos agrícolas y bordes (e.g. *Dives dives*, *Turdus grayi*). Pineda-Diez *et al.* (2012) encuentran que el gremio de los omnívoros (generalistas) aparentemente no se ven afectados por los cambios en heterogeneidad del paisaje. La tolerancia de estas especies a la matriz les permite persistir en paisajes fragmentados, como lo muestran los resultados del proyecto BDFFP en Brasil, que indican que especies con requerimientos de hábitat y territorio menores y que toleran la matriz y los hábitats de borde son las menos vulnerables a desaparecer de los fragmentos (Stouffer & Bierregard 1995; Gascon *et al.* 1999; Laurance *et al.* 2002). Los generalistas de sotobosque son el único grupo cuya similitud composicional entre paisajes parece estar relacionada con los atributos de los mismos, observando que mientras más diferentes son los paisajes en cuanto a sus coberturas arbóreas (i.e. bosque maduro y bosque secundario) más diferente será su composición específica. Este parece ser el gremio menos susceptible a la pérdida de coberturas arbóreas, demostrando que los remanentes de bosque no necesariamente son los únicos sitios del paisaje que pueden proveer recursos relevantes para la permanencia de ciertas especies que son capaces de compensar la pérdida de hábitat con la utilización de recursos de la matriz, como se ha observado en otros estudios (Bierregaard *et al.* 1992; Davies, Gascon & Margules 2001; Denys & Tschardtke 2002; Ries *et al.* 2004).

8. CONCLUSIONES

- Los altos porcentajes de bosque remanente de la zona (>40%), sus altos niveles de conectividad y la heterogeneidad de la matriz, pueden estar explicando, en gran medida, la débil respuesta de las aves a los cambios en la estructura espacial del paisaje.
- La respuesta diferencial de las aves a la extensión del paisaje refleja la importancia de realizar estudios a múltiples escalas, con el fin de identificar la escala que permita detectar el impacto de los cambios de uso de suelo sobre la biodiversidad (denominado “escala del efecto”), ya que este impacto puede no ser detectable a ciertas escalas. Este estudio sugiere que la escala del efecto para las aves de la selva Lacandona es cercano a 100 ha, lo que sugiere que este grupo de animales se ve particularmente influenciado por los cambios que suceden en paisajes/escalas más pequeño(a)s.
- Las aves especialistas fueron las más vulnerables a la pérdida de hábitat (Fahrig 2003). Este resultado puede estar relacionado con el hecho de que paisajes con mayor cobertura proveen más recursos, refugios y sitios de anidación, al mismo tiempo que la probabilidad de que sean colonizados es mayor y la probabilidad de extinción de las poblaciones es menor.
- Contrario a la hipótesis propuesta por Fahrig (2003) para los trópicos, la fragmentación del bosque parece tener un efecto positivo sobre la diversidad de aves. Este resultado puede estar relacionado con el hecho de que paisajes más fragmentados tienen una mayor cantidad de subpoblaciones, lo que incrementa la probabilidad de persistencia de aquellas especies que estén funcionando con dinámicas metapoblacionales. Además, al mantener un mayor número de fragmentos, en una región con altos porcentajes de

bosque remanente, se mantiene una gran proporción de la heterogeneidad de la región, lo que permite conservar la diversidad beta y gamma.

- La persistencia a largo plazo de la diversidad de aves en la región dependerá del mantenimiento de un alto porcentaje de cobertura forestal, en fragmentos de diferente tamaño que permitan mantener los niveles de conectividad y conservando la heterogeneidad del hábitat de la región.
- Estudios futuros deberán considerar la evaluación de los cambios en las comunidades de aves a largo plazo para identificar tendencias poblacionales. Este tipo de estudios nos permitirá conocer las especies que pueden ser más vulnerables a los cambios de uso de suelo en la región.

9. LITERATURA CITADA

- Aben, J., Adriaensen, F., Thijs, K.W., Pellikka, P., Siljander, M., Lens, L., Matthysen, E. 2010. Effects of matrix composition and configuration on forest bird movements in a fragmented Afrotropical biodiversity hotspot. *Animal Conservation*. 15: 658-668.
- Andr n, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 340–346.
- Antongiovanni, M., Metzger, J., 2005. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biol. Conserv.* 122, 441–451.
- Arriaga, L., Espinoza, JM., Aguilar, C., Mart nez, E., G mez, L., Loa, E (Coordinadores). 2000. Lacandona. En: *Regiones Terrestres Prioritarias de M xico*. CONABIO. M xico D.F. pp. 537-540.
- Arroyo-Rodr guez, V., Mandujano, S., 2006. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *Int. J. Primatol.* 27, 1079–1096
- Arroyo-Rodr guez, V., Mandujano, S. 2009. Conceptualization and measurement of rainforest fragmentation from the primates' perspective. *Int. J. Primatol.* 30: 497-514
- Arroyo-Rodr guez, V., R s, M., Escobar, F., Melo, F.P.L., Santos, B.A., Tabarelli, M., Chazdon, R. 2013. Plant β -diversity in fragmented rain forest: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology*. Doi: 10.1111/1365-2745.12153.
- Asensio, N., Arroyo-Rodr guez, V., Dunn, J., Crist bal-Azkarate, J., 2009. Conservation value of landscape supplementation for howler monkeys living in forest patches. *Biotropica* 41, 768–773.
- Banks-Leite, C., Ewers, R.M., Metzger, J.P. 2010. Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. *Oikos*. 119: 918-926.
- Baum, K.A., Haynes, K.J., Dilleuth, F.P., Cronin, J.T. 2004 The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 85:267–275
- Basset, Y., Missa, O., Alonso, A., Miller, S.E., Curletti, G., De Meyer, M., Eardley, C., Lewis, O.T., Mansell, M.W., Novotny, V., Wagner, T. 2008. Changes in Arthropod Assemblages along a Wide Gradient of Disturbance in Gabon. *Conservation Biology*. 22 (6): 1552-1563.
- Bender, D.J., Fahrig, L., 2005. Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* 86, 1023–1033.
- Bibby, C.K., Burgess, N.D., Hill, D.D., Mustoe, S.H. 2000. *Bird Census Techniques*. Second Edition. British Trust of Ornithology, Academic Press. Great Britain.
- Bierregaard, R.O., Lovejoy, T.E., Kapos, V., Dossantos, A.A., Hutchings, R.W. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *BioScience*. 42: 859-866.
- Brooks, T. M., Pimm, S.L., Oyugi, J. O. 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 13, 1140–1150.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference, A practical Information-Theoretic approach*. Second Edition. Springer Science + Business Media Inc. USA.

- Camara, G., Souza, R.C.M., Freitas, U.M., Garrido, J., 1996. Spring: integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modelling. *Computers & Graphics* 20, 395–403.
- Castellón, T.D., Sieving, K.E. 2006. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conserv. Biol.* 20, 135–145.
- Cerezo, A., Robbins, C., Dowell, B., 2009. Uso de hábitats modificados por aves dependientes de bosque tropical en la región caribeña de Guatemala. *Int. J. Trop. Biol.* 57, 401–409 (in spanish).
- Cerezo, A., Perelman, S., Robbins, C.S. 2010. Landscape-level impact of tropical forest loss and fragmentation on bird occurrence in eastern Guatemala. *Ecological Modelling*. 221: 512-526.
- Chao, A., Just, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. 93(12): 2533-2547.
- Collinge, S. K. 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation : implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36, 59–77.
- Collinge, S.K. & Palmer, T. M. 2002. The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecology* 17, 647–656.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., et al. (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295, 666–669.
- Crawley, M.J. 2007. *The R Book*. John Wiley & sons, Ltd.
- Cumming, G. S. (2002). Habitat shape, species invasions, and reserve design : insights from simple models. *Conservation Ecology* 6, 3.
- Daily, G.C., Ceballos, G., Pacheco, J., Suzán, G., Sánchez-Azofeifa, A., 2003. Countryside biogeography of Neotropical mammals: Conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conserv. Biol.* 17, 1814–1826.
- Davies, K. F., Gascon, C. & Margules, C. R. 2001. Habitat fragmentation : consequences, management, and future research priorities. In *Conservation Biology: research priorities for the next decade* (eds. M. E. Soule´ and G. H. Orians), pp. 81–97. Island Press, Washington.
- Debussche, M. & Isenmann, P. 1989. Fleshy Fruit Characters and the Choices of Bird and Mammal Seed Dispersers in a Mediterranean Region. *Oikos*. 56 (3).
- Denys, C. & Tschardtke, T. 2002. Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* 130, 315–324.
- Didham, R. K., Lawton, J. H., Hammond, P.M. & Eggleton, P. 1998. Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragments. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 353, 437–451.
- Dormann, C.F., Schymanski, S.J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., Kearney, M., Morin, X., Römermann, C., Schröder, B., Singer, A. 2012. Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography*. 39(12): 2119-2131.
- Dunford, W. and Freemark, K. 2005. Matrix matters: effects of surrounding land uses on forest birds near Ottawa, Canada. *Landscape Ecol.* 20: 497_511.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169–175.

- Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., et al. 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science*. 333(6040): 301-306.
- Ewers, R.M., Didham, R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.* 81: 117–142.
- Fahrig, L. & Merriam, G. 1985. Habitat Patch Connectivity and Population Survival. *Ecology*. 66(6): 1762-1768.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515.
- Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*. 21: 1003-1015.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101-112.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*. 40(9): 1649-1663.
- FAO. 2011. Situación de los Bosques del Mundo 2011. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 265–280.
- Flohre, A., Fischer, C., Aavik, T., Bengtsson, J., Berendse, F., Bommarco, R., et al. (2011) Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids, and birds. *Ecological Applications*, 21, 1772–1781.
- Franken, R.J. & Hik, D.S. 2004. Influence of habitat quality, patch size and connectivity on colonization and extinction dynamics of collared pikas *Ochotona collaris*. *Journal of Animal Ecology*. 73(5): 889-896.
- Game, M. 1980. Best shape for nature reserves. *Nature* 287, 630–632.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., et al. (2009) Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, 12, 561–582.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo, E.J., Stoner, K.E. 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 29: 331-344.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O. Jr., Malcolm, J.R., Stouffer, P.C., Vasconcelos, H.L., Laurance, W.F., Zimmerman, B., Tocher, M., Borges, S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*. 91: 223-229.
- Gibson, L., Lee, T.M., Koh, L.P., Brook, B.W., Gardner, T.A., Barlow, J., et al. (2011) Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478, 378–381.
- Gillies, C.S. & St. Clair, C.C. 2010. Functional responses in habitat selection by tropical birds moving through fragmented forest. *Journal of Applied Ecology*. 47: 182-190.
- Goerck, J.M. 1997. Patterns of rarity in the birds of the Atlantic Forest of Brazil. *Conserv Biol* 11:112–118
- Graham, C., 2001. Factors influencing movement patterns of Keel-Billed Toucans in a fragmented tropical landscape in southern Mexico. *Conserv. Biol.* 15,1789–1798.

- GRASS Development Team. 2011. Geographic Resources Analysis Support System (GRASS) Software. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Greenberg, R. 1993. Gallery forest protection in Mesoamerica: a conservation priority for migratory birds. En: Schelhas J, Doyle J, eds. Forest remnants in the tropical landscape: Benefits and policy implications. Smithsonian Migratory Bird Center, Washington, DC, pp 3-5
- Greenberg, R. 1996. Managed forest patches and the diversity of birds in southern Mexico. En: Schelhas J, Greenberg R, eds. Forest patches in tropical forest landscapes. Island Press, Washington DC, pp 59–90.
- Hadley, A.S. & Betts, M.G. 2009. Tropical deforestation alters hummingbird movement patterns. *Biology Letters*. 5(2): 207-210.
- Haila, Y. 2002 A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecol. Appl.* 12: 321–334.
- Hanski, I., 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press, Nueva York.
- He, F., Hubbell, S.P. 2011. Species–area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature* 473:368-371.
- Henein, K. M. 1995. Predicting survival of woodland species in human altered landscapes. Dissertation. Carleton University, Ottawa, Canada.
- Henley, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C., Settele, J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*. 13: 207-251.
- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hutto, R.L., Pletschet, S.M., Hendricks, P. 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *The Auk*. 103: 593-602.
- Iñigo-Elias, E.E. 1991. Ecological correlates of forest fragmentation and habitat alteration on a tropical raptor community in the Selva Lacandona region of Chiapas, Mexico. En: Schelhas J, Doyle J, eds. Forest remnants in the tropical landscape: Benefits and policy implications. Smithsonian Migratory Bird Center, Washington, DC, p. 92
- Jackson, H.B., Fahrig, F. 2012. What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecol.* 27, 929-941.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*. 104(940): 501-528.
- Jost, L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375.
- Jullien, M., Thiollay, J.M., 1996. Effects of rain forest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human-made gradients in French Guiana. *J. Biogeogr.* 23, 7–25.
- Karp, D.S., Rominger, A.J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P.R. & Daily, G.C. (2012) Intensive agriculture erodes b-diversity at large scales. *Ecology Letters*, 15, 963–970.
- Lamb, D., Erskine, P.D., Parrotta, J.A. 2005. Restoration of Degraded Tropical Forest Landscapes. *Science*. 310(5754): 1628-1632.

- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., et al. (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16, 605–618.
- Laurance, W.F., Laurance, S.G., Hilbert, D.W., 2008. Long-term dynamics of a fragmented rainforest mammal assemblage. *Conserv. Biol.* 22, 1154–1164.
- Lindell, C.A., Riffel, S.K., Kaiser, S.A., Battin, A.L., Smith, M.L., Sisk, T.D. 2007. Edge responses of tropical and temperate birds. *The Wilson Journal of Ornithology* 119(2):205–220.
- Lindenmayer, D., Hobbs, R.J., Montague-Drake, R., Alexandra, J., Bennett, A., Burgman, M., Cale, P., Calhoun, A., Cramer, V., Cullen, P., Driscoll, D., Fahrig, L., Fischer, J., Franklin, J., Haila, Y., Hunter, M., Gibbons, P., Lake, S., Luck, G., MacGregor, C., McIntyre, S., Mac Nally, R., Manning, A., Miller, J., Mooney, H., Noss, R., Possingham, H., Saunders, D., Schmiegelow, F., Scott, M., Simberloff, D., Sisk, T., Tabor, G., Walker, B., Wiens, J., Woinarski, J., Zavaleta, E. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters* 11: 78–91.
- Margules, C. R., Milkovits, G. A., Smith, G. T. 1994. Contrasting effects of habitat fragmentation on the scorpion *Cercophonius squama* and an amphipod. *Ecology* 75:2033–2042.
- Martensen, A.C., Pimentel, R.G., Metzger, J.P. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation*. 141: 2184-2192.
- Martiny, J.B.H., Eisen, J.A., Penn, K., Allison, S.D., Horner-Devine, M.C. 2011. Drivers of bacterial biodiversity depend on spatial scale. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 108, 7850–7854.
- McGarigal, K., McComb, W.C., 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecol. Monogr.* 653, 235–260.
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M. & Tabarelli, M. (2013) On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 461–468.
- Mendoza, E., Dirzo, R. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodivers. Conserv.* 8:1621-1641.
- Mercival, R.F., Lunardi, V.O., Galetti, M. 2002. Massive Seed Predation of *Pseudobombax grandiflorum* (Bombacaceae) by Parakeets *Brotogeris versicolurus* (Psittacidae) in a Forest Fragment in Brazil. *Biotropica*. 34(4): 613-615.
- Moore, R. P. et al. 2008. Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds. – *Ecol. Lett.* 11: 960–968.
- Murcia, M., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10, 58–62.
- Neter, J., Kutner, M. H., Nachtsheim, C. J. & Wasserman, W. 1996. *Applied linear statistical models*. Fourth edition. Irwin, Chicago. 1408 pp.
- Oliveira, M. A. et al. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. – *Oryx* 38: 389–394.

- Palomera-García, C., Santana, C., Amparan-Salido, R. 1994. Patrones de distribución de la avifauna en tres estados del occidente de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ser Zool.* 65: 137-175.
- Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. – *Biodiv. Conserv.* 13: 2567–2586.
- Pardini, R. et al. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. – *Biol. Conserv.* 124:253–266.
- Perfecto, I. & Vandermeer, J. (2008) Biodiversity conservation in tropical agroecosystems – a new conservation paradigm. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134, 173–200.
- Philpott, S.M., Perfecto, I., Vandermeer, J. 2008. Effects of predatory ants on lower trophic levels across a gradient of coffee management complexity. *Journal of Animal Ecology.* 77(3): 505-511.
- Pineda-Diez, E., León-Cortés, J.L., Rangel-Salazar, J.L. 2012. Diversity of bird feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in human-modified landscape in southern México. *Journal of Tropical Ecology.* 28: 369-376.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F., Milá, B. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, 46 p.
- Renjifo, L. M. (1999). Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conservation Biology* 13, 1124–1139.
- Restrepo, C. & Gomez, N. 1998. Responses of understory birds to anthropogenic edges in a Neotropical montane forest. – *Ecol. Appl.* 8: 170–183.
- Ribon, R., Simon, J.E., De Mattos, G.T. 2003. Bird extinctions in Atlantic Forest fragments of Vicosa Region, Southeastern Brazil. *Conserv Biol* 17:1827–1839
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T.D. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics.* 35: 491-522.
- Rominger, A.J., Miller, T.E.X., Collins, S.L. 2009. Relative contributions of neutral and niche-based processes to the structure of a desert grassland grasshopper community. *Oecologia*, 161, 791–800.
- Santos, B.A., Peres, C.A., Oliveira, M.A., Grillo, A., Alves-Costa, C.P. & Tabarelli, M. (2008) Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation*, 141, 249–260.
- Scales, B.R. & Marsden, S.J. 2008. Biodiversity in small-scale tropical agroforests: a review of species richness and abundance shifts and the factors influencing them. *Environmental Conservation.* 35(2): 160-172.
- Schmiegelow, F.K.A., Mönkkönen, M.M., 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecol. Appl.* 12, 375–389.
- Schtickzelle, N. & Baguette, M. 2003. Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration-patch area relationships in fragmented landscapes. *J Anim Ecol* 72:533–545
- Sekercioglu, C.H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *TREE.* 21(8): 464-471.

- Sekercioglu, C.H., Loarie, S.R., Brenes, F.O., Ehrlich, P.R., Daily G.C. 2007. Persistence of forest birds in the Costa Rican agricultural countryside. *Conservation Biology*. 21: 482-494.
- Smith, A.C., Fahrig, L., Francis, C.M. 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography*. 34: 103-113.
- Stiles, F.G. 1985. On the role of birds in the dynamics on Neotropical forest. *Conservation of Tropical Forest Birds*. pp 49-59.
- Stiles, F.G., Skutch, A.F., 1989. *A Guide to the Birds of Costa Rica*. Cornell University, Ithaca, NY, USA, 511 pp.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tschardtke, T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on the three pollinator guilds. *Ecology*. 83: 1421-1432.
- Stouffer, P.C., Bierregard, R.O., 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76, 2129–2145.
- Stouffer, P.C., Bierregaard, R.O.Jr., Strong, C., Lovejoy, T.E. 2006. Long-Term Landscape Change and Bird Abundance in Amazonian Rainforest Fragments. *Conservation Biology*. 20(4): 1212-1223.
- Stotz D. F., Fitzpatrick J. W., Parker III T. A., and Moskovits D. K. 1996. *Neotropical Birds ecology and conservation*. Chicago University Press.
- Stratford, J.A. & Stouffer, P.C. 1999. Local Extinctions of Terrestrial Insectivorous Birds in a Fragmented Landscape near Manaus, Brazil. *Conservation Biology*. 13(6): 1416-1423.
- Stratford, J.A., Robinson, W.D., 2005. Gulliver travels to the fragmented tropics: geographic variation in mechanisms of avian extinction. *Front. Ecol. Environ.* 3, 85–92.
- Tabarelli, M., Peres, C.A. & Melo, F.P.L. (2012) The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation*, 155, 136–140.
- Thies, C., Tschardtke, T. 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*. 285: 893-895.
- Thornton, D.H., Branch, L.C., Sunkist, M.E., 2011. Passive sampling effects and landscape location alter associations between species traits and response to fragmentation. *Ecol. Appl.* 21, 817-829.
- Trzcinski, M.K., Fahrig, L., Merriam, G. 1999. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications*, 9(2): 586–593
- Tuomisto, H. (2010) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33, 2–22.
- Turner, I.M., 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J. Appl. Ecol.* 33, 200–209.
- Tschardtke, T. & Brandl, R. 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology*. 49: 405-430.
- Tschardtke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batrary, P., Bengtsson, J., *et al.* 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes- eight hypotheses. *Biol.Rev.* 87: 661-685.
- Uezu, A., Beyer, D.D., Metzger, J.P. 2008. Can agroforest woodlots work as stepping stones for birds in the Atlantic Forest region? *Biodivers Conserv* 17:1907–1922

- Uezu, A. & Metzger, J.P. 2011. Vanishing bird species in the Atlantic Forest: relative importance of landscape configuration, forest structure and species characteristics. *Biodivers Conserv.* 20:3627–3643.
- Villard, M.A. & Taylor, P. D. 1994. Tolerance to habitat fragmentation influences the colonization of new habitat by forest birds. *Oecologia* 98:393–401.
- Villard, M.A., Trzcinski, M.K., Merriam, G., 1999. Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conserv. Biol.* 13, 774–783.
- Warkentin, I.G., Greenberg, R., Salgado, J. 1995. Songbird use of gallery woodlands in recently cleared and old settled landscapes of the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conserv. Biol.* 9: 1095-1106.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tschardt, T. 2003. Mass-flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters.* 6: 961-965.
- Wilcove, D.S., 1985. Nest predation and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66, 1211–1214.
- Willis, E.O. 1979. The composition of avian communities in the remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis avulsos de zoologia* 33:1–25
- With, K.A., 1997. The application of neutral landscape models in conservation biology. *Conserv. Biol.* 11, 1069–1080.
- Whittingham, M.J., Swetnam, R.D., Wilson, J.D., Chamberlain, D.E., Freckleton, R.P. 2005. Habitat selection by yellowhammers *Emberiza citronella* on lowland farmland at two spatial scales: implications for conservation management. *Journal of Applied Ecology.* 42, 270-280.

10. ANEXO

Apéndice I. Correlación entre los distintos atributos espaciales del paisaje. Se muestra el valor de correlación (r-Pearson) indicando su significancia: n.s = no significativo ($p > 0.05$), * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Entre paréntesis se muestra el Factor de Inflación de la Varianza (VIF). Como subíndice en cada factor se indica la escala a la que fue medida (i.e. dentro de paisajes de 100 o 500 ha).

	NP ₁₀₀	B ₁₀₀	BS ₁₀₀	BM ₅₀₀	NP ₅₀₀	B ₅₀₀	BS ₅₀₀
BM ₁₀₀	-0.42 n.s. (1.22)	-0.24 n.s. (1.06)	0.00 n.s. (1.00)	0.59** (1.54)	-0.46 n.s. (1.27)	-0.28 n.s. (1.08)	-0.34 n.s. (1.13)
NP ₁₀₀		0.48* (1.29)	0.06 n.s. (1.00)	-0.24 n.s. (1.06)	0.73*** (2.12)	0.42 n.s. (1.22)	0.00 n.s. (1.00)
B ₁₀₀			0.30 n.s. (1.10)	-0.48* (1.30)	0.57* (1.49)	0.95*** (9.80)	0.40 n.s. (1.19)
BS ₁₀₀				-0.37 n.s. (1.16)	-0.04 n.s. (1.00)	0.34 n.s. (1.13)	0.70*** (1.95)
BM ₅₀₀					-0.40 n.s. (1.19)	-0.46 n.s. (1.26)	-0.39 n.s. (1.18)
NP ₅₀₀						0.59** (1.55)	0.08 n.s. (1.01)
B ₅₀₀							0.49* (1.31)

BM, porcentaje de bosque maduro en el paisaje; NP, número de parches de bosque maduro en el paisaje (grado de fragmentación); B, densidad de borde en el paisaje (m/ha); BS, porcentaje de bosque secundario en la matriz.