



## Fisonomía vegetal y abundancia de aves en un bosque templado con dos niveles de perturbación en el Eje Neovolcánico Transversal

### Vegetation physiognomy and abundance of birds in a temperate forest with two disturbance levels in the Eje Neovolcanico Transversal

Saúl Ugalde-Lezama<sup>1</sup>, José Luis Alcántara-Carbajal<sup>1</sup>, Luis Antonio Tarango-Arámbula<sup>2✉</sup>, Gustavo Ramírez-Valverde<sup>1</sup> y Germán David Mendoza-Martínez<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Programas de Ganadería y Estadística, Colegio de Postgraduados. Km. 36.5 Carretera México-Texcoco, Montecillo 56230, Estado de México, México.

<sup>2</sup>Colegio de Postgraduados, Campus San Luis Potosí. Iturbide 73, Salinas de Hidalgo 78600 San Luis Potosí, San Luis Potosí, México.

<sup>3</sup>Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco. Calzada del Hueso 1100, Col. Villa Quietud, Del. Coyoacán, 04960 México, D. F., México.

✉ltarango@colpos.mx

**Resumen.** Durante noviembre 2003 y junio 2004 se estudió la abundancia de especies de aves y su relación con la fisonomía vegetal en un bosque templado bajo 2 condiciones: bosque de pino no perturbado (ZOQ1) y bosque de pino perturbado (ZOQ2) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ), Estado de México. Para el conteo de aves se empleó el método de puntos de conteo con radio fijo (25 m). Los principales gradientes de las variables descriptoras de la vegetación se determinaron con análisis de componentes principales (ACP) y la relación fisonomía-abundancia por especie y grupos de aves mediante análisis de regresión *Poisson* (ARP). Los ejes principales del ACP explicaron el 84.3, 83.4 y 81.7% de la variabilidad presente en la vegetación de ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2. La cobertura, diámetro y altura de árboles fueron las variables que explicaron el 41.5, 43.7 y 41.8% de la varianza para el componente 1. La cobertura, diámetro y altura de arbustivas explicaron el 28.4, 25.0 y 25.3% para el 2; por último, la cobertura de herbáceas y arbustivas el 14.4, 14.6 y 14.5% para el componente 3. Los ARP indicaron una relación estadísticamente significativa ( $p < 0.05$ ) entre la fisonomía vegetal (descrita por los 3 primeros ejes del ACP) y la abundancia en 19 (ZOQ1) y 24 (ZOQ2) especies de aves registradas; así como en los 3 grupos de aves analizados, lo cual evidencia un efecto de la fisonomía vegetal sobre ciertas especies y grupos avifaunísticos.

Palabras clave: puntos de conteo, bosque de pino no perturbado, bosque de pino perturbado, Eje Neovolcánico Transversal, abundancia de aves, fisonomía vegetal.

**Abstract.** From November 2003 to June 2004, we studied the abundance of bird species and their relationship with vegetation physiognomy (structure) in a temperate forest under 2 conditions: undisturbed forest (ZOQ1) and disturbed forest (ZOQ2) of the Zoquiapan Forest Experimental Station (EFEZ, acronym in Spanish) in central Mexico. Birds were recorded using the method of fixed radius point counts (25 m). We identified the major gradients of variation of descriptive variables of vegetation using Principal Component Analysis (PCA), and the relationship between vegetation physiognomy and bird abundance through Poisson regression analyses (ARP). The three main axes of PCA explained the 84.3, 83.4 and 81.7% of the variability present in the vegetation of ZOQ1, ZOQ2 and ZOQ1-ZOQ2, respectively. Tree cover, diameter and tree height explained the 41.5, 43.7 and 41.8% of the variance for component 1. Bush cover, diameter and bush height contributed to 28.4, 25.0 and 25.3% for component 2, while herbaceous and bush cover explained the 14.4, 14.6 and 14.5% for component 3. The ARP indicated a statistically significant relationship ( $p < 0.05$ ) between vegetation physiognomy (described by the first 3 axes of the ACP) and the abundance in 19 (ZOQ1) and 24 (ZOQ2) species of birds recorded; as well as in the three groups of birds analyzed, which indicates that some habitat features had an effect on the abundance of particular bird species.

Key words: counting points, undisturbed pine forest, disturbed pine forest, Eje Neovolcánico Transversal, abundance of birds, vegetation physiognomy.

## Introducción

Los bosques montanos mexicanos han disminuido su extensión notablemente en los últimos años, quedando para el año 2000 alrededor de 21 millones de hectáreas con vegetación primaria conservada. Esto representa el 37.9% de su extensión original (SARH, 1994; INEGI-UNAM, 2001). Estos bosques se localizan en regiones templadas, subhúmedas y frías entre los 1 500 y 4 000 m snm (Miranda y Hernández-X, 1963; Rzedowski, 1978). Los principales agentes de perturbación de los bosques montanos en México son las actividades agropecuarias, la tala inmoderada, la extracción de resinas y los incendios naturales o inducidos. Estos eventos han provocado un decremento de la cobertura vegetal y un efecto negativo sobre la estructura forestal, principalmente en bosques templados (Maser, 2001). Las perturbaciones producen mosaicos de vegetación con diferente complejidad estructural que tienen un papel importante en el mantenimiento de la diversidad de especies (Pickett y White, 1985). Además, las modificaciones en la estructura de la vegetación pueden potencialmente ocasionar cambios en las poblaciones de algunas especies animales, particularmente de aves (Marsden y Fielding, 1999; Flores et al., 2002).

Algunos autores (MacArthur y MacArthur, 1961; MacArthur et al., 1962; MacArthur y Levins, 1964; MacArthur, 1965; Willson, 1974; Dickson y Noble, 1978; Wiens, 1989; Rappole et al., 1998; Bojorges y López, 2001; MacFaden y Capen, 2002; Lantschner y Rusch, 2007) han demostrado que las aves son muy susceptibles a los efectos de las perturbaciones tanto los individuos (cambios en conducta y fisiología), como sus poblaciones y comunidades (cambios en riqueza, diversidad, abundancia y distribución), situación que es aún más grave en el caso de especies endémicas o raras, que llegan a desaparecer. Por ello y debido a que la heterogeneidad en las características de la vegetación determina potencialmente su distribución, las aves pueden ser utilizadas como indicadoras del estado de las comunidades bióticas (Hill et al., 1997). Sin embargo, la manera específica en que la estructura vegetal de los bosques del Eje Neovolcánico Transversal (ENT) afecta la abundancia de las aves es poco conocida. Por lo tanto, los bosques del ENT, en particular los de la sierra Nevada en el Estado de México y sus condiciones actuales de perturbación constituyen sistemas idóneos para el estudio de la relación entre la fisonomía vegetal y la abundancia de ciertas especies de aves en el contexto de su manejo y conservación. El grado de perturbación de estos bosques puede definirse por su composición vegetal; por ejemplo, los bosques de aile, pino y oyamel (*Alnus jorullensis* [H. B. K.], *Pinus hartwegii* [Lindl.] y *Abies religiosa* [Cham y Schl.], respectivamente) que representan

estados sucesionales intermedios (ZOQ2), que contrastan con el bosque de pino (*P. hartwegii*) con zacatonal (*Muhlenbergia macroura*), que representa un estado sucesional menos avanzado (ZOQ1; Zavala, 1984; Rzedowski, 1996).

Además, en los bosques montanos mexicanos no se han desarrollado estudios en los que se relacione la estructura vegetal y la abundancia de aves, los cuales pudieran evidenciar patrones similares a los detectados en las selvas medianas de Veracruz y las altas de Chiapas, donde se ha documentado la relevancia ecológica de los hábitats fragmentados, producto de la perturbación en el mantenimiento de la riqueza y abundancia de ciertas especies avifaunísticas (Bojorges y López, 2001; Altamirano et al., 2002; Ramírez-Albores, 2006). Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue determinar la relación entre la fisonomía (estructura) vegetal y la abundancia de especies de aves en un bosque templado, bajo 2 condiciones: bosque de pino no perturbado (ZOQ1) y bosque de pino perturbado (ZOQ2).

## Materiales y métodos

El área de estudio se ubica en la porción sur del Parque Nacional Zoquiapan, entre 19°12'30"-19°20'00" N, 98°30'00"-98°42'30" O, a 3 080 y 3 690 m snm; forma parte del Eje Neovolcánico Transversal, porción sierra Nevada (Blanco et al., 1981; Necedal, 1984). En esta área se delimitaron 2 sitios (condiciones) de 22 ha cada uno con base en la composición de su cubierta arbórea y grado de perturbación (Ugalde-Lezama et al., 2010): a), bosque de pino (*P. hartwegii*) no perturbado (sin evidencias de incendios; ZOQ1) y b), bosque de pino perturbado (*A. jorullensis*-*P. hartwegii*-*A. religiosa*; con evidencias de incendios naturales e inducidos: ZOQ2; Miranda-Hernández-X, 1963).

Para llevar a cabo los muestreos de vegetación se establecieron 24 unidades circulares de muestreo (UM; las cuales tuvieron un radio de 37.5 m y una superficie de 0.45 ha); 12 en cada condición del bosque (ZOQ1 y ZOQ2). Las unidades se definieron a través de un diseño de muestreo sistemático cuadrado con distancias predeterminadas de 150 m entre cada UM. En cada una de las UM seleccionadas al interior de ZOQ1 y ZOQ2, el monitoreo y registro de las variables dasométricas de la fisonomía vegetal se llevaron a cabo a través de 2 esquemas de muestreo: cuadros empotrados (Oosting, 1956) para vegetación herbácea y arbustiva y; cuadrantes con punto central (Cottam y Curtis, 1956) para especies arbóreas. Estas metodologías, son las más utilizadas en bosques templados (Zavala, 1984; Woltman, 2003). Para describir la fisonomía vegetal en los planos horizontal y vertical de ZOQ1 y ZOQ2, se utili-

zaron los resultados publicados por Ugalde-Lezama et al. (2009), quienes definieron el valor de la importancia relativa en la determinación de la composición florística, así como 3 estratos, en función de la altura de las comunidades vegetales.

El número de individuos (abundancia relativa) por especie de ave dentro de cada UM se obtuvo con la metodología de puntos de conteo extensivos de radio definido (Ambrose, 1989). Este método consistió en establecer puntos de conteo con un radio fijo de 25 m en cada una de las 12 UM elegidas en ZOQ1 y ZOQ2, mediante el diseño de muestreo propuesto. Dichos puntos fueron establecidos de manera sistemática a manera de cuadrícula con distancias predeterminadas de 150 m entre cada UM, cubriendo de manera regular y equitativamente a ZOQ1 y ZOQ2. Esta disposición de los puntos permite una adecuada independencia estadística en los datos (Ralph et al., 1996). Al interior de cada punto de conteo o UM se realizaron las observaciones de aves con binoculares (Bushnell de 25 × 50) por un solo observador (Karr, 1971; Hutto et al., 1986; López-DeCasenave et al., 1998; Rappole et al., 1998; Ugalde-Lezama et al., 2009), con la expectativa de que todas las aves podrían ser detectadas e identificadas a esa distancia durante un intervalo de recuento. Las observaciones comenzaron una vez que el observador llegó al centro de cada UM y el comportamiento de las aves se ajustó a la presencia del mismo; posteriormente, todas las aves detectadas visual y auditivamente durante un periodo de 10 min fueron registradas. Los datos recabados para cada una incluyeron: especie, número de individuos, distancia del ave al observador y características del hábitat. El trabajo de campo se llevó a cabo de 06:00 a 12:00 h en ZOQ1 y ZOQ2, horario en que las aves tienen mayor actividad (Silva y Sherry, 1992; Lovette y Holmes, 1995). Las observaciones se realizaron media hora después de salir el sol y solamente en días con óptimas condiciones climáticas (Reynolds et al., 1980). Un periodo de monitoreo consistió en muestrear 12 puntos en cada condición de bosque (ZOQ1 y ZOQ2) en un día, rotando el orden en el que los puntos fueron visitados en cada periodo. Es decir, el primer muestreo se inició en el punto 1, el segundo muestreo en el punto 2, y así sucesivamente para disminuir los efectos del sesgo por secuencia-horario (Gram y Faaborg, 1997). Durante noviembre 2003 y junio 2004 se condujeron 12 periodos de muestreo en ZOQ1 y 12 en ZOQ2.

Para determinar la relación entre la fisonomía vegetal y la abundancia de las especies de aves, se extrajeron los principales gradientes de variación de las variables descriptoras de la vegetación a través de un análisis multivariado de tipo indirecto (Jongman et al., 1995) denominado "Análisis de Componentes Principales" (ACP; Hotelling, 1933; James, 1971; Morse, 1985; Carrascal y Tellería, 1989;

Rey et al., 1997; Morrison et al., 1998; Gómez, 2002). La expresión que describió las puntuaciones factoriales de cada componente principal fue:

$$X_{ij} = a_{i1} * Z_{1j} + \dots + a_{ik} * Z_{kj} = \sum a_{is} * Z_{sk}$$

donde las  $a$  son los coeficientes y las  $Z$  son los valores estandarizados que tienen las variables en cada uno de los sujetos de la muestra (Terrádez, 2003).

El ACP consistió en la ordenación de 7 variables descriptoras de la estructura de la vegetación: 1), cobertura de la vegetación herbácea; 2), cobertura de la vegetación arbustiva; 3), cobertura arbórea; 4), diámetro de la vegetación arbustiva; 5), diámetro a la altura del pecho (dap) de la vegetación arbórea; 6), altura de la vegetación arbustiva y 7), altura de la vegetación arbórea (Bibby et al., 1992).

Posteriormente, la relación entre la abundancia de 51 especies de aves y los gradientes vegetales descritos se determinó utilizando los 3 primeros ejes del ACP ( $x$ ) en cada una y para ambas condiciones (ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2) mediante un análisis de regresión *Poisson* (ARP; Said-Infante y Zárate, 2003). Para ello, se usaron solamente los datos de las especies de aves más abundantes ( $\geq 21$  registros). Asimismo, modificando los criterios empleados por MacGregor-Fors y Schondube (2011) se formaron y analizaron 3 grupos de especies con base en su presencia en cada condición del bosque: 1), especies exclusivas de ZOQ1; 2), especies exclusivas de ZOQ2 y 3), especies presentes en ambas condiciones (ZOQ1-ZOQ2). Para ello, se realizaron ajustes de las variables "y" a las variables "x" mediante modelos lineales generalizados (GLM; González-Oreja, 2003). En los análisis, se consideraron como coeficientes estadísticamente significativos aquéllos en los que  $p < 0.05$  (McCullagh y Nelder, 1989). En todos los casos, se adoptó una distribución *Poisson* para la abundancia y grupos de las especies, con el logaritmo como función de relación (vínculo). La estructura de los modelos se ajustó mediante un proceso de regresión *Poisson* cuadrática por pasos hacia atrás, incorporando en él, los 3 componentes principales obtenidos mediante el ACP (Guisan y Zimmermann, 2000) y para determinar cuál de ellos explicó la máxima variabilidad existente en la relación estructura vegetal-abundancia de aves y grupos de especies se empleó el siguiente modelo cuadrático (Rotenberry y Wiens, 1980):

$$\ln \lambda = \beta_0 + \beta_1 CP_1 + \beta_2 CP_{12} + \beta_3 CP_2 + \beta_4 CP_{22} + \beta_5 CP_3 + \beta_6 CP_{32}$$

Los análisis descritos se llevaron a cabo utilizando el procedimiento GLM del paquete estadístico *R*-versión 2.0.1. (*R*: Copyright, 2004). De esta manera, primero se extrajeron los principales gradientes de variación a partir

de las variables descriptoras de la vegetación, y posteriormente se estudió su efecto sobre la abundancia de aves (Manel et al., 1999; Winter y Faaborg, 2000; Siriwardena et al., 2001; González-Oreja, 2003).

## Resultados

La composición florística con mayores valores de importancia en ZOQ1 fue la forma de vida arbórea de *P. hartwegii*, las arbustivas *Penstemon gentianoides* (H.B.K.; Poiret.) y *Senecio asteraceae* (H. B. K.; Poiret.) y algunas herbáceas (gramíneas). En contraste, para ZOQ2 lo fueron los árboles de *A. jorullensis*, *P. hartwegii* y *A. religiosa*, los arbustos de *S. asteraceae*, *P. gentianoides* y *Lupinus montanus* (H. B. K.) y algunas herbáceas (gramíneas). La estructura vegetal en el plano vertical para ZOQ1 y ZOQ2 se definió por 3 estratos: inferior (< 3 m), medio (de 3 a 9 m) y superior (> 9 m; Ugalde-Lezama et al., 2009). No obstante, dicha fisonomía vegetal fue más heterogénea en ZOQ2 que en ZOQ1.

En este estudio, se registraron 51 especies de aves, de las cuales 36 se registraron en ZOQ1, 46 en ZOQ2 y 31 en ambas condiciones (Cuadro 1). Las especies encontradas pertenecen a 5 órdenes y 20 familias. El orden más común fue Passeriformes con 40 especies (78%), después Trochiliformes con 5 (10%), Piciformes con 3 (6%), Strigiformes con 2 (4%) y Caprimulgiformes con 1 especie (2%). Las familias con más especies fueron Tyrannidae con 8 (15%); Emberizidae, Turdidae y Parulidae con 6 (12%) cada una; Trochilidae con 5 (10%); Picidae con 3 (6%); Strigidae, Regulidae y Sittidae con 2 (4%) cada una. Las otras 11 familias presentaron 1 especie cada una y sumaron el 21% de la riqueza total (Cuadro 1; Ugalde-Lezama et al., 2010).

Los ACP muestran que los 3 primeros ejes explican el 84.3, 83.4 y 81.7% de la variabilidad (acumulada) en la caracterización vegetal realizada para ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2 (Cuadro 2). Las variables cobertura, diámetro y altura de arbóreas determinaron la máxima variabilidad (41.5, 43.7 y 41.8%) en el componente 1 que describe la fisonomía de ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2. El componente 2 definió la estructura vegetal en función de la cobertura, diámetro y altura de arbustivas en ZOQ1 (28.4%) y ZOQ1-ZOQ2 (25.3%); por el diámetro y altura de arbustivas para ZOQ2 (25.07%). Por su parte, el componente 3 en ZOQ1 y ZOQ1-ZOQ2 determinó que dicha fisonomía se conformó en menor medida por la cobertura de herbáceas (14.4 y 14.5%); por las coberturas de herbáceas y arbustivas (14.6%) para ZOQ2 (Cuadro 2).

Los componentes generados en el ACP indican que el componente principal 1 en ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2 está fuertemente ligado a las variables asociadas con la

vegetación arbórea, donde las 3 variables (cobertura, diámetro y altura) tienen un peso similar, lo que significa que éstas son igualmente importantes para las aves en esas condiciones de bosque. El hecho de que los valores de estas variables sean positivos (Cuadro 2), implica que al aumentar el valor de alguna de ellas, el componente principal 1 aumentará. De esta manera, el componente principal 1 podría actuar como un índice que refleja las características de la vegetación arbórea, donde el aumento de los valores de este componente significa un aumento en la condición de cobertura, diámetro y altura de la vegetación arbórea en ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2.

El componente principal 2 en ZOQ1 y ZOQ1-ZOQ2 se determinó principalmente por la cobertura, diámetro y altura de la vegetación arbustiva con valores también muy similares pero negativos, lo que implica que al aumentar alguna de las variables asociadas a la vegetación arbórea, el componente principal 2 disminuirá. Para ZOQ2 la cobertura arbustiva prácticamente no participa en la determinación del componente principal 2; sin embargo, el diámetro y la altura de arbustivas tienen aproximadamente el mismo peso. A diferencia de ZOQ1 y ZOQ1-ZOQ2, en ZOQ2 al aumentar el valor del componente principal 2 significa que las variables asociadas al diámetro y a la altura de la vegetación arbustiva tenderán a aumentar. Por lo tanto, el componente principal 2 (valores negativos) puede pensarse para ZOQ1 y ZOQ1-ZOQ2 como un índice que refleja las condiciones de las variables asociadas a la vegetación arbustiva. Valores altos de este índice indicarán la tendencia a tener valores bajos en las variables asociadas a este tipo de vegetación. Por su parte, en ZOQ2 el componente principal 2 puede interpretarse como un índice asociado a las características de la vegetación arbustiva (altura y diámetro que presentan valores positivos) más no a su cobertura cuyo valor es negativo; en ese sentido, valores altos del componente principal 2 se traducirá en una vegetación arbustiva que tiende a tener valores altos en su diámetro y altura.

El componente principal 3 en ZOQ1 y ZOQ1-ZOQ2 se determinó sólo por la cobertura herbácea con valor positivo. Por lo que al aumentar la cobertura herbácea aumentará el valor de dicho componente. En ZOQ2, dicho componente se determinó por la cobertura herbácea y arbustiva con valor positivo y negativo, respectivamente y con sus correspondientes implicaciones en el valor del componente 3, al variar el valor de alguna de ellas.

El análisis de regresión *Poisson* mostró que las abundancias de las aves con los gradientes vegetales descritos por el ACP se relacionan significativamente en 19 (ZOQ1) y 24 (ZOQ2) especies de las 51 analizadas. Las funciones (significancias) para cada una de las especies de aves analizadas ( $\geq 21$  registros) fueron combinaciones de 1 o

**Cuadro 1.** Especies de aves registradas (51 especies) en las condiciones de bosque de pino no perturbado (ZOQ1) y bosque de pino perturbado (ZOQ2)

Núm. spp.	Especie	(A.O.U., 1998)		Condiciones	
		Género	Familia	ZOQ1	ZOQ2
1	<i>Colibri thalassinus</i>	Apodiformes	Trochilidae	0	1
2	<i>Eugenes fulgens</i>	Apodiformes	Trochilidae	0	1
3	<i>Hylocharis leucotis</i>	Apodiformes	Trochilidae	1	1
4	<i>Selasphorus platycercus</i>	Apodiformes	Trochilidae	1	1
5	<i>Stellula calliope</i>	Apodiformes	Trochilidae	0	1
6	<i>Phalaenoptilus nuttallii</i>	Caprimulgiformes	Caprimulgidae	0	1
7	<i>Carduelis pinus</i>	Fringillidae	Carduelinae	0	1
8	<i>Certhia americana</i>	Passeriformes	Certhiidae	1	1
9	<i>Cyanocitta stelleri</i>	Passeriformes	Corvidae	1	1
10	<i>Atlapetes pileatus</i>	Passeriformes	Emberizidae	0	1
11	<i>Diglossa baritula</i>	Passeriformes	Emberizidae	1	1
12	<i>Junco phaeonotus</i>	Passeriformes	Emberizidae	1	1
13	<i>Melospiza lincolnii</i>	Passeriformes	Emberizidae	0	1
14	<i>Oriturus superciliosus</i>	Passeriformes	Emberizidae	1	1
15	<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	Passeriformes	Emberizidae	0	1
16	<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	Passeriformes	Hirundinidae	1	1
17	<i>Lanius ludovicianus</i>	Passeriformes	Laniidae	0	1
18	<i>Poecile sclateri</i>	Passeriformes	Paridae	1	1
19	<i>Dendroica coronata</i>	Passeriformes	Parulidae	1	1
20	<i>Dendroica townsendi</i>	Passeriformes	Parulidae	1	1
21	<i>Ergaticus ruber</i>	Passeriformes	Parulidae	1	1
22	<i>Myioborus miniatus</i>	Passeriformes	Parulidae	0	1
23	<i>Parula superciliosa</i>	Passeriformes	Parulidae	0	1
24	<i>Vermivora celata</i>	Passeriformes	Parulidae	1	1
25	<i>Peucedramus taeniatus</i>	Passeriformes	Peucedramidae	1	1
26	<i>Regulus caléndula</i>	Passeriformes	Regulidae	1	1
27	<i>Regulus sátrapa</i>	Passeriformes	Regulidae	1	1
28	<i>Sitta carolinensis</i>	Passeriformes	Sittidae	1	0
29	<i>Sitta pygmaea</i>	Passeriformes	Sittidae	1	1
30	<i>Piranga flava</i>	Passeriformes	Thraupidae	1	0
31	<i>Troglodytes aedon</i>	Passeriformes	Troglodytidae	1	1
32	<i>Catharus occidentalis</i>	Passeriformes	Turdidae	1	1
33	<i>Catharus guttatus</i>	Passeriformes	Turdidae	1	1
34	<i>Catharus ustulatus</i>	Passeriformes	Turdidae	1	0
35	<i>Sialia mexicana</i>	Passeriformes	Turdidae	1	1
36	<i>Turdus grayi</i>	Passeriformes	Turdidae	1	0
37	<i>Turdus migratorius</i>	Passeriformes	Turdidae	1	1
38	<i>Camptostoma imberbe</i>	Passeriformes	Tyrannidae	0	1
39	<i>Empidonax difficilis</i>	Passeriformes	Tyrannidae	0	1
40	<i>Empidonax fulvifrons</i>	Passeriformes	Tyrannidae	1	1
41	<i>Empidonax hammondii</i>	Passeriformes	Tyrannidae	1	1
42	<i>Empidonax oberholseri</i>	Passeriformes	Tyrannidae	1	1
43	<i>Empidonax spp.</i>	Passeriformes	Tyrannidae	1	1
44	<i>Empidonax traillii</i>	Passeriformes	Tyrannidae	0	1
45	<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	Passeriformes	Tyrannidae	1	1
46	<i>Vireo huttoni</i>	Passeriformes	Vireonidae	1	1
47	<i>Colaptes auratus</i>	Piciformes	Picidae	1	1
48	<i>Picoides stricklandii</i>	Piciformes	Picidae	1	0
49	<i>Picoides villosus</i>	Piciformes	Picidae	1	1
50	<i>Glaucidium gnoma</i>	Strigiformes	Strigidae	1	1
51	<i>Otus flammeolus</i>	Strigiformes	Strigidae	0	1

1, presente; 0, ausente. Fuente: Ugalde-Lezama et al., 2010.

**Cuadro 2.** Resultados del ACP en el bosque de pino no perturbado (ZOQ1), bosque de pino perturbado (ZOQ2) y ZOQ1-ZOQ2

Variable	Código	Tres primeros ejes del ACP ZOQ1 ZOQ2								
		ZOQ1			ZOQ2			ZOQ1-ZOQ2		
		Comp...1	comp....2	Comp.3	Comp.1	Comp.2	Comp.3	Comp.1	Comp.2	Comp.3
Cobertura herbáceas	X.Cob.	0.122	-0.049	0.95	0.268	0.054	0.623	0.211	0.000	0.675
Cobertura arbustivas	X.Cob..1	0.116	-0.496	-0.265	0.200273	-0.06422	-0.769	0.151	-0.174	-0.718
Cobertura arbóreas	X.Cob..2	0.521	0.233	-0.15	0.51	-0.174	-0.066	0.520	0.199	-0.112
Diámetro arbustivas	X.Diam.	0.237	-0.547	0.037	0.147	0.688	-0.014	0.197	-0.658	0.104
Diámetro arbóreas	X.Diam..1	0.555	0.131	-0.051	0.545	-0.079	0.017	0.555	0.111	-0.037
Altura arbustivas	X.h.	0.197	-0.582	0.041	0.142	0.683	-0.111	0.186	-0.663	0.054
Altura arbóreas	X.h..1	0.545	0.208	0.008	0.538	-0.125	0.054	0.530	0.215	0.027
Autovalor (Eigenvalue)		2.907	1.988	1.008	3.064	1.755	1.024	2.930	1.772	1.022
$\hat{\sigma}^2$		41.529	28.404	14.402	43.776	25.078	14.624	41.854	25.311	14.593
$\hat{\sigma}^2$		41.529	69.933	84.335	43.776	68.854	83.478	41.854	67.164	81.757
acumulado										

Factores de carga del Análisis de Componentes Principales realizado sobre la matriz de correlación de las variables descriptoras de la estructura de la vegetación (cobertura, diámetro y altura) de las condiciones ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2, valoradas en las 12 unidades de censo de cada una.  $\Sigma\sigma^2$  = porcentaje real de la varianza existente en la caracterización vegetal explicada por el análisis.  $\Sigma\sigma^2$  acumulado = porcentaje acumulado de  $\Sigma\sigma^2$ .

más ejes del ACP, en forma lineal y/o cuadrática (ZOQ1 y ZOQ2; Cuadros 2 y 3).

El análisis de regresión *Poisson* para los 3 grupos de aves mostró que sus abundancias con los gradientes vegetales descritos por el ACP se relacionan significativamente en los 3 grupos analizados. Las funciones (significancias) para cada uno de los grupos de aves analizados (exclusivas de ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2) fueron combinaciones de uno o más ejes del ACP, en forma lineal y/o cuadrática (Cuadros 2 y 4).

Las interpretaciones de los ARP indican una asociación entre algunas características de la fisonomía vegetal (vista a través de los índices o componentes principales generados en el ACP) con las abundancias de algunas especies o grupos de ellas; por ejemplo, si en ZOQ1 hay significancia del componente 1 sobre la abundancia de ciertas especies avifaunísticas, se puede decir que las variables asociadas a la vegetación arbórea (definidas en dicho componente), tienen un efecto sobre estas abundancias. Por ejemplo, si la relación es exclusivamente lineal significa, que el incremento de 1 cm en el diámetro de los árboles tendría un efecto similar y siempre proporcional a la abundancia de las aves, sin importar el tamaño inicial del diámetro de los mismos. En contraste, si la relación es cuadrática, significa que un cambio significativo en la vegetación tendría un

efecto diferencial sobre la abundancia de las aves; es decir, que independientemente del incremento en diámetro, la abundancia dependerá del estado inicial de la vegetación. Por ejemplo, la abundancia de las aves será diferente si ocurre un incremento de 1 cm en el diámetro de árboles pequeños, que el mismo incremento en árboles con un diámetro mayor, donde esta condición (diámetro inicial del árbol) tiene un efecto importante (Cuadros 3 y 4).

Los resultados de este estudio muestran que las características de la vegetación en el bosque de pino no perturbado (ZOQ1) y el bosque de pino perturbado (ZOQ2) atrajeron a especies particulares de aves (e.g. *Oriturus superciliosus*, *Sitta pygmaea* en ZOQ1 y *Atlapetes pilleatus*, *Selasphorus platycercus* en ZOQ2). En contraste, otras aves (e.g. *Dendroica coronata*, *Junco phaeonotus*) se registraron en ZOQ1-ZOQ2.

## Discusión

Los niveles de perturbación ZOQ1 y ZOQ2, mostraron un efecto sobre la abundancia de algunas especies de aves. En ese sentido, la estructura del hábitat ha sido propuesta como uno de los factores más importantes en la conformación de las poblaciones de aves, determinando su abundancia y distribución (MacArthur y Levins, 1964;

**Cuadro 3.** Análisis de significancias (efectos; Regresión *Poisson* con modelos GLM) para las 51 especies de aves más abundantes en las condiciones ZOQ1 y ZOQ2

ARP CON LAS SIGNIFICANCIAS EN 19 ESPECIES (MODELOS) PARA ZOQ1						
Especie	ACP1	ACP12	ACP2	ACP22	ACP3	ACP32
<i>Catharus occidentalis</i>	0.051800 ☼	0.087142 ☼	☐	☐	☐	☐
<i>Certhia americana</i>	0.008634 **	0.028393 *	☐	0.000747 ***	8.61e-13 ***	2.57e-05 ***
<i>Colaptes auratus</i>	0.0783 ☼	☐	☐	☐	☐	☐
<i>Cyanocitta stelleri</i>	☐	☐	☐	☐	5.94e-06 ***	0.00362 **
<i>Dendroica coronata</i>	0.00835 **	0.08371 ☼	☐	☐	< 2e-16 ***	1.25e-09 ***
<i>Dendroica townsendi</i>	9.01e-05 ***	0.000402 ***	☐	☐	3.33e-08 ***	1.14e-06 ***
<i>Empidonax spp.</i>	☐	☐	☐	8.65e-07 ***	3.43e-09 ***	☐
<i>Ergaticus ruber</i>	☐	☐	☐	4.90e-06 ***	7.08e-05 ***	0.034 *
<i>Junco phaeonotus</i>	0.00813 **	0.00175 **	☐	☐	< 2e-16 ***	6.51e-12 ***
<i>Oriturus superciliosus</i>	0.000392 ***	0.002206 **	4.05e-06 ***	☐	8.30e-09 ***	0.000564 ***
<i>Peucedramus taeniatus</i>	0.01954 *	0.00281 **	0.01629 *	☐	4.27e-10 ***	7.63e-05 ***
<i>Picoides villosus</i>	☐	☐	☐	2.82e-08 ***	5.45e-07 ***	0.01 **
<i>Poecile sclateri</i>	1.74e-05 ***	4.04e-05 ***	0.0266 *	0.0452 *	2.62e-11 ***	1.05e-07 ***
<i>Regulus caléndula</i>	0.000474 ***	0.000842 ***	☐	☐	2.11e-09 ***	5.65e-07 ***
<i>Sialia mexicana</i>	☐	☐	☐	0.000123 ***	1.75e-07 ***	0.028523 *
<i>Sitta pygmaea</i>	0.001776 **	0.006838 **	☐	0.010046 *	0.000653 ***	0.001681 **
<i>Troglodytes aedon</i>	☐	☐	☐	< 2e-16 ***	< 2e-16 ***	3.99e-08 ***
<i>Turdus grayi</i>	0.0341 *	0.0398 *	☐	☐	☐	☐
<i>Turdus migratorius</i>	2.66e-05 ***	0.000543 ***	0.000284 ***	☐	2.84e-07 ***	0.011797 *
ARP CON LAS SIGNIFICANCIAS EN 24 ESPECIES (MODELOS) PARA ZOQ2						
<i>Atlapetes pileatus</i>	0.0205 *	☐	☐	☐	☐	☐
<i>Carduelis pinus</i>	2.17e-05 ***	0.000330 ***	0.000969 ***	☐	0.000923 ***	☐
<i>Catharus occidentalis</i>	0.00225 **	0.00588 **	☐	☐	7.38e-07 ***	☐
<i>Certhia americana</i>	0.000823 ***	0.004516 **	☐	0.003178 **	1.24e-07 ***	☐
<i>Colaptes auratus</i>	0.038167 *	0.043953 *	☐	☐	0.005036 **	☐
<i>Cyanocitta stelleri</i>	0.01333 *	0.04041 *	0.05558 ☼	☐	0.00546 **	0.01728 *
<i>Dendroica coronata</i>	4.73e-05 ***	☐	☐	0.000204 ***	0.000242 ***	☐
<i>Dendroica townsendi</i>	0.000641 ***	0.000615 ***	0.077042 ☼	☐	0.003678 **	0.038583 *
<i>Diglossa baritula</i>	☐	☐	☐	☐	0.003915 **	0.013165 *
<i>Empidonax spp.</i>	1.78e-06 ***	0.000208 ***	☐	0.010939 *	8.08e-10 ***	1.50e-07 ***
<i>Ergaticus ruber</i>	< 2e-16 ***	2.34e-09 ***	7.38e-07 ***	☐	< 2e-16 ***	☐
<i>Junco phaeonotus</i>	1.18e-14 ***	1.08e-07 ***	0.00463 **	☐	< 2e-16 ***	☐
<i>Melospiza lincolni</i>	0.03743 *	☐	☐	☐	☐	0.00598 **
<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	0.01336 *	☐	☐	☐	0.00666 **	☐
<i>Myioborus miniatus</i>	0.000491 ***	0.004722 **	☐	☐	0.001202 **	0.014050 *
<i>Peucedramus taeniatus</i>	0.00118 **	☐	☐	☐	☐	☐
<i>Picoides villosus</i>	0.000861 ***	0.045030 *	0.001359 **	☐	3.24e-11 ***	☐
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	2.70e-07 ***	0.00363 **	0.02342 *	0.03533 *	0.00391 **	3.66e-05 ***
<i>Poecile sclateri</i>	7.72e-11 ***	9.68e-06 ***	0.093 ☼	☐	< 2e-16 ***	☐
<i>Selasphorus platycercus</i>	0.0453 *	☐	☐	☐	☐	☐
<i>Sialia mexicana</i>	0.0074 **	☐	☐	☐	☐	☐
<i>Troglodytes aedon</i>	1.20e-11 ***	0.000160 ***	1.13e-05 ***	☐	< 2e-16 ***	☐
<i>Turdus migratorius</i>	4.57e-06 ***	5.69e-05 ***	☐	☐	0.000528 ***	0.015493 *
<i>Vermivora celata</i>	☐	☐	☐	☐	5.52e-06 ***	2.40e-05 ***

\*\*\*= 0.001, \*\*= 0.01, \*= 0.05, ☼= 0.1, ☐= Sin efecto.

**Cuadro 4.** Análisis de significancias (efectos; Regresión *Poisson* con modelos GLM) para los 3 grupos de aves ZOQ1 y ZOQ2

Grupo	ARP con las significancias en los 3 grupos de aves					
	ACP1	ACP12	ACP2	ACP22	ACP3	ACP32
Exclusivas de ZOQ1	∅	∅	∅	∅	0.000975 ***	0.008631 **
Exclusivas de ZOQ2	<2e-16 ***	0.00000000156 ***	0.000214 ***	∅	0.00000057 ***	0.020645 *
ZOQ1-ZOQ2	<2e-16 ***	<2e-16 ***	<2e-16 ***	<2e-16 ***	<2e-16 ***	<2e-16 ***

\*\*\*= 0.001, \*\*= 0.01, \*= 0.05, ∅= 0.1, ∅= Sin efecto.

Cody, 1968; Fretwell, 1972), factores que de acuerdo con algunos autores se relacionan estrechamente con lo heterogéneo de la vegetación, especialmente en el plano vertical (estructura del hábitat; Rotenberry y Wiens, 1980; Holmes y Robinson, 1981; Nosedal, 1984). Así, la estructura de la vegetación en la condición ZOQ2 (zona con perturbación) alojó un mayor número de individuos por especie de aves que ZOQ1 (zona sin perturbación). Algunos autores sugieren que la abundancia de especies avifaunísticas es más alta en aquellas zonas alteradas que en las conservadas (Flores et al., 2002; Woltman, 2003; Ugalde-Lezama et al., 2010). Sin embargo, el hecho de que un bosque perturbado soporte un mayor número de individuos de ciertas especies que uno conservado, no implica que el primero sea más importante para el mantenimiento de sus poblaciones.

Durán y Kattan (2005) y Lentijo y Kattan (2005) sugieren que los bosques perturbados con características secundarias, como las existentes en ZOQ2 (pequeños parches de vegetación rodeados por bosques maduros) no necesariamente tienen un efecto negativo sobre las comunidades de aves ni sobre sus procesos ecológicos, sino que las especies de aves generalistas en ambientes alterados deben también ser objeto de conservación, ya que éstas contribuyen a la diversidad general y tienen una mayor capacidad de respuesta a las perturbaciones en comparación con las especies raras, amenazadas o relictas de bosques conservados (Holdgate, 1996). Desde el punto de vista ecológico y de conservación, ambas condiciones pueden ser importantes. En este sentido, las abundancias registradas no deben considerarse como indicadores de la calidad del hábitat por sí solas, más bien, su interpretación ecológica debe estar cautelosamente asociada a otros factores poblacionales y del hábitat para inferir la calidad del mismo.

Debido a que la distribución y abundancia de ciertas especies de aves guarda una relación directa con la estructura de la vegetación (Kempton, 1979; Magurran, 1989), hay que considerar que esta variable se puede afectar diferencialmente en los planos vertical y horizontal dependiendo del grado de perturbación del bosque (MacArthur, 1965; Platt et al., 1984). En ZOQ1 donde los planos vertical y horizontal son muy homogéneos, fue donde la abundancia de aves fue menor que en ZOQ2 que tiene

planos más heterogéneos. Los resultados de este estudio concuerdan con Stiling (1999) quien informa que ecosistemas alterados soportan una mayor riqueza y abundancia de individuos. No obstante, Greenberg (1981) señala lo contrario para bosques tropicales. Sin embargo, García et al. (1998) y Bojorges y López (2001) mencionan que los hábitats con alteración moderada presentan una estructura más heterogénea que puede albergar un mayor número de individuos que no restringen su actividad a un solo estrato. En el presente estudio se encontró que los grupos de especies de aves especialistas de ZOQ1 o ZOQ2 y generalistas de los 2 sitios en conjunto (ZOQ1-ZOQ2), dependieron diferencialmente de las formas de vida arbórea, arbustiva y herbácea. Esto es similar a lo anotado por MacGregor-Fors y Schondube (2011) para múltiples sitios urbanos. Estos autores encontraron que la riqueza y abundancia de especies de aves raras mostraron una relación positiva con la cobertura arbórea y altura de herbáceas, y recomiendan que para mejorar la calidad del hábitat en los ambientes urbanos se debe incrementar la cobertura de árboles y arbustos y permitir el crecimiento de arbustos y hierbas en las ciudades.

Este estudio aporta información sobre las condiciones de bosque y abundancias de especies de aves en el Eje Neovolcánico Transversal; sin embargo, para diseñar mejores planes de manejo forestal y de mejoramiento del hábitat para las especies de aves en esta región de México, son necesarios estudios más específicos que permitan conocer las implicaciones de la perturbación sobre los parámetros poblacionales primarios de la avifauna como indicadores de la calidad del hábitat (Van Horne, 1983; Hill et al., 1997; MacFaden y Capen, 2002).

Van Horne (1983) menciona que la densidad de individuos por sí sola no debe relacionarse positivamente con la calidad del hábitat; es necesario, además, tomar en cuenta la composición, estructura y dinámica poblacional; asimismo, señala que entre la diversidad de hábitats y la diversidad de la fauna silvestre, no siempre existe una relación positiva, ya que ésta depende del número de especies generalistas y especialistas presentes en un sitio determinado, así como de sus requerimientos de hábitat. Finalmente, enfatiza que es probable que los hábitats más conservados produzcan más individuos y que por efectos territoriales, el exceso



de ellos se acumule en aquellos hábitats de menor calidad. Sin embargo, aunque la abundancia y densidad no aportan información de la calidad del hábitat por sí solas, cuando se les relaciona con las características de la vegetación, sí permiten generar e inferir predicciones de respuesta sobre las poblaciones de aves. Esta información se convierte en una herramienta importante para el manejo de hábitat y de las poblaciones de aves que lo utilizan; sean éstas especialistas, en la utilización de bosque de pino (*P. hartwegii*) no perturbado (ZOQ1) o de bosque de pino perturbado (ZOQ2), o bien, generalistas en la utilización de ambas condiciones de bosque (ZOQ1-ZOQ2).

### Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT); Programa de Ganadería (Área de Fauna Silvestre) del Colegio de Postgraduados; al Laboratorio de Fauna Silvestre (M.C. Beatriz C. Aguilar Valdez) y EFEZ de la Universidad Autónoma de Chapingo; al Programa de Monitoreo de Sobrevivencia Invernal (MoSi); al Biól. Fernando De La Cruz Romero y a la C.P. Alicia Karina Gómez Rojas.

### Literatura citada

- Altamirano, G. O. M. A., M. F. Martín y G. J. Cartas. 2002. Ocurrencia, distribución y abundancia del género *Passerina* en la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 85:169-180.
- Ambrose, S. 1989. The Australian bird count-have we got your numbers? RAOU [Royal Australasian Ornithologists' Union] Newsletter 80:1-2.
- A.O.U. (American Ornithologists' Union). 1998. Check-list of North American birds, 7th edition. Washington, D.C. 131 p.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess y D. A. Hill. 1992. Bird census techniques. British Trust for Ornithology. Academic, London. p. 35-47.
- Blanco, Z. S., G. G. Cevallos, L. C. Galindo, M. J. M. Mass, S. R. Patrón, A. Pescador y G. A. I. Suárez. 1981. Ecología de la estación experimental Zoquiapan. Colección de Cuadernos Universitarios de Agronomía 2. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Estado de México. 114 p.
- Bojorges, B. J. C. y M. L. López. 2001. Abundancia y distribución temporal de aves en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología* 72:259-283.
- Carrascal, L. M. y J. L. Tellería. 1989. Organización de la comunidad de aves reproductora en las landas montañosas del País Vasco Atlántico. *Doñana, Acta Vertebrata* 16:69-87.
- Cody, M. L. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. *American Naturalist* 102:107-147.
- Cottam, G. y J. T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37:451-460.
- Dickson, J. G. y R. E. Noble. 1978. Vertical distribution of birds in a Louisiana bottomland hardwood forest. *Wilson Bulletin* 90:19-30.
- Durán, S. M. y G. H. Kattan. 2005. A test of the utility of exotic tree plantations for understory birds and food resources in the Colombian Andes. *Biotropica* 37:129-135.
- Flores, B., D. I. Rumiz, T. S. Fredericksen y N. J. Fredericksen. 2002. El uso de los claros de aprovechamiento forestal por la avifauna de un bosque semideciduo chiquitano de Santa Cruz, Bolivia. *Hornero* 17:3-11.
- Fretwell, S. D. 1972. Population in seasonal environments. Princeton University Press, New Jersey. 277 p.
- García, S., D. M. Finch y L. G. Chávez. 1998. Patterns of forest use and endemism in resident bird communities of north-central Michoacán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 110:151-171.
- Gómez, T. D. 2002. Componentes principales generalizados de dos poblaciones multivariantes. Serie Ciencias Básicas, UNMSM Fondo editorial. Lima. 89 p.
- González-Oreja, J. A. 2003. Aplicación de análisis multivariantes al estudio de las relaciones entre las aves y sus hábitats: un ejemplo con passeriformes montanos no forestales. *Ardeola* 50:47-58.
- Gram, K. W. y J. Faaborg. 1997. The distribution of neotropical migrant birds wintering in the El Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas. *The Condor* 99:658-670.
- Greenberg, R. 1981. The abundance and seasonality of forest canopy birds on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 13:241-251.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
- Hill, D., D. Hockin, D. Price, G. Tucker, R. Morris y J. Treweek. 1997. Bird disturbance: improving the quality and utility of disturbance research. *Journal of Applied Ecology* 34:275-288.
- Holdgate, M. 1996. The ecological significance of biological diversity. *Ambio* 25:409-416.
- Holmes, R. T. y S. K. Robinson. 1981. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwood forest. *Oecologia* 48:31-35.
- Hotelling, H. 1933. Analysis of a complex of statistical. Variables into principal components. *Journal of Educational Psychological* 24:417-441.
- Hutto, R. L., S. M. Pleschet y P. Hendricks. 1986. A fixed-radius point count method for non-breeding and breeding season use. *The Auk* 103:593-602.
- INEGI-UNAM (Instituto Nacional de Geografía Estadística e

- Informática-Universidad Nacional Autónoma de México). 2001. Inventario Nacional Forestal 2000. México, D. F. 322 p.
- James, F. C. 1971. Ordination of habitat relationships among breeding birds. *The Willson Bulletin* 83:215-236.
- Jongman, R. H. G., C. J. F. ter Braak y O. F. R. van Tongeren. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press. p. 120-156.
- Karr, J. R. 1971. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecological Monographs* 41:207-233.
- Kempton, R. A. 1979. Structure of species abundance and measurement of diversity. *Biometrics* 35:307-322.
- Lantschner, M. V. y V. Rusch. 2007. Impacto de diferentes disturbios antrópicos sobre las comunidades de aves de bosques y matorrales de *Nothofagus antarctica* en el NO patagónico. *Ecología Austral* 17:99-112.
- Lentijo, G. M. y G. H. Kattan. 2005. Estratificación vertical de las aves en una plantación mono específica y en bosque nativo en la cordillera central de Colombia. *Ornitología Colombiana* 3:51-61.
- López-DeCasenave, J. Pellot, J. P., Caziani, S. M., Mermoz, M. y J. Protomastro. 1998. Responses of avian assemblages to a natural edge in a chaco semiarid forest in Argentina. *The Auk* 115:425-435.
- Lovette, I. J. y R. T. Holmes. 1995. Foraging behavior of American Redstarts in breeding and wintering habitats: implications for relative food availability. *Condor* 97:782-791.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40:510-535.
- MacArthur, R. H. y J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- MacArthur, R. H. y R. Levins. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Zoology of the United States of America* 51:1140-1207.
- MacArthur, R. H., J. W. MacArthur y J. Preer. 1962. On bird species diversity II. Prediction of bird census from habitat measurements. *American Naturalist* 96:167-174.
- MacFaden, S. W. y D. E. Capen. 2002. Avian relationships at multiple scales in a New England forest. *Society of American Foresters. Forest Science* 48:243-253.
- MacGregor-Fors, I. y J. E. Schondube. 2011. Gray vs. green urbanization: relative importance of urban features for urban bird communities. *Basic and Applied Ecology* 12:372-381.
- Magurran, A. E. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Vedra, Barcelona. 200 p.
- Manel, S., J. M. Díaz, S. T. Buckton y S. J. Ormerod. 1999. Alternative methods for predicting species distributions: An illustration with Himalayan river birds. *Journal of Applied Ecology* 36:734-747.
- Marsden, S. y A. Fielding. 1999. Habitat association of parrots on the Wallacean island of Buru, Seram and Sumba. *Journal of Biogeography* 26:439-446.
- Masera, O. R. 2001. Deforestación y degradación forestal en México. Laboratorio de Bioenergía, Departamento de Ecología, campus Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Michoacán. 13 p.
- McCullagh, P. y J. A. Nelder. 1989. *Generalized linear models*, segunda edición. Chapman and Hall, London. 256 p.
- Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Morrison, M. L., B. G. Marcot y R. W. Mannon. 1998. *Wildlife-habitat relationships. Concepts and applications*. Second edition. The University of Wisconsin Press. Wisconsin. p. 324-248.
- Morse, D. H. 1985. Habitat selection in North American Parulid Warblers. *In* *Habitat selection in birds*, M. L. Cody (ed.). Academic, Orlando, Florida. p. 131-157.
- Nocedal, J. 1984. Estructura y utilización del follaje de las comunidades de pájaros en bosques templados del Valle de México. *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)* 6:1-45.
- Oosting, H. J. 1956. *The study of plant communities*. Freeman, San Francisco, California. 85 p.
- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1989. *Aves de México. Guía de campo*. Diana, México, D.F. 473 p.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic, San Diego, California. 724 p.
- Platt, H. M., K. M. Shaw y P. J. D. Lamshead. 1984. Nematode species abundance patterns and their use in the detection of environmental perturbations. *Hydrobiologia* 118:59-66.
- R: Copyrigh. 2004. *The R foundation for statistical computing ver. 2.0.1.* (2004-11-15), ISBN 3-900051-07-0.
- Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. DeSante y B. Milá. 1996. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Department of Agriculture and Forest Service. 46 p.
- Ramírez-Albores, J. E. 2006. Variación en la composición de comunidades de aves en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y áreas adyacentes, Chiapas, México. *Biota Neotropica* 6:1-19.
- Rappole, J. H., K. Winker y G. V. N. Powell. 1998. Migratory bird habitat use in southern Mexico: mist nets versus point counts. *Journal of Field Ornithology* 69:635-646.
- Rey, P. J., F. Valera y A. M. Sánchez-Lafuente. 1997. Avifauna reproductora y estructura del hábitat en la campiña y sierras subbéticas de Jaén. Doñana, *Acta Vertebrata* 24:115-142.
- Reynolds, R. T., J. M. Scott y R. A. Nussbaum. 1980. A variable circular-plot method for estimating bird numbers. *Condor* 82:309-313.
- Rotenberry, J. T. y J. A. Wiens. 1980. A synthetic approach to principal component analysis of bird/habitat relationships.

- In* The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat, D. E. Capen (ed.). USDA Forest Service, General Technical Report RM-87, Vermont. p. 197-208.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D.F. 432 p.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña. *Acta Botanica Mexicana* 35:25-44.
- Said-Infante, G. y G. P. Zárate de Lara. 2003. Métodos estadísticos: un enfoque interdisciplinario, séptima edición. Trillas, México, D. F. p. 200-201.
- SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos). 1994. Inventario forestal periódico. Memoria nacional. Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre, SARH, México, D. F. 81 p.
- Siriwardena, J. M., S. R. Baillie, H. Q. P. Crick y J. D. Wilson. 2001. Changes in agricultural land-use and breeding performance of some granivorous farmland passerines in Britain. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84:191-206.
- Silva, A. y T. W. Sherry. 1992. Surveying wintering warbler populations in Jamaica: point counts with and without broadcast vocalizations. *Condor* 94:924-936.
- Stiling, P. 1999. *Ecology; theories and applications*. Tercera edición, Prentice Hall, New Jersey. 840 p.
- Terrádez, G. M. 2003. Análisis de componentes principales. Proyecto e-Math. Secretaría de Estado de Educación/ Universidades (MECD), Madrid. 11 p.
- Ugalde-Lezama, S., J. I. Valdez-Hernández, G. Ramírez-Valverde, J. L. Alcántara-Carbajal y J. Velázquez-Mendoza. 2009. Distribución vertical de aves en un bosque templado con diferentes niveles de perturbación. *Madera y Bosques* 15:5-26.
- Ugalde-Lezama, S., J. L. Alcántara-Carbajal, J. I. Valdez-Hernández, G. Ramírez-Valverde, J. Velázquez-Mendoza y L. A. Tarango-Arambula. 2010. Riqueza, abundancia y diversidad de aves en un bosque templado con diferentes condiciones de perturbación. *Agrociencia* 44:159-169.
- Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* 47:893-901.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities*, vol I. Foundations and patterns. Cambridge University Press. 169 p.
- Willson, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55:1017-1029.
- Winter, M. y J. Faaborg. 2000. Patterns of area sensitive in grassland-nesting birds. *Conservation Biology* 13:1424-1436.
- Woltman, S. 2003. Bird community responses to disturbance in a forestry concession in lowland Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 12:1921-1936.
- Zavala, C. F. 1984. Sinecología de la vegetación de la Estación de Enseñanza e Investigación Forestal Zoquiapan, Estado de México. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán 164 p.