

Relación entre la fragmentación del hábitat primario a escala de paisaje y la avifauna dependiente de bosque tropical en la región caribeña de Guatemala

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Alexis Mauricio Cerezo Blandón
Licenciado en Ciencias Biológicas - Universidad del Valle de Guatemala- 2001

Lugar de trabajo: Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información,
Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Directora de tesis

Susana Beatriz Perelman

Ingeniería Agronómica (Universidad de Buenos Aires)

M. Sc., Biometría (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

Javier Lopez de Casenave

Licenciatura, Biología (Universidad de Buenos Aires)

Ph. D., Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

Chandler S. Robbins

A.B., Physics (Harvard College)

M.Sc. Biología (George Washington University)

Ph. D. (Hon.), Ciencias Biológicas (University of Maryland)

JURADO DE TESIS

Directora de tesis

Susana Beatriz Perelman

Ingeniería Agronómica (Universidad de Buenos Aires)

M. Sc., Biometría (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Leonardo Galetto

Licenciatura, Biología (Universidad Nacional de Córdoba)

Ph. D., Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

JURADO

María Elena Zacagnini

Profesorado, Biología (Universidad Nacional del Litoral)

Ms. C., Biología de la Vida Silvestre (Colorado State University)

JURADO

Javier Simonetti Zambelli

Licenciatura, Biología (Universidad de Chile)

Ph. D., Ciencias Biológicas (University of Washington)

Fecha de defensa de la tesis: 14 de agosto de 2012

Esta tesis está dedicada a los amores de mi vida, Mimi y Violeta

Agradecimientos:

A mi comité consejero, en particular a mi directora de tesis, Susana Perelman. A mis compañeros de trabajo y amigos de corazón, Miguel Ramírez, Antonio López y Obdulio Javier. A la Fundación para el Ecodesarrollo y Conservación (FUNDAECO) e Idea Wild por el apoyo logístico y los recursos financieros. A mis compañeros y compañeras del Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información, en particular a Cecilia Conde, Karina Hodara, Fernando Biganzoli y Pedro Tognetti.

Declaración:

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Alexis M. Cerezo Blandón

Publicaciones derivadas de esta tesis:

Cerezo, A., Perelman, S., Robbins, C.S., 2010. Landscape-level impact of tropical forest loss and fragmentation on bird occurrence in eastern Guatemala. *Ecol. Model.* 221, 512-526.

Cerezo, A., Perelman, S.B., Robbins, C.S., 2011. The effects of landscape-scale habitat modification on tropical bird community structure in eastern Guatemala. Pp. 123-152 en: Daniels, J.A. (ed.), *Advances in Environmental Research*, Vol. 14.

INDICE GENERAL

PORTADA	Pág. i
COMITÉ CONSEJERO Y JURADOS DE TESIS	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
DECLARACION	iv
PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS	v
INDICE GENERAL	vi
INDICE DE CUADROS	viii
INDICE DE FIGURAS	x
ABREVIATURAS	xii
RESUMEN	xiii
ABSTRACT	xiv

CAPITULO I INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 INTRODUCCIÓN	2
1.1.1 Procesos que pueden afectar la distribución de las especies en paisajes modificados	2
1.1.1.1 Pérdida de hábitat	2
1.1.1.2 Subdivisión y aislamiento de parches de hábitat	3
1.1.1.2.1 Pérdida de hábitat vs. fragmentación	3
1.1.1.3 Degradación de hábitat	4
1.1.2 Los modelos de modificación del paisaje asociados al estudio de los cambios en las comunidades bióticas	4
1.1.3 Los efectos de la modificación del paisaje sobre las aves tropicales	6
1.2 JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO	8
1.3 OBJETIVOS	9
1.3.1 Objetivo general	9
1.3.2 Objetivos específicos	9
1.4 HIPÓTESIS DE ESTUDIO	10
1.5 ASPECTOS METODOLÓGICOS DEL TRABAJO DE TESIS	12
1.6 MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES	13
1.6.1 Área de estudio	13
1.6.2 Estructura interna de la vegetación de los parches de bosque tropical en paisajes con distinto grado de modificación.	13
1.6.3 Evaluación de los patrones de uso de la tierra y características de los paisajes	14
1.6.4 Relevamiento de las comunidades de aves	15
1.6.5 Evaluación de la cobertura y fragmentación boscosa a la escala del paisaje	16
1.6.6 Análisis estadístico	17

CAPITULO II
LA RELACIÓN ENTRE LA PÉRDIDA Y FRAGMENTACIÓN DE HÁBITAT A ESCALA DE PAISAJE Y LA PRESENCIA DE DIEZ ESPECIES DE AVES DE BOSQUE TROPICAL EN EL NORORIENTE DE GUATEMALA

2.1 INTRODUCCIÓN	21
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS	23
2.2.1 Área de estudio	23
2.2.2 Evaluación de la cobertura y fragmentación boscosa a la escala del paisaje	23
2.2.3 Descripción de las especies estudiadas	24
2.2.4 Análisis estadístico	24
2.3 RESULTADOS	30
2.3.1 Efectos de la escala	30
2.3.2 Comparación de los efectos: cantidad de bosque vs. fragmentación, perímetro total y proporción de bosque primario del paisaje	31
2.4 DISCUSIÓN	38
2.5 CONCLUSIONES	42

CAPITULO III
RELACIÓN ENTRE LA MODIFICACIÓN DE HÁBITAT A ESCALA DE PAISAJE Y LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE AVES DE BOSQUE TROPICAL EN GUATEMALA

3.1 INTRODUCCIÓN	44
3.2 MATERIALES Y METODOS	46
3.2.1 Área de estudio, diseño experimental y evaluación de las comunidades de aves	46
3.2.2 Análisis estadístico	46
3.3. RESULTADOS	48
3.4 DISCUSIÓN	56
3.5 CONCLUSIONES	60

CAPÍTULO IV
DINAMICA TEMPORAL DE LAS COMUNIDADES DE AVES DE PAISAJES FRAGMENTADOS EN EL NORORIENTE DE GUATEMALA

4.1 INTRODUCCIÓN	63
4.2 MATERIALES Y MÉTODOS	65
4.2.1 Área de estudio, diseño experimental y muestreo de aves	65
4.2.2 Análisis estadístico	67
4.3 RESULTADOS	69
4.4 DISCUSIÓN	76
4.5 CONCLUSIONES	78

CAPÍTULO V
LA RELACIÓN ENTRE LA HISTORIA DE VIDA DE LAS AVES DE BOSQUE
TROPICAL Y EL GRADO DE MODIFICACIÓN DEL PAISAJE EN EL NORORIENTE
DE GUATEMALA

5.1 INTRODUCCIÓN	80
5.2 MATERIALES Y MÉTODOS	81
5.2.1 Área de estudio, diseño experimental y muestreo de aves	81
5.2.2 Características de historia de vida de las especies	81
5.2.3 Análisis estadístico	82
5.3 RESULTADOS	83
5.3.1 Relación entre la estructura del paisaje y la riqueza de especies en cada gremio	90
5.3.2 Análisis de redundancia por gremio	90
5.4 DISCUSION	97
5.5 CONCLUSIONES	108

CAPITULO VI
DISCUSION Y CONCLUSIONES GENERALES

6.1 INTRODUCCIÓN	110
6.2 RESPUESTAS DE LA COMUNIDAD DE AVES A LA MODIFICACION DEL PAISAJE: COBERTURA VS. FRAGMENTACIÓN	110
6.3 LOS EFECTOS DEL PERÍMETRO Y LA PROPORCIÓN DE BOSQUE PRIMARIO EN EL PAISAJE CON RESPECTO A AQUELLOS DE LA COBERTURA Y LA FRAGMENTACIÓN	112
6.4 LA IMPORTANCIA DE INCORPORAR LA HISTORIA NATURAL DE LAS ESPECIES AL ESTUDIO DE SUS RELACIONES CON LA ESTRUCTURA DEL PAISAJE	113
6.5 DINÁMICA TEMPORAL DE LAS COMUNIDADES BIÓTICAS EN PAISAJES TROPICALES MODIFICADOS	115
6.6 PERSPECTIVAS DE MANEJO DE LOS RESULTADOS DEL ESTUDIO	
BIBLIOGRAFÍA	117
APÉNDICES	136

INDICE DE CUADROS

	Pág.
CAPITULO II	
Cuadro 2.1: Descripción de la historia de vida de las especies estudiadas.	25
Cuadro 2.2: Frecuencias de detección absolutas y relativas (en paréntesis) anuales y total para las especies estudiadas para el conjunto de datos con réplicas temporales (a) y para aquel con réplicas espaciales (b).	26
Cuadro 2.3: Resultados de tres modelos con mayores pesos de Akaike con el primer conjunto de datos (submuestras temporales).	31
Cuadro 2.4: Conjuntos de confianza de modelos para cada especie.	33
Cuadro 2.5: Valores medios de los pesos de Akaike (w_i), como medida del apoyo a cada uno de los 18 tipos de modelo ajustados.	37

Índice de cuadros (cont.)	Pág.
Cuadro 2.6: Efecto promedio de las variables del paisaje sobre las especies estudiadas.	37
Cuadro 2.7: Razón de coeficientes estandarizados.	38

CAPITULO III

Cuadro 3.1: Conjuntos de confianza de modelos para la riqueza y abundancia para las especies de interior y borde de bosque tropical.	50
Cuadro 3.2: Resultados del análisis de correspondencia canónica.	55

CAPITULO IV

Cuadro 4.1: Análisis de variancia, comparaciones entre paisajes de los parámetros estimados de la dinámica comunitaria.	69
Cuadro 4.2: Regresión lineal simple entre los parámetros estimados de la dinámica comunitaria y el tamaño medio de los parches de cada paisaje.	70
Cuadro 4.3: Distancia promedio de Sorensen entre pares de tipos de paisaje.	75

CAPITULO V

Cuadro 5.1: Relaciones entre las características de la historia de vida de las aves estudiadas.	85
Cuadro 5.2: Conjuntos de confianza de modelos para la riqueza de especies de los distintos gremios.	91
Cuadro 5.3: Análisis de redundancia para los distintos gremios.	94
Cuadro 5.4: Hipótesis, predicciones y grado de confirmación de las hipótesis sobre los efectos de la modificación de hábitat sobre aves con características de historia de vida particulares.	103

APÉNDICES

Cuadro A.1: Coeficientes de correlación de Pearson entre las variables de paisaje en cada paso del análisis de regresión parcial.	138
Cuadro A.2: Variables de vegetación medidas en 80 parches de bosque tropical.	139
Cuadro A.3: Análisis de redundancia de la estructura de la vegetación de los parches y la estructura del paisaje circundante.	140
Cuadro A.4: Correlaciones de los ejes del RDA con las variables medidas en los parches de vegetación.	141
Cuadro A.5: Estadísticos de ajuste y selección de modelos para los modelos construidos para las tres escalas, capítulo 2 (200, 500 y 1000 m).	142
Cuadro A.6: Comparaciones estadísticas entre los parámetros y sus errores estándar para los modelos que asumen y que no asumen independencia estadística.	145
Cuadro A.7: Pruebas de Kruskal-Wallis de las características de historia de vida.	149
Cuadro A.8: Pruebas de independencia (Chi-cuadrado) entre variables de historia de vida.	159

INDICE DE FIGURAS

	Pág.
CAPITULO I	
Figura 1.1: Porcentaje de publicaciones (n=115) que evaluaron la relación entre alguna característica de una especie o comunidad de aves tropicales y los efectos de la “fragmentación”, por lustro.	6
Figura 1.2: Tipos de estudios de “fragmentación” en relación al tiempo.	9
Figura 1.3: Área de estudio y los tipos de cobertura dominantes.	14
Figura 2.1: Modelo conceptual de los efectos de la modificación del paisaje en la presencia de una especie, en un paisaje particular.	23
Figura 2.2: Diagrama de flujo del procedimiento de modelación.	30
Figura 2.3: La autocorrelación espacial en los residuos de los modelos, utilizando la I de Moran.	32
Figura 2.4: Pesos de Akaike medios por escala.	33
Figura 2.5: Coeficientes promedio (ponderados por el peso de Akaike) de las variables predictoras de los modelos.	40
Figura 2.6: Proporción de especies cuyos modelos de mejor ajuste sólo contuvieron variables asociadas a la cobertura, la cobertura y la configuración, sólo la configuración, o que no respondieron a ninguna, en el presente estudio, en tres estudios de Norteamérica (N.A.) y uno de Australia (Aus.).	41
CAPITULO III	
Figura 3.1: Modelo conceptual de los efectos de la modificación del paisaje sobre la riqueza o abundancia de las especies de interior o de borde de bosque tropical.	46
Figura 3.2: Relación entre la riqueza y abundancia de especies de interior y de borde, y la proporción de cobertura de bosque nativo.	51
Figura 3.3: Relación entre la cobertura y fragmentación de bosque nativo en el área de estudio.	51
Figura 3.4: Relación entre el número de especies de interior y borde y la fragmentación, perímetro y proporción de bosque primario, en tres niveles de cobertura del paisaje.	52
Figura 3.5: Relación entre la abundancia de especies de interior y borde y la fragmentación, perímetro y proporción de bosque primario, en tres niveles de cobertura del paisaje.	53
Figura 3.6: Coeficientes promedio de los modelos que relacionan la riqueza y abundancia de las especies de interior y borde.	54
Figura 3.7: Relación entre los valores de las variables de la estructura del paisaje para los sitios de estudio y los valores en los tres ejes del análisis de correspondencia canónica.	56
Figura 3.8: Comparación de los efectos estadísticos de la cantidad y configuración de hábitat sobre la riqueza de especies.	60

CAPITULO IV

Figura 4.1: Área y sitios de estudio en la región nororiental de Guatemala.	66
Figura 4.2: Dominio del estudio, tipos de paisaje estudiados en función de cobertura proporcional de bosque y grado de fragmentación.	66
Figura 4.3: Relación entre los 5 tipos de paisajes y los parámetros estimados de la dinámica comunitaria.	70
Figura 4.4: Relación entre los parámetros comunitarios estimados y el tamaño medio de los parches de bosque nativo (TMP).	72
Figura 4.5: Análisis de correspondencia de la dinámica temporal de la composición de especies.	73
Figura 4.6: Cambio medio en la composición de especies entre 1998-1999 y 2008-2009 en los 5 tipos de paisaje.	74
Figura 4.7: Distancia media de Sorensen entre cada uno de los tipos de paisaje y los otros tipos, para los dos períodos de tiempo evaluados.	74
Figura 4.8: Proporción de especies que aumentaron o disminuyeron en los 5 tipos de paisajes, de acuerdo a su grado de dependencia de bosque tropical.	75

CAPITULO V

Figura 5.1: Procedimiento descrito en los métodos para construir la matriz de sitios × características de historia de vida.	84
Figura 5.2: Relación entre los gremios alimenticios y las variables cuantitativas. Se muestran los promedios y sus errores estándar por gremio.	86
Figura 5.3: Porcentaje de las especies de cada gremio alimenticio con distintos hábitos sociales.	87
Figura 5.4: Porcentaje de las especies de cada gremio alimenticio con distintos tipos de nido.	88
Figura 5.5: Porcentaje de las especies de cada gremio alimenticio con distintas adaptaciones al hábitat principal.	89
Figura 5.6: Coeficientes promedio de las variables de paisaje, para los distintos gremios alimenticios.	93

APÉNDICES

Figura A.1: Relaciones entre las variables de paisaje.	137
Figura A.2: Diferencia proporcional entre los coeficientes de modelos (a, c y e) y sus errores estándar (b, d y f) que asumen y no asumen independencia espacial de las observaciones.	146

Abreviaturas:

AC- Análisis de correspondencia

ACC- Análisis de correspondencia canónico

AIC- Criterio de información de Akaike

AICc- Criterio de información de Akaike de segundo orden

BDFFP- Proyecto sobre la Dinámica Biológica de los Fragmentos de Bosque

CSG- Reserva Protectora de Manantiales Cerro San Gil

D.E.- Desvío estándar

GEE- Ecuaciones generales estimadoras

IDP- Índice de división del paisaje

MLG- Modelo lineal generalizado

PHT- Pruebas de hipótesis tradicionales

PMC- Modelo de parche-matriz-corredor

RDA- Análisis de redundancia

TIKL- Marco teórico-informativo de Kullback-Leibler

w_i - Peso de Akaike

Resumen

El estudio de los efectos de la modificación del hábitat sobre la diversidad biológica tropical es un tema fundamental para la biología de la conservación. El objetivo principal de este trabajo fue evaluar el efecto de la modificación del bosque tropical a escala de paisaje, y en particular de la fragmentación del bosque, sobre las comunidades de aves en la región caribeña de Guatemala, e identificar los mecanismos ecológicos principales asociados a dichos efectos. Relevé las comunidades de aves en 123 paisajes, y estudié la relación entre: 1) la presencia de 10 especies blanco; 2) la riqueza, abundancia y composición de las aves dependientes de bosque; 3) la dinámica temporal de dicha comunidad; 4) la riqueza de ocho gremios ecológicos, y la variación en la composición y configuración del hábitat en estos paisajes, mediante modelos lineales generalizados y técnicas multivariadas. Concluí que: 1) la persistencia de las aves en paisajes modificados depende de factores que operan a escalas extra-territoriales; 2) el efecto de la cobertura de bosque sobre la comunidad de aves fue mayor, pero hubo fuertes respuestas a la fragmentación y aumentos del perímetro de las especies de interior de bosque, las granívoras, nectarívoras, e insectívoras residentes de follaje y hojarasca; 3) la dinámica comunitaria de los paisajes con cobertura mayor al 40%, independientemente del grado de fragmentación, fueron muy similares a la del bosque continuo; 4) las especies más vulnerables a la modificación poseen poca capacidad de utilizar hábitats alternativos, impidiendo la suplementación de recursos en éstos y/o restringiendo su dispersión a otros fragmentos; aquellas que se alimentan y anidan en los estratos inferiores del bosque y construyen nidos abiertos son más vulnerables a los efectos bióticos y abióticos de los bordes de bosque; las especies que son miembros comunes de grupos de alimentación son afectadas por mayores requerimientos de área y una menor amplitud de hábitat.

Palabras clave: paisaje, cobertura de hábitat, fragmentación de hábitat, región tropical, aves, modelos lineales generalizados, análisis multivariado.

Landscape-level fragmentation effects on the tropical-forest bird community of the Caribbean region of Guatemala

Abstract

The study of the effects of habitat modification on tropical biological diversity is a fundamental theme in conservation biology. My thesis work's main objective was to determine the landscape-level effects of tropical forest modification, and particularly those of forest fragmentation, on the bird community in northeastern Guatemala, and to identify the ecological mechanisms associated to these effects. I sampled the bird communities in 123 landscapes and studied the relationship between 1) species occurrence; 2) forest species richness, abundance and composition; 3) community temporal dynamics; 4) ecological guild species richness, and the landscape-scale variation in habitat composition and configuration, using generalized linear models and multivariate techniques. I concluded that: 1) bird persistence in these modified landscapes depends on factors that operate beyond the territory scale; 2) forest cover effects were greatest, but there were strong responses to forest fragmentation and increases in perimeter in interior-forest species richness, and the species richness of granivores, nectarivores and foliage-gleaning/leaf-tossing resident insectivores; 3) bird community dynamics in landscapes with at least 40% cover were very similar to those in continuous forest, independently of the degree of fragmentation; 4) the species with greatest vulnerability to landscape-scale forest modification were those with a narrow habitat breadth, which impedes resource supplementation in secondary habitats and/or restricts movements among fragments; those that feed and nest in the lower forest strata and build open nests, characteristics which make them more vulnerable to abiotic and biotic edge effects; common members of mixed-species foraging flocks are affected because of greater area requirements and a narrower habitat breadth.

Keywords: landscape, habitat cover, habitat fragmentation, tropical region, birds, generalized linear models, multivariate analysis.

Capítulo 1
INTRODUCCION GENERAL

1.1 INTRODUCCIÓN

La composición de un paisaje y la disposición espacial o configuración de sus elementos pueden afectar la distribución y abundancia de los organismos (Forman y Godron 1986, Turner 1989, Turner et al. 2001, Fahrig 2003). La ecología de paisajes investiga la forma en que los organismos utilizan recursos que son espacialmente heterogéneos y cómo las especies viven, se reproducen, se dispersan e interactúan en mosaicos de fragmentos de distintos tipos de vegetación (Turner et al. 2001). La perspectiva del paisaje, por ende, extiende el estudio tradicional de los determinantes de la distribución de especies de las escalas de territorio y fragmento a la consideración del mosaico paisajístico (Dunning et al. 1992, Wiens et al. 1993, Bennett et al. 2006).

La modificación del paisaje típicamente resulta en una reducción en la cantidad y tamaño de los fragmentos de vegetación nativa, un aumento en las distancias entre los fragmentos y un aumento en la relación entre los bordes y el tamaño de los fragmentos (Forman 1995a, b, Bender et al. 1998, Fahrig 2003, Lindenmayer y Fischer 2006). Para las especies que dependen directamente de la vegetación original, la pérdida de hábitat es la principal causa de su extinción y las declinaciones de sus poblaciones en todo el mundo (Owens y Bennett 2000, Brooks et al. 1999, Fahrig 1998, 2003). La pérdida de hábitat, su subdivisión y degradación, además de causar la extinción local o reducciones en el tamaño poblacional de las especies, pueden causar cambios en su biología y comportamiento, así como en sus interacciones con otras especies (Harrison & Bruna 1999).

El presente trabajo de tesis doctoral evalúa la relación entre la modificación del paisaje y la comunidad de aves dependientes de bosque tropical en el oriente de Guatemala. A continuación, se describen los conceptos generales y modelos utilizados para el estudio de las comunidades bióticas y su relación con los cambios en el paisaje, así como los procesos que posiblemente afectan a las especies en paisajes modificados. Consecuentemente, se describen los resultados de los estudios que han evaluado los efectos de la modificación del paisaje sobre las aves de bosque tropical. Por último, este capítulo introductorio presenta la justificación de este estudio, objetivos e hipótesis de trabajo y una sección de métodos generales.

1.1.1 Procesos que pueden afectar la distribución de las especies en paisajes modificados

1.1.1.1 Pérdida de hábitat

En esta tesis, se define “hábitat” como el conjunto de recursos y condiciones bióticas y abióticas que son requeridos por una especie para su supervivencia y reproducción (Franklin et al. 2002). El acceso al hábitat adecuado es una condición esencial para la supervivencia y reproducción de todas las especies (Bender et al. 1998, Lindenmayer & Fischer 2006). Por lo tanto, la pérdida de hábitat es un proceso altamente determinístico que lleva a la declinación de las poblaciones. A la escala de paisaje, las poblaciones de especies a menudo declinan proporcionalmente con la pérdida de hábitat (Andrén 1994b), y a bajas cantidades del mismo, otros factores pueden exacerbar los efectos negativos de la pérdida de hábitat (como la subdivisión y aislamiento de fragmentos de hábitat) que pueden aumentar la tasa de declinación de las poblaciones (Fahrig 1998, Trzcinski et al. 1999, Flather y Bevers 2002, Betts et al. 2006b). Los fragmentos pequeños pueden tener menor disponibilidad de alimento, sitios de descanso y reproducción, conllevando a poblaciones de menor tamaño, las cuáles están sujetas a un

mayor riesgo de extinción local a través de eventos estocásticos demográficos, ambientales y genéticos (Soulé y Simberloff 1986, Lande 1993, Woodsworth et al. 2002, Henle et al. 2004).

1.1.1.2 Subdivisión y aislamiento de fragmentos de hábitat

La modificación del paisaje generalmente subdivide las áreas restantes de hábitat de las especies (Fahrig 2003, Bennett et al. 2006). La subdivisión del hábitat consiste en el rompimiento de una porción de hábitat en dos o más fragmentos de menor tamaño que la porción original, y corresponde al “proceso de fragmentación” en el modelo de cambio del paisaje de Forman (1995b), donde la fragmentación es uno de cinco tipos de cambios inducidos por humanos en la estructura espacial de los paisajes (perforación, disección, fragmentación, contracción y degradación). Para aquellas especies cuya población tiene una distribución natural continua, la subdivisión del hábitat genera el aislamiento de subpoblaciones en fragmentos discretos. Según la teoría de metapoblaciones, la persistencia a largo plazo del conjunto de subpoblaciones, la “metapoblación”, surge entonces de un balance entre eventos de extinción y colonización locales, determinado por eventos de dispersión relativamente infrecuentes (Hanski 1998, Moilanen y Hanski 1998). La dispersión, a su vez, depende del grado de conectividad del paisaje (Dunning et al. 1992, Wiens et al. 1993, Anderson y Danielson 1997). Por lo tanto, aquellos paisajes que retengan más conexiones entre áreas de vegetación que constituyen el hábitat primario de muchas especies mantendrán mayores niveles de conectividad y se supone que tendrán la capacidad de mantener poblaciones de las especies que habitaban el paisaje original (Haddad y Baum 1999).

1.1.1.2.1 Pérdida de hábitat vs. fragmentación

Ya que la fragmentación ocurre a través de un proceso de pérdida de hábitat en la mayoría de circunstancias, los efectos de la cantidad de hábitat y fragmentación generalmente están confundidos (Betts et al. 2006b). Algunos estudios de simulación han encontrado un efecto adicional de la fragmentación en la persistencia poblacional (Fahrig 1998, With y King 1999, Wiegand et al. 2005). Sin embargo, pocos estudios empíricos han sido diseñados para comprobar los efectos independientes de la cobertura y fragmentación del paisaje (Fahrig 2003). Algunos indican que la cantidad de hábitat es la influencia dominante en la persistencia poblacional (McGarigal y McComb 1995, Trzcinski et al. 1999), pero la evidencia no es unánime (Villard et al. 1999, Westphal et al. 2003). Al igual que en las simulaciones, la inconsistencia en los efectos de la fragmentación reportados han sido atribuidos a la variabilidad en las adaptaciones especie-específicas (e.g., capacidad de dispersión, tamaño de territorio, y sensibilidad al borde; Trzcinski et al. 1999). Todos estos estudios se han realizado en las regiones boreales del planeta, y los objetos de estudio en la mayoría de los casos han sido las aves canoras (McGarigal y McComb 1995, Trzcinski et al. 1999, Villard et al. 1999, Haila 2002, McGarigal y Cushman 2002, Westphal et al. 2003, Betts et al. 2006a, b).

Por último, algunos estudios empíricos y de simulación indican que los efectos de la fragmentación se manifiestan sólo por debajo de una proporción crítica de hábitat en el paisaje (Andrén 1994b, Fahrig 1998, Flather y Bevers 2002, Betts et al. 2006b). En otras palabras, solamente a pocas cantidades de hábitat los fragmentos son lo suficientemente pequeños y aislados entre sí para resultar en efectos del tamaño de fragmento o restricciones en el movimiento (Betts et al. 2006b, Fahrig 2003). Este

“umbral de fragmentación” se calcula que se encuentra entre el 20 y 30% de la cobertura de hábitat del paisaje (Fahrig 2003, Betts et al. 2006b).

1.1.1.3 Degradación de hábitat

El hábitat de una especie particular, además de sufrir una reducción y subdividirse, puede degradarse en calidad en el tiempo (Lindemayer y Fischer 2006). La degradación de hábitat es un proceso común en los paisajes sometidos al uso humano (Barlow et al. 2006, Laurance 2008). Dicha degradación es un proceso especie-específico y puede suceder de manera relativamente independiente del deterioro de la vegetación (Lindemayer and Fischer 2006). Sin embargo, un empobrecimiento de la complejidad estructural de la vegetación, definida como la amplitud y variabilidad en los atributos verticales de la vegetación de una localidad, puede conducir a la degradación del hábitat de múltiples especies para las cuáles dicha vegetación es su hábitat primario (Harrison y Bruna 1999, Watson et al. 2004).

Un borde natural se define como la interfase entre dos tipos de vegetación (Harper et al. 2005). El aumento de los bordes de los fragmentos de hábitat, resultante de la alteración del patrón espacial de los paisajes, es un tipo de deterioro de la vegetación que ha recibido mucha atención (Murcia 1995, Harrison y Bruna 1999, Laurance et al. 2002, Ries et al. 2004, Lindell et al. 2007). Los efectos del borde se refieren a los cambios en las condiciones físicas y biológicas que ocurren en el límite entre dos porciones de vegetación estructuralmente distintas (Murcia 1995, Kremsater y Bunnell 1999, Ries et al. 2004), y pueden ser clasificados de acuerdo a los impactos que producen en procesos abióticos y bióticos (Saunders et al. 1991, Laurance et al. 2002). Los efectos abióticos (i.e., climáticos) de los bordes están constituidos por aumentos en la temperatura y luz y disminuciones en la humedad, que afectan a los remanentes de vegetación a distancias de decenas a centenares de metros hacia su interior, dependiendo de la variable ambiental y la naturaleza física del borde (Saunders et al. 1991, Laurance et al. 2002), reduciendo la cantidad de hábitat de las especies que dependen de las condiciones del interior de los remanentes. Los efectos bióticos negativos incluyen una mayor penetración hacia el interior de los fragmentos de enfermedades, especies invasoras y depredadores (Wilcove 1985, Saunders et al. 1991, Harrison y Bruna 1999, Laurance et al. 2002, Ries et al. 2004).

Por último, debe mencionarse que los cambios en las comunidades bióticas asociados a los cambios en la composición y configuración del paisaje se manifiestan en una escala temporal extendida (Ferraz et al. 2003, Stouffer et al. 2009). Típicamente, en los paisajes fragmentados, la extinción es el proceso poblacional dominante (Andrén 1994b). Al ser aislado un fragmento de vegetación, éste probablemente tenga más especies de las que sea capaz de sostener, y las especies se perderán a medida que los cambios conllevados por la fragmentación tomen efecto (Saunders et al. 1991). Por lo tanto, los fragmentos de hábitat están en un proceso a largo plazo de desmontaje o “relajamiento comunitario” o (González 2000).

1.1.2 Los modelos de modificación del paisaje asociados al estudio de los cambios en las comunidades bióticas

El efecto de las características y cambios en la estructura del paisaje sobre los organismos a menudo es evaluado mediante el estudio de los patrones de distribución de las especies con relación a fragmentos de vegetación definidos por humanos (Flather y Sauer 1996, Lindenmayer y Fischer 2006). El supuesto central de esta práctica es que la

percepción de la heterogeneidad del paisaje de muchas (sino la mayoría de las) especies es muy similar a cómo los humanos definen los fragmentos de hábitat, y el modelo conceptual sobre el cual se apoya dicha práctica es el de Fragmento-Matriz-Corredor (de acá en adelante, “modelo PMC”) (Forman y Godron 1986, Forman 1995b). De acuerdo a este modelo, el paisaje puede estar compuesto por tres elementos básicos: 1) fragmentos de vegetación, que pueden ser de diferentes tipos de vegetación y pueden variar en tamaño, forma y distribución espacial; 2) la matriz, el tipo de vegetación dominante y más extenso en el paisaje; 3) los corredores, estructuras lineales de la vegetación que conectan los fragmentos, generalmente del mismo tipo de vegetación de estos fragmentos (Forman y Godron 1986, Forman 1995a, b).

El modelo PMC es una extensión del modelo de islas, el cual considera a los remanentes de vegetación original como “islas” rodeadas por áreas altamente modificadas e inhóspitas para las especies que persisten en los fragmentos (Haila 2002). El modelo de islas se basa en la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967), la cual indica que el número de especies se encuentra en un equilibrio dinámico entre la inmigración y la extinción de especies, y que la tasas de inmigración y extinción sólo varían en función del tamaño de la isla y su grado de aislamiento de la masa continental (MacArthur & Wilson 1967, Simberloff 1974). Sin embargo, en ecosistemas terrestres, las limitaciones del modelo de islas son obvias dado que: 1) las áreas adyacentes a los fragmentos de vegetación nativa pueden constituir hábitat para algunas especies (Daily 2001); 2) no considera los efectos que puedan tener los bordes entre los fragmentos de vegetación nativa y la matriz (Lindemayer y Fischer 2006, Laurance 2008); 3) no considera los efectos derivados de la alteración humana de los fragmentos como la cacería, la extracción de madera y los incendios forestales (Barlow et al. 2008, Laurance 2008).

A pesar de las ventajas del modelo PMC sobre el modelo de islas, este último sin embargo ha sido criticado por su suposición medular, que indica que una sola clasificación de la vegetación es apropiada para todas las especies bajo estudio. Esta es una crítica fundamental porque lógicamente no todas las especies perciben la heterogeneidad del paisaje de la misma forma que los humanos, y de hecho se considera que el hábitat es una característica especie-específica (Franklin et al. 2002) y que por lo tanto cada especie puede tener una respuesta particular al cambio ambiental (Austin 1999, en Lindenmayer y Fischer 2006). Por otro lado, también es lógico suponer que algunas especies tienen respuestas similares al ambiente, es decir, que a grandes rasgos compartan el hábitat primario, y que éste último esté representado por los mismos tipos de vegetación. En este sentido, los investigadores han abordado dicha limitación del modelo clasificando las especies de acuerdo a su uso de distintos tipos de vegetación, por ejemplo, como “especies de interior de bosque” o “de borde” (Bender et al. 1998, Villard et al. 1998, Franklin et al. 2002, Bennett et al. 2006, Metzger et al. 2009). Por ejemplo, de ser consideradas varias especies como dependientes del interior del bosque tropical, se supone que todos los recursos específicos necesitados por éstas son provistos por porciones significativas de dicho tipo de vegetación (Franklin et al. 2002). De esta forma, los modelos que asocian los cambios en las comunidades bióticas con los cambios en la estructura de la vegetación del paisaje intentan reducir la complejidad asociada al análisis de la distribución espacial de cada especie (objetivo difícil o imposible de lograr en la práctica), sin perder la conexión entre los atributos ecológicos especie-específicos y la generalidad y aplicabilidad del modelo (Lindenmayer y Fischer 2006).

1.1.3 Los efectos de la modificación del paisaje sobre las aves tropicales

Desde la década del 70, se publicaron 115 trabajos que evaluaron el impacto de la modificación del hábitat principalmente a escala del fragmento sobre las comunidades de aves tropicales, de los cuales la mayoría fueron publicados a partir de 1995. En resumen, estos estudios indican que: 1) existe una relación positiva entre el número de especies de aves consideradas “aves de bosque tropical” o “dependientes de bosque tropical” y el tamaño del fragmento o isla, y en los que consideraron otras variables asociadas a los fragmentos (47,8%), la riqueza de especies estuvo asociada con la estructura de la vegetación interna del fragmento y la distancia al borde (Estrada y Coates-Estrada 1997, Beier et al. 2002, Lees y Peres 2006, Manu et al. 2007, Suarez-Rubio y Thomlinson 2009, Flaspohler et al. 2010), el grado de aislamiento o conectividad del fragmento (Newmark 1991, dos Anjos 2006, Martensen et al. 2008, Manu et al. 2007, Metzger et al. 2009) y el contexto (tipo de matriz o los tipos de vegetación en la matriz y el acceso para humanos) (Graham y Blake 2001, Wethered and Lawes 2003, Suarez-Rubio y Thomlinson 2009, Aubad et al. 2010). Además, el tamaño estuvo positivamente relacionado con la abundancia, presencia y/o composición de especies dependientes de bosque tropical (Stouffer y Bierregaard 1995b, Daily et al. 2001, dos Anjos 2001, Graham y Blake 2001, Beier et al. 2002, Watson et al. 2004, Martínez-Morales et al. 2005b, Uezu et al. 2005, Lees y Peres 2006, Roberts 2007, Suarez-Rubio y Thomlinson 2009, Martensen et al. 2008, Flaspohler et al. 2010), seguido (en orden de importancia) por el grado de aislamiento de los fragmentos (Graham y Blake 2001, Watson et al. 2004, Uezu et al. 2005, Roberts 2007, Martensen et al. 2008), su forma (Graham y Blake 2001, Watson et al. 2004, Martínez-Morales et al. 2005b), la distancia al borde y estructura interna de la vegetación de los fragmentos (Beier et al. 2002, Suarez-Rubio y Thomlinson 2009, Flashpohler et al. 2010) y el contexto de los fragmentos (Suarez-Rubio y Thomlinson 2009, Watson et al. 2004, Roberts 2007).

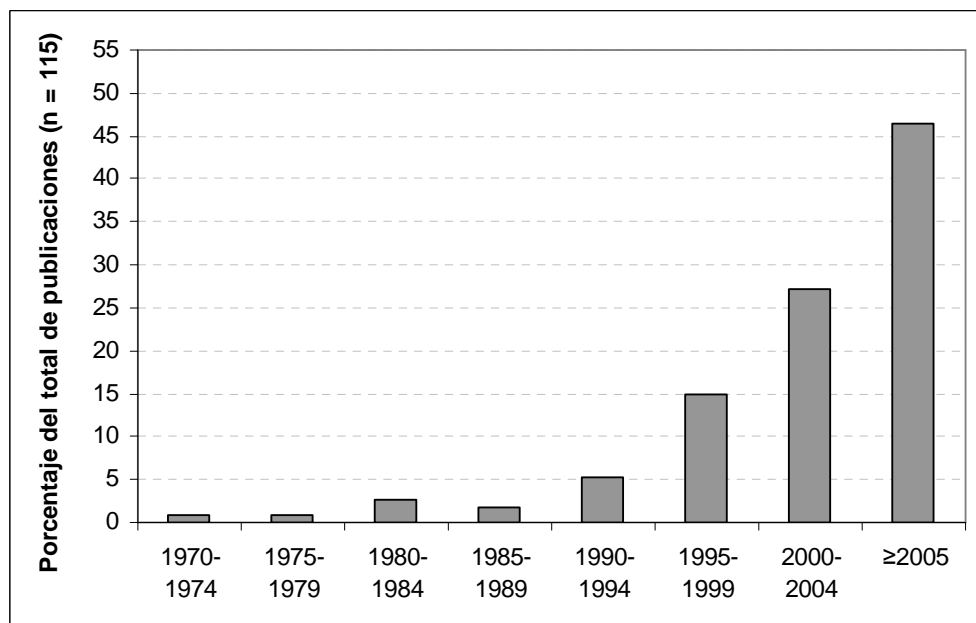


Figura 1.1: Porcentaje de publicaciones (n=115) que evaluaron la relación entre alguna característica de una especie o comunidad de aves tropicales y los efectos de la “fragmentación”, por lustro.

Con respecto a la dinámica temporal de las comunidades de aves tropicales, todos los estudios que evaluaron su relación con el tamaño del fragmento (n=10) la encontraron significativa. Las comunidades en los fragmentos más grandes tuvieron menores tasas de extinción (Brooks et al. 1999, Stratford y Stouffer 1999, Stouffer et al. 2006, 2009, Ferraz et al. 2003) y colonización (Borgella y Gavin 2005, Ferraz et al. 2007), sufrieron menos homogeneización en su estructura comunitaria (Christiansen y Pitter 1997) y fueron más estables en su composición (Borgella y Gavin 2005). Además del tamaño del fragmento, su grado de aislamiento tuvo un efecto significativo en la tasa de re-colonización en 4 de 10 estudios (Stouffer and Bierregaard 1995a, Stouffer et al. 2006, 2009, Ferraz et al. 2007). Además, en estudios donde se evaluó la comunidad antes y después de la reducción en la cantidad de bosque y aislamiento del fragmento, entre 10 a 60% de las especies se extinguieron o redujeron su abundancia (Willis 1974, Leck 1979, Diamond et al. 1987, Kattan et al. 1994, Renjifo 1999, Robinson 1999, 2001, Ribon et al. 2003, Sodhi et al. 2005, Sigel et al. 2006, 2010).

Algunos estudios evaluaron el “efecto de borde” (Murcia 1995, Ries et al. 2004, Young et al. 2008) sobre la tasa de depredación de nidos, y encontraron una relación negativa entre el tamaño del fragmento y las tasas de depredación de nidos (Loiselle y Hoppes 1983, Gibbs 1991, Sieving 1992, Arango-Vélez y Kattan 1997, Young et al. 2008). Además, tres estudios encontraron que la tasa de depredación de nidos aumentó a medida que la distancia al borde del bosque fue menor (Burkey 1993, Cooper y Francis 1998, Maina y Jackson 2003). Otras variables que causaron aumentos en la tasa de depredación de nidos fueron el tipo de nido, siendo la depredación mayor en nidos abiertos (Loiselle y Hoppes 1983, Cooper y Francis 1998) y la posición del nido, siendo más depredados los nidos cerca o en el suelo (Loiselle y Hoppes 1983, Young et al. 2008).

Con respecto a la capacidad de dispersión de las especies, aquellas que tuvieron mayor capacidad dispersiva emigraron preferiblemente de fragmentos pequeños a grandes (Van Houtan et al. 2007), y el patrón de ocupación y abundancia de las aves en los fragmentos de distinto tamaño dependió de la capacidad de las especies de utilizar corredores y la matriz circundante para moverse (Uezu et al. 2005, Lees y Peres 2009). Otros estudios de la relación entre la habilidad dispersiva de las aves y la modificación del hábitat boscoso indicaron que los movimientos entre dos porciones de bosque separados por caminos dependieron del ancho y cobertura del camino, siendo menores a medida que el camino o claro fue más ancho (Develey y Stouffer 2001, Laurance et al. 2004, Awade & Metzger 2008, Lees y Peres 2008b) y si estaban cubiertos o no por vegetación del dosel arbóreo (Develey y Stouffer 2001, Laurance et al. 2004), siendo más dramáticos los efectos en las insectívoras de sotobosque y los miembros obligados de grupos de alimentación (Develey y Stouffer 2001, Laurance et al. 2004, Moore et al. 2008). Por último, mediante experimentos de re-localización de individuos, se descubrió que la capacidad de éstos de regresar al territorio y la tortuosidad del camino de regreso depende principalmente de la composición de la matriz, siendo el movimiento facilitado por una mayor proporción de cobertura boscosa o menor urbanización (Laurance y Gómez 2005, Boscolo et al. 2008, Hadley and Betts 2009, Kennedy y Marra 2010), la presencia de los corredores ribereños (Gillies y Cassady 2008), y la disponibilidad de sitios de paso (“stepping stones”, en inglés) en áreas deforestadas. La capacidad dispersiva se relacionó con el mantenimiento de diversidad genética en una especie afrotropical, *Pogonocichla stellata*, en un sistema de fragmentos que variaron de 1 a 179 ha, mientras que la incapacidad de dispersarse en *Turdus helleri*, una especie simpátrica, fue reducida, debido a la poca dispersión entre fragmentos, indicando un

alto riesgo de amenaza para las subpoblaciones en los fragmentos más pequeños (Galbusera et al. 2000, Galbusera et al. 2004).

Por último, muchos estudios hallaron que la naturaleza y magnitud de la relación entre el parámetro medido de la población o comunidad avifaunística (i.e., número de especies, abundancia, o composición) y la modificación del hábitat a escala de fragmento o paisaje dependieron de alguna característica de la historia natural de las especies (más allá de la caracterización general de “especies de bosque”, “generalistas” y de “áreas abiertas”). Las especies insectívoras de sotobosque o terrestres han sido señaladas como las más vulnerables a los procesos de modificación (Stouffer y Bierregaard 1995a, Canaday 1996, Stratford and Stouffer 1999, Sekercioglu 2002, Sekercioglu et al. 2002, Martínez-Morales 2005a, Lees y Peres 2008), así como aquellas especies con adaptaciones particulares, como el seguimiento de marabuntas de hormigas (Stouffer y Bierregaard 1995a) y la membresía obligada a grupos de alimentación (Van Houtan et al. 2007). Adicionalmente, la amplitud de hábitat también ha sido señalada como una característica muy influyente en la respuesta de las especies a la modificación, siendo lógicamente aquellas con mayor restricción al bosque primario las más vulnerables (Gascon et al. 1999, Laurance et al. 2002, Sekercioglu et al. 2002, Lees y Peres 2008).

1.2 JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO

A pesar de que la fragmentación es un fenómeno que ocurre fundamentalmente a escala de paisaje (McGarigal y Cushman 2002, Fahrig 2003), la mayoría de las investigaciones que se han realizado sobre sus efectos han sido a escala de fragmento, y las aves tropicales no se conforman a esta regla (Fig. 1.2; con algunas notables excepciones, ver por ejemplo Zurita y Bellocq 2010). La debilidad de los estudios de fragmentación basados en el fragmento es que han fracasado en capturar el modo en que las especies perciben y usan paisajes heterogéneos (Wiens et al. 1993). La baja densidad o fecundidad de una especie en fragmentos de hábitat no necesariamente llevan a las declinaciones poblacionales tanto a la escala local (subpoblación) o de paisaje (el sistema de poblaciones que interactúan, *sensu* Pulliam 1988). Por lo tanto, existe la necesidad de una mayor cantidad de estudios de fragmentación a escalas de paisaje.

Los estudios que han considerado los efectos relativos e independientes de la reducción del área de hábitat y la fragmentación (i.e., la subdivisión del hábitat) son relativamente pocos, de acuerdo a Fahrig (2003) y Bennett et al. (2006). Ambos concluyeron que los efectos de la cantidad de hábitat fueron mucho mayores que aquellos de la configuración. Sin embargo, dada la escasa cantidad de estudios y la gran variación en las condiciones de éstos, los autores concluyen que estos resultados deberían de ser considerados preliminares. Adicionalmente, Fahrig (2003) alerta sobre

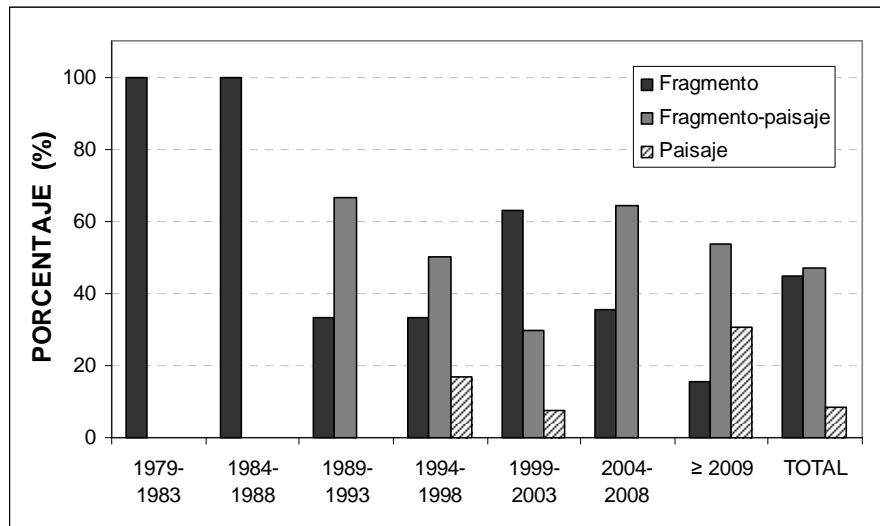


Figura 1.2: Tipos de estudios de “fragmentación” (*sensu* McGarigal y Cushman 2002 y Bennett et al. 2006) en relación al tiempo. Los de “fragmento” sólo evalúan alguna o varias características del fragmento sobre alguna característica de una especie o comunidad de aves tropicales; los de “fragmento-paisaje” toman en cuenta características del fragmento y de su entorno; los de “paisaje” consideran al paisaje como la unidad experimental, con múltiples submuestras por paisaje.

la escasez de este tipo de estudios en ecosistemas boscosos tropicales, y Bennett et al. (2006) no incluyen ningún estudio de este bioma. En particular y con respecto a las aves, Stratford y Robinson (2005) indican que los resultados de los estudios de fragmentación a escala de paisaje de sistemas templados no deben ser extrapolados directamente a las aves tropicales, ya que éstas poseen historias naturales y evolutivas diferentes, lo cual las hace vulnerables a una gama distinta de amenazas que normalmente no se consideran para las aves de regiones templadas.

Debe subrayarse la necesidad de aquellos estudios que evalúen los efectos temporales de la fragmentación a escala de paisaje. La persistencia poblacional en un paisaje fragmentado, según la teoría de metapoblaciones, demostrará mayor estocasticidad espacial por procesos más frecuentes de colonización y extinción (Opdam 1991). Los estudios a mediano y largo plazo sobre los efectos de la fragmentación son vitales porque develan procesos que son oscurecidos por escalas temporales más cortas (Debinski y Holt 2000). Hasta el momento, existen muy pocos estudios de los efectos de la fragmentación en múltiples paisajes sobre la dinámica temporal de las comunidades bióticas en ecosistemas tropicales (nota: de los trabajos revisados, sólo el estudio de Kattan et al. (1994) evaluó la dinámica temporal de las comunidades de aves, en un solo paisaje).

Por último, son pocos los estudios que han abordado la relación entre la historia de vida de las especies de plantas y animales y la modificación del hábitat de manera explícita, y particularmente en un marco conceptual unificado (entre las teorías de historia natural y de nicho, y la ecología de comunidades y de paisajes). Dicha relación probablemente sea uno de los avances conceptuales más importantes de la teoría de fragmentación (aún en desarrollo): dado que no todas las especies se extinguen o declinan a raíz de la modificación del hábitat, el estudio de la variación en la vulnerabilidad a la modificación tiene importantes aplicaciones para la teoría ecológica y evolutiva y para la identificación y priorización de las especies más vulnerables a dicha modificación (Henle et al. 2004, Lees y Peres 2008, Davies et al. 2010).

En síntesis, este estudio intenta hacer un aporte empírico y aplicado para lograr un avance en la comprensión de la relación “modificación de hábitat-conservación de especies”, específicamente: 1) brindar nueva evidencia empírica para contribuir al cuerpo de conocimiento existente sobre los efectos de la fragmentación de hábitat a escala de paisaje sobre las aves en bosques tropicales, y 2) desarrollar recomendaciones para la conservación específicas para el área de estudio. Conceptualmente, trataré de aportar formalizando el vínculo entre la historia natural de las especies y su vulnerabilidad a la modificación de hábitat, evaluando dicha relación en un marco teórico unificado, y proveyendo un caso empírico para apoyar esta línea de razonamiento.

1.3 OBJETIVOS

1.3.1 Objetivo general

Evaluar la relación entre la modificación del hábitat primario a escala de paisaje sobre las comunidades de aves dependientes de bosque tropical lluvioso en la región caribeña de Guatemala, e identificar los posibles mecanismos ecológicos que pueden estar asociados a dichos efectos, desde una aproximación basada en la historia natural de las especies.

1.3.2 Objetivos Específicos

1. Por medio de un Sistema de Información Geográfica y técnicas multivariadas, caracterizar la heterogeneidad del paisaje de la región de estudio e identificar diferentes paisajes en la región, de acuerdo a la composición y configuración de los fragmentos de diferentes tipos de bosque nativo (bosque primario y secundario).
2. Evaluar la relación entre la composición y configuración del paisaje y: a) la presencia de especies particulares de interés (especies blanco), por medio de modelos de hábitat especie-específicos; b) la riqueza de aves dependientes de bosque tropical, c) la riqueza de especies de aves de diferentes gremios ecológicos y d) la dinámica temporal de dichas comunidades.
3. Desde una aproximación basada en la historia natural de las aves, identificar las características que estén más asociadas a distintos grados de modificación del paisaje boscoso, y utilizar dichas relaciones para identificar los probables mecanismos ecológicos que podrían causar las relaciones observadas.
4. Desarrollar recomendaciones para la conservación de las aves a nivel de paisaje, específicamente lineamientos de manejo de las áreas circundantes a las áreas designadas para la conservación de especies (áreas protegidas).

1.4 HIPÓTESIS DE ESTUDIO

Hipótesis 1: La reducción del hábitat primario afecta a las especies principalmente a través de una eliminación o desplazamiento de individuos, causando reducciones poblacionales y la eventual extinción de algunas especies, debido a los efectos asociados a poblaciones pequeñas (estocasticidad y deterioro demográfico, genético y ambiental y disfunción social).

Predicciones asociadas a hipótesis 1: a) La probabilidad de presencia y riqueza específica de las aves dependientes de bosque tropical será mayor en paisajes con mayor cantidad de bosque; b) aquellos paisajes con mayor cantidad de bosque tendrán menores tasas de extinción de especies.

Hipótesis 2: Para aquellas especies cuya población tiene una distribución natural continua, la subdivisión o fragmentación del hábitat genera el aislamiento de subpoblaciones en fragmentos discretos de bosque, afectando el intercambio de individuos entre las subpoblaciones, particularmente para aquellas especies con baja capacidad de dispersión y/o baja capacidad de uso de otros tipos de vegetación de la matriz.

Predicciones asociadas a la hipótesis 2: a) La fragmentación o subdivisión de hábitat está asociada negativamente con la riqueza de las aves y se vincula a disminuciones adicionales a aquellas asociadas con la pérdida de hábitat; b) la persistencia de especies dependientes de bosque tropical será menor en paisajes con mayor grado de fragmentación de bosque tropical, independientemente de los efectos de la menor cantidad de bosque; c) las tasas de colonización de especies serán menores en paisajes con un mayor grado de subdivisión del bosque nativo, resultando en comunidades de aves empobrecidas, dominadas por especies generalistas.

Hipótesis 3: La degradación del hábitat, asociada a aumentos en el perímetro y cambios en la composición del bosque tropical, causa modificaciones en la dinámica de las poblaciones y comunidades de aves dependientes del bosque, debidas a una mayor influencia de factores externos a los fragmentos, como la perturbación física de la vegetación y el aumento de la depredación de nidos en las bordes.

Predicción asociada a la hipótesis 3: los aumentos en el perímetro del bosque y las disminuciones en la proporción del bosque primario (del total de bosque nativo) se asocian a disminuciones adicionales (a aquellas debidas a la pérdida y la fragmentación del bosque tropical) en la riqueza y probabilidad de presencia de las especies dependientes del bosque.

Hipótesis 4: Las características de la historia de vida de las aves están directamente relacionadas con su vulnerabilidad a las modificaciones en el hábitat boscoso a escala de paisaje. Aquellas especies que hayan experimentado (y estén adaptadas a) una mayor gama de condiciones ambientales en su historia evolutiva serán menos vulnerables a dicha modificación.

Predicción asociada a hipótesis 4: a) Las especies más especializadas en sus requerimientos ecológicos, con respecto a su alimento, estrato de anidación,

requerimientos de área y hábito social, serán más afectadas por la modificación, registrándose disminuciones en sus abundancias o su extinción local.

1.5 ASPECTOS METODOLÓGICOS DEL TRABAJO DE TESIS

El estudio de la relación entre las diferentes características de las poblaciones y comunidades de aves estudiadas y la modificación del bosque tropical a escala de paisaje se basa en varios aspectos metodológicos que subyacen la totalidad de la aproximación del estudio, por lo que corresponde describirlos:

- a) Al hablar de “fragmentación”, me refiero exclusivamente a la subdivisión del hábitat, es decir, se usan como sinónimos (ver inciso 1.1.1.2).
- b) El trabajo toma como modelo de paisaje el de fragmento-matriz-corredor (PMC) de Forman (1995), descrito en el inciso 1.1.3. Adicionalmente, toma una aproximación basada en una concepción “humana” del paisaje (*sensu* Fischer y Lindemayer 2006), específicamente, que la caracterización de la composición y configuración de los elementos del paisaje se basa en una sola clasificación de los tipos de cobertura. Las ventajas y desventajas de esta aproximación también se han discutido en el inciso 1.1.3. Por último, se adopta la definición de “estudio de paisaje” de Bennett et al. (2006), donde las unidades experimentales son paisajes enteros, con múltiples submuestras por paisaje.
- c) Dado que son de interés principal los efectos de la modificación del bosque tropical sobre la comunidad de aves que sustenta este tipo de vegetación, se limitan las inferencias a aquellas especies que tienen algún grado de dependencia del bosque. Dicho grado de dependencia es muy variable, y va desde especies que sólo se encuentran en “bosque tropical siempreverde” (*sensu* Stotz et al. 1996) a especies para las cuales algún tipo de bosque (que no necesariamente tiene que ser “bosque tropical siempreverde”) conforma el conjunto de tipos de vegetación que la especie utiliza. Por lo tanto, muchas especies presentan una gran amplitud de hábitat (siendo consideradas “generalistas” por otras fuentes, Stiles y Skutch 1989, Howell y Webb 1996), y no dependen principalmente de bosque tropical siempreverde. Se estudia, por lo tanto, un grupo muy heterogéneo de especies, sin limitarse a aquellas que pueden ser consideradas especialistas de bosque tropical.
- d) Stotz et al. (1996), en su compendio de las aves neotropicales, proveen una lista de los hábitats en orden decreciente de importancia para cada especie, y el primero de la lista se considera “el hábitat primario que la especie utiliza o donde habitualmente se reproduce en la mayor parte de su distribución geográfica”. En algunos análisis se distingue entre especies de “interior de bosque tropical” y de “borde de bosque tropical” (principalmente en el capítulo 3). Para estas especies, la modificación de los tipos de vegetación tomados en cuenta (bosques primario y secundario) se supone equivalente a la modificación de su hábitat (el término “hábitat” está definido en el inciso 1.1.1.1, pág. 4), aproximación que se describe en el inciso 1.1.2 (“Los modelos de modificación del paisaje asociados al estudio de los cambios en las comunidades bióticas”, pág. 8). La validez de esta equivalencia entre el hábitat y los bosques tropicales primario y secundario se basa en las siguientes consideraciones: 1) el bosque tropical siempreverde es considerado el “hábitat primario” *sensu* Stotz et al. (1996) de todas las especies de interior o de borde (i.e., es el primer tipo de vegetación en la lista de 7 tipos reportados para la especie); 2) el 88,0% (228 de 259 especies) que podrían ser detectadas en el estudio y que son categorizadas

por Stotz et al. (1996) como de interior o de borde de bosque siempreverde están restringidas a alguno de los dos tipos de vegetación considerados (bosque primario y secundario) en toda su distribución geográfica o en la región de estudio (99 de las 228 especies utilizan otros tipos de bosque que están ausentes en la zona de estudio, como por ejemplo, bosque tropical semidecíduo); Asimismo, cabe resaltar la definición de Stotz et al. (1996) de aquellas especies que ellos denominan como especialistas de borde: “Aunque algunas especies ocurren principalmente en los bordes del bosque no perturbado, no podrían sobrevivir lejos del hábitat primario”. Estas especies están explícitamente diferenciadas de aquellas que están adaptadas a bosques secundarios (o para las que el bosque secundario aparece como el hábitat primario).

- e) El trabajo se enfoca principalmente sobre atributos de la comunidad de aves (riqueza de especies y abundancia, composición de especies, riqueza y composición de gremios ecológicos) y se intenta relacionar esos parámetros con el nivel de organización del paisaje (tipos de paisajes diferentes producto del proceso de eliminación y subdivisión del bosque tropical); sin embargo, se comienza por el estudio especie-específico, es decir en el nivel poblacional, de 10 especies que se consideran representativas de la comunidad entera (ver el inciso 2.2.3, pág. 44), para luego abordar atributos de la comunidad entera en base a los resultados del estudio especie-específico.

1.6 MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

1.6.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva Protectora de Manantiales Cerro San Gil (de acá en adelante, CSG) y sus alrededores, en la región caribeña de Guatemala (Fig. 1.3). Los tipos de vegetación natural predominantes son bosque subtropical húmedo y bosque tropical muy húmedo (Holdridge 1967), con una precipitación media anual de 3010 mm y una temperatura media anual de 26,7 °C (INSIVUMEH 2005). Originalmente, el área de estudio estaba completamente cubierta por bosque maduro tropical, y desde finales de los años 1950 (pero principalmente en la década de los años 70), aproximadamente 65% de la superficie de la región ha sido convertida a pasturas para ganado o áreas de cultivos (principalmente banano y cultivos anuales como el maíz), y recientemente, a plantaciones forestales.

1.6.2 Estructura interna de la vegetación de los fragmentos de bosque tropical en paisajes con distinto grado de modificación.

La estructura boscosa consistió en dos doseles bien definidos una vegetación de sotobosque (n = 95 fragmentos de bosque medidos). La altura promedio de los tres árboles más altos (± 1 D.E.) fue de $16,5 \pm 4,2$ m. La cobertura y densidad promedio del dosel primario fueron del $13,9 \pm 23,2$ y $11,9 \pm 12,2\%$, respectivamente, y del dosel secundario, $40,6 \pm 36,6$ y $36,6 \pm 20,5\%$, respectivamente. Las tres capas de vegetación fueron dominadas por árboles siempre verdes ($67,0 \pm 45,3\%$, $71,5 \pm 35\%$ y $66,3 \pm 32,4\%$ en doseles primario, secundario y vegetación arbustiva, respectivamente), pero la dominancia de palmas aumentó gradualmente de arriba hacia abajo, de $4,0 \pm 15,7\%$ en el dosel primario a $13,2 \pm 14,8\%$ en el sotobosque. La cobertura del suelo fue dominada por renovales ($36,3 \pm 19,1\%$) y vegetación muerta ($38,8 \pm 20,5\%$). Los métodos

utilizados para evaluar la estructura de la vegetación dentro de los fragmentos están descritos en el apéndice 2.

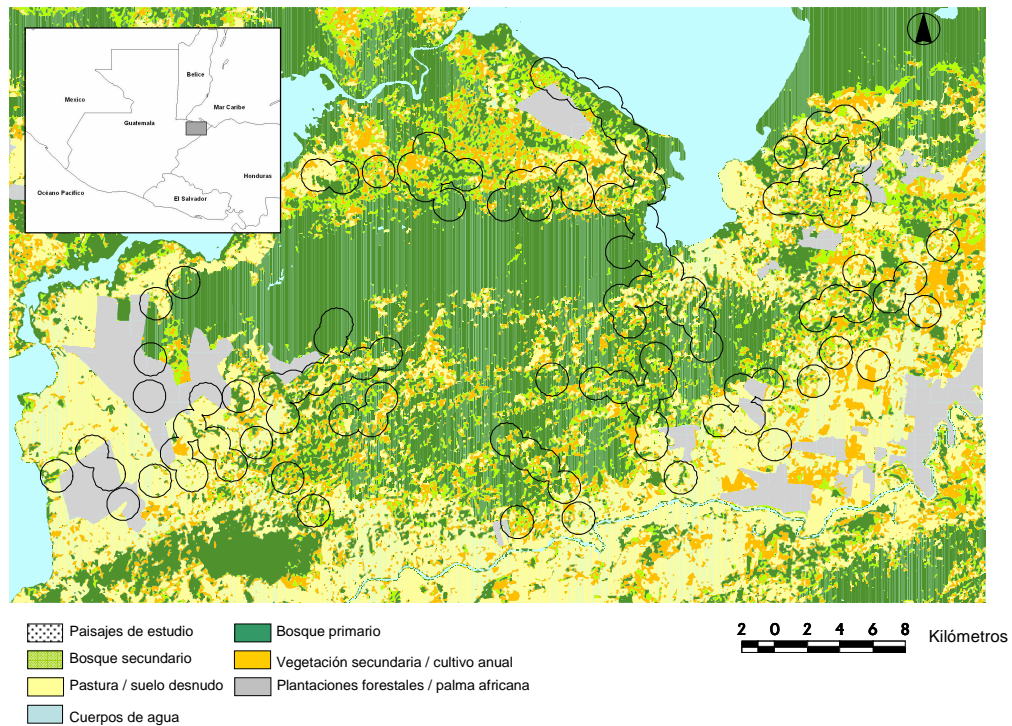


Figura 1.3: Área de estudio y los tipos de cobertura dominantes.

1.6.3 Evaluación de los patrones de uso de la tierra y características de los paisajes

La caracterización de la región en distintos paisajes, de acuerdo a la composición y configuración de los diferentes tipos de cobertura, se realizó por medio de un Sistema de Información Geográfica y paquetes analíticos asociados a este, principalmente ERDAS, ArcView 3.0 y FRAGSTATS (McGarigal y Marks 1995). Se siguieron los siguientes pasos para la caracterización de los diferentes paisajes de la región:

- a) Clasificación supervisada de los diferentes tipos de vegetación de la región: se utilizó una imagen Landsat TM del año 2001, para realizar una clasificación de los diferentes tipos de vegetación. La clasificación se hizo en el ambiente ERDAS. La clasificación preliminar fue verificada y modificada con una imagen compuesta por fotografías aéreas de alta resolución del año 2006 (0,5 x 0,5 m). La verificación de la clasificación sólo se realizó para las clases “bosque primario” y “bosque secundario”, y consistió en la sobreposición de la clasificación sobre la fotografía aérea y la corrección de los errores de clasificación, eliminando las porciones de bosque en la clasificación que no eran bosque en la fotografía aérea.
- b) Cálculo de índices de paisaje por unidad de paisaje: la clasificación fue dividida con una grilla de 1 x 1 km. Por lo tanto, cada unidad paisajística de 1 x 1 km tuvo una identidad y estructura paisajística propia. Se escogió este tamaño de celda porque fue la escala a la que respondieron la mayoría de especies en análisis preliminares (Cerezo et al. 2010). Por medio del programa

FRAGSTATS (McGarigal y Marks 1995), se calcularon para cada una de las unidades de paisaje los siguientes índices de paisaje, para la clase denominada “bosque nativo”, que consistió en la suma de bosque primario y bosque secundario: cobertura total (alternativamente, “área”) tamaño medio de los fragmentos, grado de fragmentación (ver “índice de división del paisaje”, abajo), número de fragmentos, coeficiente de variación en el tamaño de los fragmentos, borde total, índice medio de forma de los fragmentos y proporción de bosque primario del total de bosque nativo. Dichos índices fueron calculados sólo para este tipo de cobertura, porque en la mayoría de los casos donde la matriz no consistió en bosque, ésta estuvo conformada por pasturas para ganado vacuno o cultivos bajos, ambos tipos de cobertura poco utilizados o inutilizables para las aves dependientes de bosque tropical (Stotz et al. 1996, Cerezo et al. 2009).

- c) Identificación de tipos de paisajes de acuerdo a la composición y configuración de los fragmentos de distintos hábitats: las unidades de paisaje fueron clasificados en grupos con la técnica multivariada de análisis de agrupación jerárquica (Jongman et al. 1995), donde las variables descriptoras de las unidades fueron los índices de paisaje descritos en c). Esta clasificación permitió la localización espacial y caracterización de diferentes tipos de paisajes en la región, así como la asignación estratificada de las unidades experimentales por paisaje, para cubrir toda la heterogeneidad de toda la región.

1.6.4 Relevamiento de las comunidades de aves

En los análisis del presente estudio, se utilizaron dos conjuntos de datos. El primer conjunto de datos (de acá en adelante, “conjunto 1”) corresponde a relevamientos realizados anualmente, como parte de un programa de monitoreo de aves de la región. En 1996, una red de 180 puntos de relevamiento, separados por 600 a 800 metros, fueron establecidos en carreteras secundarias dentro y en los alrededores inmediatos de CSG. Todos los puntos son relevados durante un período de aprox. 2 semanas entre la última semana de abril y la primera semana de mayo. En cada sitio y año, se conducen puntos de relevamiento de radio ilimitado de 5 minutos de duración (Ralph et al. 1996). Durante este tiempo, se registra la identidad y número de individuos de todas las especies de aves detectadas por medio de métodos visuales o auditivos. Los conteos fueron conducidos por seis biólogos o técnicos de campo, cuatro de los cuáles fueron entrenados durante los primeros 2 años del programa de monitoreo por los dos biólogos con más experiencia.

El primer diseño fue relativamente limitado en cuanto a la variación en las características de los paisajes estudiados, por las limitaciones logísticas (i.e., poca accesibilidad de los caminos secundarios) del inicio del relevamiento en 1996. Sin embargo, en años recientes se han creado nuevos caminos o mejorado los caminos existentes, por lo que abarqué un área mayor que representó mejor la gama actual de paisajes de la región. Por lo tanto, realicé un segundo relevamiento entre 2005 y 2007, entre los meses de marzo y mayo (de aquí en adelante, “conjunto 2”). La selección de las rutas de relevamiento adicionales a aquellas del conjunto 1 se realizó de tal forma que se obtuviera una muestra representativa de todos los tipos de paisaje identificados (ver inciso 1.6.3). En cada uno de los tipos de paisajes identificados, se relevaron todos los caminos que fuesen accesibles con un vehículo 4x4. En cada ruta fueron relevados todos los puntos que cupiesen en dicha ruta, de forma sistemática, a 500 m de distancia el uno del otro. Esta distancia se juzgó suficiente para que fueran muestras

independientes y sin embargo pudiesen ser combinadas en caso que se necesitasen submuestras para la estimación de los parámetros comunitarios (e.g., riqueza de especies) a escala de paisaje. Además, consideré (con 3 observadores adicionales, expertos en las aves de la región) que la mayoría de especies no podrían ser detectadas a radios mayores a 200 m, y por lo tanto, juzgamos que la probabilidad de sobrecontar individuos entre dos puntos vecinos era prácticamente nula.

Los caminos secundarios atravesaron paisajes con grados variables de cobertura boscosa (de 5 a 100%) y fragmentación. Al contrario de caminos rurales en países más desarrollados (Keller y Scallan 1999, Bart et al. 1995), los caminos en el área de estudio no están dominados por hábitat particulares de los bordes de los caminos, sino están en contacto muy cercano con los fragmentos de bosque nativo (en muchos casos dentro de los fragmentos de bosque, y en la mayoría dentro de una distancia de 50-100 m), son angostos (3-6 m de ancho), tienen baja tránsito vehicular baja densidad poblacional en sus alrededores. Por lo tanto, aunque las perturbaciones a lo largo de los caminos seguramente sesgaron nuestra muestra en algún grado, el sesgo probablemente fue bajo y consistente entre sitios. En otras palabras, la población muestreada no es la de todos los posibles paisajes en la región, sino aquella compuesta por paisajes que son atravesados por caminos, una subpoblación de todos los paisajes en la región.

1.6.5 Evaluación de la cobertura y fragmentación boscosa a la escala del paisaje

Medí la composición, específicamente, la cantidad de bosques primario y secundario, y el grado de fragmentación y perímetro total del bosque nativo a distintos radios del punto central de los paisajes de estudio (capítulo 2) o a un radio de 1000 m alrededor del centro de los paisajes (todos los otros capítulos). Para medir la fragmentación del bosque, utilicé el índice de división del paisaje, que está asociado a la coherencia de un paisaje (Jaeger 2000). El grado de coherencia de un paisaje se define como la probabilidad de que dos puntos de “hábitat” se encuentren en la misma porción de hábitat, y se calcula como:

$$C = \sum_{i=1}^n \left(\frac{A_i}{A_t} \right)^2,$$

donde n es el número de fragmentos; A_i es el tamaño de fragmento i ($i = 1, \dots, n$); A_t es el área total del paisaje (Jaeger 2000). Por lo tanto, el índice de división del paisaje equivale a:

$$\text{Índice de división del paisaje (IDP)} = 1 - C$$

El índice aumenta a medida que aumenta la fragmentación del paisaje, y con respecto a otros índices de fragmentación, tiene las siguientes propiedades deseables: 1) baja sensibilidad a fragmentos muy pequeños, al contrario del tamaño medio de los fragmentos; 2) monotonía en su reacción a las diferentes fases de la fragmentación (perforación, incisión, disección, disipación, contracción y agotamiento *sensu* Forman 1995, Jaeger 2000), al contrario del número de fragmentos, que tiene una respuesta no lineal a la fragmentación (Gustafson y Parker 1992, Saura y Martínez-Millán 2000, Fahrig 2003); 3) habilidad de distinguir patrones espaciales; 4) simpleza matemática (Jaeger 2000). Además, no usamos ninguna de las medidas tradicionales de fragmentación (específicamente, el número de fragmentos y el tamaño medio de los

fragmentos) porque estuvieron altamente correlacionadas con la cobertura de bosque (apéndice 1).

1.6.6 Análisis estadístico

Tal como se mencionó, todos los análisis correspondientes a las preguntas del trabajo fueron realizados con los dos conjuntos de datos descritos en el inciso 1.4.3. El primer conjunto de datos lo utilicé para las primeras aproximaciones de modelación, como se describe en el capítulo 2, y para evaluar la dinámica temporal de las comunidades de aves estudiadas con respecto a la estructura del paisaje, en el capítulo 4. El segundo conjunto de datos fue utilizado en los capítulos 2, 3 y 5.

En general, el análisis estadístico de datos consistió en una combinación de métodos univariados y multivariados. Los métodos univariados consistieron principalmente en la construcción de modelos de regresión. Para investigar la relación entre la presencia/ausencia de las especies blanco (Capítulo 2) y la riqueza y abundancia de especies (capítulos 3 y 5), y la cantidad, composición y configuración del bosque nativo en el paisaje, utilicé los modelos lineales generalizados (MLG; Nelder y Wedderburn 1972, Guisan et al. 2002). Para modelar la presencia/ausencia de las aves, utilicé la regresión logística, que evalúa la relación funcional entre una variable dependiente binomial y una o múltiples variables independientes, que pueden ser discretas o continuas (Trexler y Travis 1993, Hosmer y Lemeshow 1989). Para la riqueza de especies, utilicé la regresión Poisson, un tipo especial de MLG para una variable dependiente con distribución discreta y altamente asimétrica, como en el caso de la mayoría de conteos (Vincent y Haworth 1983, Allison 1999). Para modelar la abundancia de las aves, utilicé la regresión múltiple ordinaria por mínimos cuadrados, aplicando una transformación $\log_{10}(Y + 0.1)$ a los datos de abundancia.

Los análisis de regresión múltiple pueden ser afectados por la naturaleza compleja de los datos ecológicos, donde una variable respuesta se relaciona con múltiples variables que a menudo están correlacionadas entre sí (i.e., son multicolineales). Las variables predictoras multicolineales son problemáticas porque sus efectos en la respuesta pueden deberse a verdaderas relaciones sinérgicas entre las variables o correlaciones espurias (Legendre y Legendre 1998, Graham 2003). Por lo tanto, de existir la multicolinealidad, deben calcularse coeficientes parciales de regresión para aislar la porción de la variación en la respuesta explicada únicamente por una variable predictora particular de la porción de la variación que comparte con otras variables predictoras (Graham 2003). Con el fin de detectar y minimizar los problemas asociados a la multicolinealidad, calculé las correlaciones entre las variables de la composición y configuración del paisaje vía el coeficiente de correlación de Spearman. Cuando las correlaciones fueron $\geq 0,6$, utilicé el análisis de regresión lineal parcial (Legendre y Legendre 1998, Graham 2003), técnica que consiste en realizar regresiones lineales simples entre pares de variables predictoras correlacionadas, y utilizar los residuos de la regresión como un índice de la variación de la variable de respuesta de la regresión parcial que es independiente de la variable predictiva. Cuando las variables de configuración (índice de división del paisaje y borde total) o composición (proporción de bosque primario) estuvieron altamente correlacionadas con la cobertura, ésta fue utilizada como variable predictora y las de configuración y composición como variable de respuesta. De cada una de estas regresiones, utilicé los residuos de las mismas como índices de las variables de configuración y composición. Estos residuos expresaron la proporción de la variabilidad independiente del área. Cuando estas variables indicadoras estuvieron correlacionadas entre sí, seguí el mismo procedimiento, con las siguientes reglas: cuando la

fragmentación estuvo correlacionada con el perímetro total o la proporción de bosque primario, se extrajo la variación de estas variables que fuese independiente de la fragmentación, y cuando la proporción del bosque primario estuvo correlacionado con el perímetro, se extrajo la variación de la primera que fuera independiente de la segunda. Los resultados de este procedimiento se muestran en el apéndice 1. Es importante mencionar que dicho procedimiento implica un orden jerárquico en la importancia de las variables predictoras (Graham 2003), siendo la cobertura la más importante, seguida (en orden de prioridad) por la fragmentación, perímetro total y proporción de bosque primario. Este orden se definió con el fin de priorizar los efectos que se pudieran atribuir exclusivamente a las últimas tres variables y en función de uno de los objetivos principales del estudio, específicamente, de comparar el efecto estadístico de la fragmentación con la cobertura de bosque tropical.

Para seleccionar los modelos de mejor ajuste, utilicé los criterios asociados al marco propuesto por la teoría de información de Kulback-Leibler (Burnham y Anderson 1998, 2001). De acuerdo a esta filosofía estadística, los sistemas biológicos son extremadamente complejos, con muchos efectos pequeños, interacciones, heterogeneidad individual, y covariables ambientales muchas veces desconocidas. Por lo tanto, la “realidad” o “verdad” en estos sistemas tiene una dimensión infinita y no puede ser revelada con muestras finitas de datos y un “modelo” construido a partir de ese conjunto de datos. En consecuencia, se busca identificar un modelo que provea la mejor aproximación a dicha realidad, siendo el modelo una simplificación de ésta, y por ende no la refleja en su totalidad. Dentro de este marco, para la selección de modelos utilicé el criterio de información de Akaike de segundo orden (conocido por “AICc”, recomendado cuando $n/K < 40$, donde n es el tamaño de muestra y K es el número de parámetros utilizados) y los pesos de Akaike (w_i) (Anderson et al. 2000). El AIC pertenece a una familia de criterios de selección de modelos que consideran el ajuste así como la complejidad de los modelos, y permite la comparación simultánea de varios modelos (Johnson y Omland 2004). Los valores de AIC reflejan la cantidad de “información perdida” cuando un modelo es utilizado para aproximar la “realidad conceptual” discutida anteriormente, y en consecuencia el modelo con el menor valor de AIC es seleccionado como el mejor modelo (Burnham y Anderson 1998). Cuando las diferencias entre los valores de AIC son pequeñas (menos de dos unidades de AIC), se pueden utilizar los pesos de Akaike como indicadores del peso de la evidencia a favor de cada modelo. El w_i es interpretado como la probabilidad aproximada de que el modelo i sea el mejor del conjunto de modelos en consideración (Anderson et al. 2000), es decir el modelo con más soporte de los datos.

Para comparar los efectos relativos del área y la configuración en la presencia, riqueza y abundancia de especies, utilicé la inferencia multi-modelo, o “modelos promediados” (Burnham y Anderson 1998, 2001). Para cada grupo de especies, obtuve coeficientes promedio de los modelos, ponderados por el peso de Akaike. Estos promedios fueron obtenidos a partir del “conjunto de confianza” de los modelos, que es aquel para el cual la suma de los pesos de Akaike es $\geq 0,95$ (Burnham y Anderson 1998, 2001).

La presencia y los efectos de la autocorrelación espacial también fueron evaluados, principalmente en el capítulo 2. La presencia de autocorrelación espacial en un conjunto de datos puede tener serias consecuencias porque viola el supuesto de errores independientes e idénticamente distribuidos y por lo tanto causa un aumento en el error de tipo I (Dormann et al. 2007), causando un tipo de pseudoreplicación al sobreestimar los grados de libertad efectivos (Dutilleuil et al. 1993, Carl y Kühn 2007). La autocorrelación espacial en la variancia residual, es decir la variancia no explicada por

las variables predictivas, es problemática, particularmente en las pruebas de hipótesis, dado que los términos de error o variancia son utilizados en calcular los estadísticos de prueba. Por lo tanto, es importante determinar si existe autocorrelación espacial en los residuos, no en la variable dependiente cruda (Betts et al. 2006a). Utilicé el correlograma de la I de Moran (Fortin y Dale 2005) para poner a prueba la existencia de autocorrelación en los residuos para los tres modelos de mejor ajuste para cada especie, en clases de distancia de 500 m, utilizando el programa PASSAGE versión 1,0 (Rosenberg 2001). De detectarse una autocorrelación en los residuos en cualquiera de las clases de distancia, utilicé el método de las ecuaciones generales estimadoras (conocido por GEE) para tomar en cuenta la autocorrelación espacial en los modelos de regresión (Carl y Kühn 2007, Dormann et al. 2007). Cuando se miden respuestas en el tiempo o espacio, el método GEE toma en cuenta las correlaciones dentro de grupos de unidades muestrales por medio de una matriz de correlación parametrizada, mientras que se supone que las correlaciones entre los grupos son iguales a cero (Dormann et al. 2007).

Los métodos multivariados utilizados en este estudio fueron el análisis de correspondencia, en su versión no restringida, y en su versión restringida, el análisis de correspondencia canónico. El análisis de correspondencia no restringido, o análisis de promedios recíprocos, es una técnica de ordenación simultánea de una matriz de especies \times sitios (McCune et al. 2002). El análisis de correspondencia se basa en las distancias Chi-cuadrado entre objetos, generalmente sitios de estudio, en un espacio n -dimensional, generalmente de n especies (Legendre y Legendre 1998). Como todos los métodos de ordenación, el análisis de correspondencia consiste en la reducción de la dimensionalidad de la matriz original por medio de la extracción de gradientes o ejes que describen los patrones principales de variación y es adecuado cuando la relación entre las variables descriptoras de los sitios (e.g., abundancia de especies) y los gradientes principales es unimodal (McCune et al. 2002).

El análisis de correspondencia canónico (ACC), es una técnica de ordenación que permite relacionar un conjunto de especies directamente con un conjunto de variables ambientales, y puede ayudar a detectar los patrones de variación en la composición de especies que pueden ser mejor explicados por las variables ambientales (Ter Braak 1986). Analíticamente, la técnica es una combinación del análisis de correspondencia, utilizando el algoritmo de promedios recíprocos, y el análisis de regresión múltiple (McCune et al. 2002), y produce una serie de estadísticos que cuantifican la relación entre la estructura de la comunidad de especies y las variables ambientales: los coeficientes canónicos y las correlaciones “intraset”. Los coeficientes canónicos definen a los ejes de ordenación como combinaciones lineales de las variables ambientales, y las correlaciones intraset son los coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los ejes de ordenación (Ter Braak 1986). Utilicé también el análisis de redundancia (RDA, Capítulo 5), el equivalente “paramétrico” del análisis de correspondencia canónica. A diferencia del ACC, el RDA supone una relación lineal entre las variables que describen a los sitios y las variables ambientales (el ACC supone una relación unimodal entre las variables que describen a los sitios y las variables ambientales).

Capítulo 2:
LA RELACIÓN ENTRE LA PÉRDIDA Y FRAGMENTACIÓN DE
HÁBITAT A ESCALA DE PAISAJE Y LA PRESENCIA DE DIEZ
ESPECIES DE AVES DE BOSQUE TROPICAL EN EL
NORORIENTE DE GUATEMALA

2.1 INTRODUCCION

La destrucción y fragmentación de hábitat causada por la extracción de madera, los cultivos, las plantaciones forestales y la ganadería son las mayores amenazas al mantenimiento de la diversidad biológica en los neotrópicos (Wilson y Peter 1988, Turner 1996, Millenium Ecosystem Assessment 2005), donde la pérdida de los bosques está ocurriendo a tasas muy aceleradas (Kaimowitz 1996, FAO 2011). La modificación del hábitat a escala del paisaje consiste principalmente en dos efectos: la pérdida y la fragmentación o subdivisión del hábitat (Fahrig 2003). Los efectos de la pérdida de hábitat son obvios: cuando el hábitat es removido del paisaje, los animales subsecuentemente desplazados también pueden ser eliminados, produciendo una declinación poblacional (Bender et al. 1998). Los efectos de la fragmentación son menos obvios, pero pueden ser muy importantes. La subdivisión del hábitat consiste en el rompimiento de una porción de hábitat en múltiples fragmentos de menor tamaño que la porción de hábitat original (Forman 1995a, b, Fahrig 2003), y para aquellas especies cuya población tiene una distribución natural continua, dicha subdivisión genera el aislamiento de subpoblaciones en fragmentos discretos (Fischer y Lindenmayer 2007).

Actualmente, no existe un consenso general con respecto a la importancia relativa de la cantidad y la fragmentación de hábitat en la determinación de la presencia y supervivencia de especies, en particular con respecto a la persistencia de especies de aves en paisajes modificados (McGarigal y McComb 1995, Villard et al. 1999, Fahrig 2003, Westphal et al. 2003). Es importante distinguir entre los efectos puros de la pérdida de hábitat y la fragmentación al evaluar las respuestas de las poblaciones de aves, dado que de éstas dependerán las recomendaciones y acciones de manejo y conservación (Schmiegelow y Mönkkönen 2002).

Los efectos del tamaño del fragmento y/o la fragmentación sobre las comunidades de aves han sido bien documentados en la zona templada boreal (Robbins et al. 1989, Boulinier et al. 1998a, 2001, Burke y Nol 2000). Para las especies de interior de hábitat, la fragmentación reduce su abundancia y riqueza (Askins et al. 1990). En los neotrópicos, los estudios de los efectos de la fragmentación llevados a cabo por el “Proyecto de la Dinámica de los Fragmentos Boscosos” han demostrado que las aves terrestres insectívoras son particularmente sensibles a la perturbación, con una reducción en su abundancia a medida que disminuye el tamaño del fragmento y su extinción local en los fragmentos más pequeños (Stouffer y Bierregard 1995a, Gascon et al. 1999, ver introducción, inciso 1.1.3, pág. 30). En particular, las investigaciones de los efectos de la fragmentación de bosque sobre aves neotropicales, particularmente a la escala de paisaje, son escasos, y los estudios mencionados arriba son a la escala de fragmento (Fig. 1.2). De mayor importancia, los efectos de la fragmentación documentados para las aves de zonas templadas no deben ser extrapolados directamente a las aves tropicales, dado que las últimas poseen historias evolutivas y de vida distintas a las primeras (Skutch 1954, 1960, 1969, Ricklefs 1969, Stutchbury y Morton 2001), lo cual probablemente las haga vulnerables a una gama distinta de amenazas que aquellas normalmente consideradas para las aves de regiones templadas (Stratford y Robinson 2005).

Dada la naturaleza compleja de evaluar la relación entre las características de un paisaje y las poblaciones bióticas que dicho paisaje mantiene, la modelación estadística se ha convertido en una herramienta importante en la biología de la conservación (Guisan y Zimmermann 2000, Guisan et al. 2002). Los índices de subdivisión de

hábitat a menudo están fuertemente correlacionados con la cantidad de hábitat, haciendo dificultosa la evaluación de los efectos de la fragmentación independientes de la cantidad de hábitat sobre la presencia de especies (Fahrig 2003). Por lo tanto, la mayoría de estudios empíricos han intentado distinguir entre estos efectos utilizando modelos de regresión estadística (McGarigal y McComb 1995, Trzcinski et al. 1999, Villard et al. 1999, Westphal et al. 2003). En este capítulo, mi objetivo principal fue evaluar las contribuciones de la cantidad y la fragmentación del bosque tropical a escala de paisaje en la determinación de la presencia de aves dependientes de bosque tropical en la región caribeña de Guatemala. Para examinar la relación potencial entre la presencia de las especies y las características del paisaje, construí modelos de hábitat basados en los patrones de ocupación utilizando la regresión logística, con la cantidad de bosque, la fragmentación y su interacción como variables predictoras. Estas relaciones fueron examinadas en tres diferentes escalas espaciales (i.e., áreas circulares en las que fueron medidas las variables explicativas de los modelos, en radios de 200, 500 y 1000 m).

Siguiendo a Betts et al. (2006b), estos modelos fueron asociados con una serie de hipótesis que relacionan las respuestas especie-específicas a la cantidad y grado de fragmentación de bosque tropical. La “hipótesis de la muestra al azar” (Haila 1983), plantea que sólo los factores a la escala del territorio individual, específicamente, la cantidad de hábitat adecuado a la escala del territorio, son importantes en determinar la presencia de la especie. Alternativamente, las respuestas de las especies podrían estar relacionadas con las escalas mayores al tamaño del territorio, y por lo tanto al nivel de organización poblacional. La “hipótesis de composición de hábitat” indica que las especies responden a la cantidad de hábitat disponible, pero a escalas espaciales mayores que el territorio individual (Fahrig 2003, Betts et al. 2006b). También busqué evidencia para la “hipótesis de los efectos lineales de la fragmentación del paisaje”, que dice que las poblaciones declinan linealmente con la fragmentación, independientemente de los efectos de la pérdida de hábitat (Villard et al. 1999, Betts et al. 2006b). Finalmente, un efecto de la fragmentación dependiente de la cantidad de hábitat es descrito por la “hipótesis de los efectos no lineales de la fragmentación del paisaje”, que indica que la fragmentación es importante sólo por debajo de una cantidad crítica de hábitat (Andrén, 1994, Fahrig 1998; Betts et al. 2006b). Este fenómeno resultaría en efectos multiplicativos (no lineales) de la fragmentación, i.e., una interacción estadística entre la configuración del paisaje y la composición (Trzcinski et al. 1999, Betts et al. 2006b).

Este capítulo pone foco principalmente en la relación entre la fragmentación de hábitat y las aves, en comparación con el efecto de la cantidad de bosque. Sin embargo, consideré dos variables adicionales del paisaje en los modelos, el perímetro total del bosque como una variable de configuración, y la proporción de bosque primario del total de bosque (la suma de bosque primario y secundario), como una variable de composición. Se presume que la cantidad de borde en los paisajes boscosos fragmentados tiene un efecto negativo sobre las especies, al cambiar las condiciones abióticas y bióticas de los fragmentos (Murcia 1995). Las tasas de depredación de nidos o invasión de competidores agresivos pueden aumentar cerca de los bordes, y la cantidad efectiva de hábitat puede disminuir a raíz de los efectos físicos de los bordes (Saunders et al. 1991, Harrison y Bruna 1999, Chalfoun et al. 2002, Laurance et al. 2002), constituyéndose en hábitat sumidero (Pulliam 1988). Por lo tanto, se espera un efecto negativo de los aumentos del perímetro en la presencia de las especies.

Por último, la composición del paisaje puede ser una variable importante en la persistencia de las poblaciones bióticas (Andrén 1994, Rodewald y Yahner 2001). Por

lo tanto, evalué una variable adicional que representa un efecto de la composición del bosque, la proporción de bosque primario del total de bosque “nativo”, como variable explicativa adicional en los modelos. Considero que esta variable podría estar positivamente asociada con la presencia de las especies con mayor dependencia de las condiciones ambientales del bosque primario.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva Protectora de Manantiales Cerro San Gil y sus alrededores, en la región Caribe de Guatemala. El área de estudio está descrita en el capítulo 1 (Pág. 23).

2.2.2 Evaluación de la cobertura y fragmentación boscosa a la escala del paisaje

Para los primeros análisis de este capítulo, utilicé los datos del intervalo 1998-2001 correspondientes al primer conjunto de datos descrito en el capítulo 1 (Pág. 25). De los 180 puntos que se evalúan cada año, seleccioné 112 puntos (puntos con más de 5% de cobertura boscosa o no dominados por tipos de vegetación que no fueran vegetación secundaria, pastura o cultivos tradicionales), y creé áreas concéntricas de 200, 500 y 1000 m de radio alrededor de cada punto. Para cada una de estas áreas, calculé la proporción de cobertura boscosa y el grado de fragmentación mediante el índice de división del paisaje (Jaeger 2000). Los valores medios (± 1 D.E.) de cobertura proporcional fueron $0,22 \pm 0,20$, $0,25 \pm 0,18$ y $0,48 \pm 0,28$, en las áreas de 200, 500 y 1000 m de radio respectivamente.

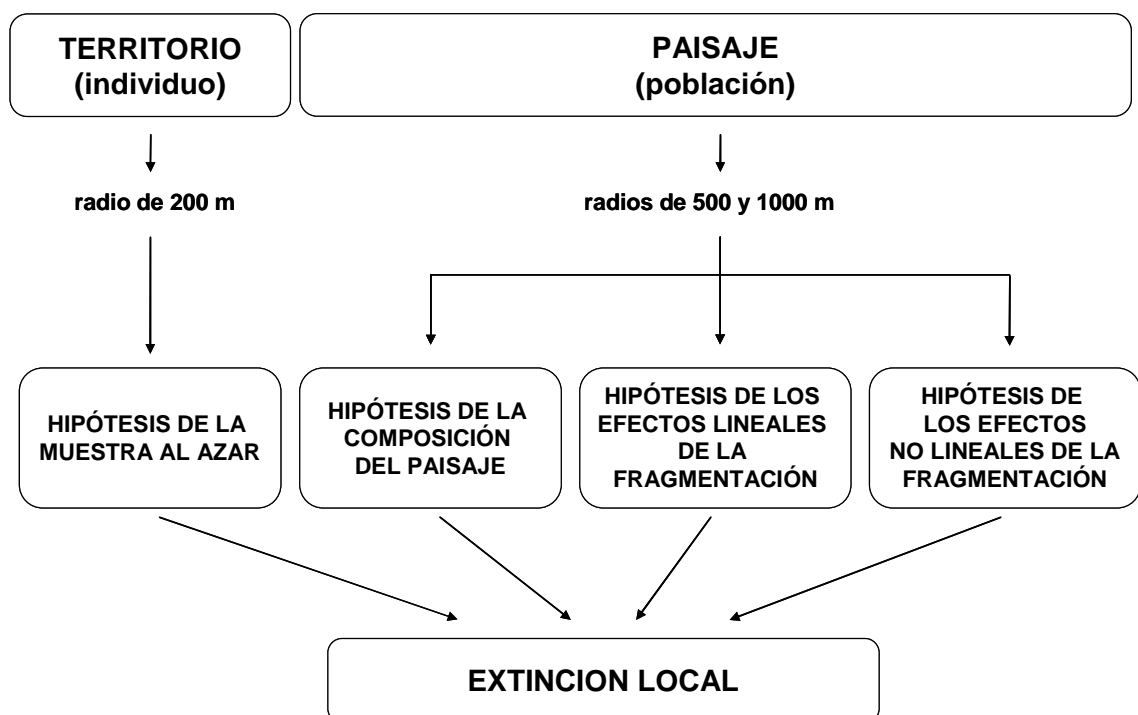


Figura 2.1: Modelo conceptual de los efectos de la modificación del paisaje en la presencia de una especie, en un paisaje particular. Ver la introducción para una descripción detallada de las cuatro hipótesis.

2.2.3 Descripción de las especies estudiadas

Las especies objeto de este estudio están descritas en la tabla 1. Los criterios para escoger estas especies fueron los siguientes: 1) son relativamente comunes o comunes en la región de estudio y el bosque tropical siempreverde es su hábitat principal (Cerezo et al. 2009, Stotz et al. 1996); 2) se reportan como relativamente tolerantes a bordes y bosques secundarios (Stotz et al. 1996, Stiles y Skutch 1989), adaptaciones que podrían contribuir a su persistencia en paisajes deforestados (Harris y Pimm 2004); 3) sus vocalizaciones son bien conocidas para los observadores, y son detectables a grandes distancias; 4) representan a la comunidad avifaunística local en términos ecológicos y taxonómicos; 5) tienen una historia de vida relativamente bien conocida, con registros de densidad y tamaño de territorio (Terborgh et al. 1990, Robinson y Terborgh 1997, Robinson et al. 2000). Además, la tolerancia a hábitats secundarios varió en ellas (Tabla 1). Todas las especies excepto una (Chipe de Magnolia, *Dendroica magnolia*) son residentes permanentes. Incluí a *D. magnolia* porque es un residente invernal común, tiene un tamaño de muestra adecuado, y corresponde a las especies migratorias neárticas, que representan una proporción muy importante de la avifauna local (Cerezo et al. 2009).

2.2.4 Análisis estadístico

Para construir los modelos especie-específicos de hábitat, basados en los patrones de presencia-ausencia, utilicé la regresión logística, la cual evalúa la relación funcional entre una variable dependiente binomial y una o múltiples variables independientes, que pueden ser discretas o continuas (Trexler y Travis 1993, Hosmer y Lemeshow 1989). Usé los dos conjuntos de datos disponibles descritos en el capítulo 1 (Pag. 28) para construir los modelos de hábitat. El conjunto 1 lo utilicé para identificar la escala a la que responden las especies, y para evaluar los efectos de la autocorrelación espacial en las estimaciones de los parámetros de los modelos (y sus errores estándar). La ventaja de este conjunto de datos fue que poseía observaciones temporales para cada punto de relevamiento y las utilicé para reducir el efecto de la detección imperfecta (probabilidad de detección de las especies < 1 , ver siguiente párrafo). Una vez identificada la escala a la cual respondieron la mayoría de las especies (escala de 1000 m, ver resultados), pude utilizar 3 puntos de los relevamientos realizados entre el 2005 y 2007 como submuestras de paisajes de radio de 1000 m. Para comparar los efectos de la cantidad de bosque con otras variables de la composición (proporción de bosque primario del total de bosque nativo) y configuración (subdivisión y perímetro total) del paisaje, utilicé el segundo conjunto de datos, que fue obtenido específicamente para este propósito. Por lo tanto, también reduje los efectos de diferencias en la detectabilidad de las especies, en este caso con submuestras espaciales de la presencia/ausencia de las especies (Cuadro 2.2b). Vale mencionar que con el conjunto de datos del 2005-2007 no fue posible evaluar el efecto de la escala, porque para las dos escalas menores no conté con réplicas espaciales o temporales para reducir los efectos de la detección imperfecta de las especies. Todas las variables se expresaron como proporciones para que los coeficientes estimados tuvieran las mismas unidades y pudiesen ser comparados. La cobertura proporcional de bosque es la proporción del área (para cada radio) que está cubierta por bosque. Es un valor en hectáreas de bosque, dividido por el área en hectáreas de los círculos de 200, 500 y 1000 m de radio (12,5, 78,5 y 314 ha, respectivamente).

Cuadro 2.1: Descripción de la historia de vida de las especies estudiadas. D-dosel; M/D: medio/dosel; S/M: sotobosque/medio; S/D: sotobosque/dosel. Gremio alimenticio: F-frugívoro; G-granívoro; I-insectívoro; O-omnívoro. Hábitat: BSV: bosque tropical siempreverde; BS-bosque secundario; HAA-hábitat agropecuarios arbolados; VST-vegetación secundaria temprana; HAB-hábitat agropecuarios abiertos.

Especie	Estrato de forrajeo ^a	Gremio alimenticio ^a	Masa corporal ^a (gr)	Radio de territorio (m) ^b	HÁBITAT ^c				
					BSV	BS	HAA	VST	HAB
<i>Patagioenias nigrirostris</i>	D	F	150.0	203.7	X	X	X		
<i>Trogon melanocephalus</i>	M/D	O	90.0	209.9	X	X	X	X	X
<i>Momotus momota</i>	S/M	O	120.0	212.1	X	X	X		
<i>Ramphastos sulfuratus</i>	D	O	500.0	299.1	X	X	X	X	
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	S/M	I	60.0	203.1	X	X	X	X	
<i>Hylophilus decurtatus</i>	M/D	I	9.0	228.2	X	X	X		
<i>Thryothorus maculipectus</i>	S/M	I	17.0	429.9	X	X	X	X	
<i>Dendroica magnolia</i>	M/D	I	8.5	N/A ^d	X	X	X	X	X
<i>Saltator atriceps</i>	S/D	G	85.0	460.8	X	X	X	X	
<i>Psarocolius montezuma</i>	D	F	520.0	198.4	X	X	X		

^a Información de estrato de forrajeo, gremio alimenticio y masa corporal tomado de Stotz et al. (1996) y Stiles y Skutch (1989).

^b Radio de territorio calculado de estimaciones de densidad tomadas de Robinson et al. (2000b), Robinson y Terborgh (1997), Thiollay (1994) y Terborgh et al. (1990). Cuando las estimaciones del tamaño de territorio no estuvieron disponibles, se utilizaron datos de especies del mismo género.

^c Información de uso de hábitat tomado de Cerezo et al. (2009), Smith et al. (2001), Estrada et al. (1997), Stotz et al. (1996) y Stiles y Skutch (1989). *T. maculipectus* y *S. atriceps* son reportados como especialistas de borde por Stotz et al. (1996) y Rotenberg (2007).

^d Información del tamaño de territorio para *D. magnolia* en sus terrenos invernales no está disponible.

En el análisis con el primer conjunto de datos (con réplicas temporales), se asumió que una especie particular estuvo presente en un punto particular si era detectada en al menos un año del período de estudio (1998-2001). Por lo tanto, no consideré efectos interanuales sobre la presencia, dado que mi interés fue si un tipo de paisaje particular representado por el punto era utilizable o no por una especie en cualquier momento de este intervalo, y no evaluar la dinámica temporal en la tasa de ocupación de dichos paisajes.

Los análisis de datos que dependen de relevamientos con puntos de conteo han sido criticados porque son utilizados sin intentar estimar o ajustar por la probabilidad de detección de las especies (Barker y Sauer 1995, Farnsworth et al. 2002). Gu y Swihart (2004) determinaron que existió sesgo en la estimación de parámetros de modelos de regresión logística tanto en estudios empíricos como de simulación, pero no recomendaron ninguna forma analítica de corregir dicho sesgo en los modelos. Lo que sí recomendaron fue incorporar múltiples ocasiones de relevamiento en las evaluaciones, tal como han recomendado MacKenzie et al. (2002). Se reconoce que el método de relevamiento utilizado no permite la estimación directa de la probabilidad de detección, pero considerar como una presencia una detección en al menos uno de los 4 años redujo los efectos de ausencias incorrectamente registradas (i.e., la especie estaba presente pero no fue detectada) por al menos un factor de 2,5 en la estimación de los parámetros de los modelos (Cuadro 2.2a). Gu y Swihart (2002) también aseveraron que entre menor fuera la probabilidad de detección de las especies, mayor el sesgo en las

estimaciones de los parámetros. Basado en mi experiencia, la probabilidad de detección es relativamente alta para las especies estudiadas, y por lo tanto, se espera que dichos sesgos sean bajos. Por último, considero que los modelos construidos son conservadores, en el sentido que para las especies con las menores probabilidades de detección, pueden sobreestimar los efectos de la pérdida y fragmentación de bosque tropical sobre la presencia de las especies, i.e., que las especies parecen ser más vulnerables a estos efectos de lo que realmente son. Desde una perspectiva conservacionista, este sesgo es mucho mejor que concluir que las especies son menos vulnerables a los efectos de la modificación del paisaje de lo que realmente son.

En los modelos construidos para evaluar la respuesta de cada especie a las distintas escalas, la variable de respuesta fue su presencia/ausencia, y las variables predictoras candidatas fueron la cobertura proporcional de bosque (como medida de la cantidad de bosque), la fragmentación (medida vía el índice de división del paisaje) y su interacción, medidas en radios de 200, 500 y 1000 m de cada punto de relevamiento. El área de radio de 200 m correspondió aproximadamente al tamaño de los territorios de las distintas especies (Cuadro 2.1). Además, de acuerdo a Freemark et al. (1995) y Rodewald y Yahner (2001), las escalas apropiadas para los estudios de paisaje y las poblaciones de aves (migratorias neotropicales) varían en tamaño entre varios territorios individuales y la distribución de las especies en áreas más amplias, como en regiones fisiográficas. El tamaño promedio del territorio de las aves que son relativamente comunes en la región de estudio es de $21,9 \pm 26,5$ ha ($n=76$ especies, la amplitud en el tamaño territorial es de 0,9 y 100 ha, datos de Robinson et al. (2000b) de Panamá). Por ende, las áreas de radios de 500 y 1000 m incluyen varios territorios para la mayoría de las especies, y corresponden a la escala de paisaje. Por último, las dos escalas mayores han sido exitosamente utilizadas en modelos de predicción de la presencia y abundancia de aves en Norteamérica (Betts et al. 2006a, Drapeau et al. 2000).

Para cada escala y especie, construí un modelo con cobertura y fragmentación como variables predictivas (en adelante, “modelo de cobertura-fragmentación”), dos modelos simples con cobertura (“modelo de cobertura”) o fragmentación (“modelo de fragmentación”), y un modelo con ambos efectos y el término de interacción (en adelante, “modelo de interacción”). No construí modelos con un término de interacción para la escala de 200 m dado que la interacción estuvo altamente correlacionada con el índice de coherencia (ρ de Spearman = 0,98). Por lo tanto y para cada especie, construí 11 modelos, 3 para la escala de 200 m y 4 para cada una de las escalas mayores.

El criterio de información de Akaike de segundo orden (conocido por “AICc”, recomendado cuando $n/K < 40$, donde n es el tamaño de muestra y K es el número de parámetros utilizados) y los pesos de Akaike (w_i) fueron utilizados para escoger los modelos de mejor ajuste del conjunto de modelos candidatos (Anderson et al. 2000, Burnham y Anderson 1998, 2001). En el presente trabajo, muestro los tres modelos con mayor peso. Estos modelos en general acumularon más del 70% de apoyo de los 11 modelos construidos para cada especie (suma de los valores de Akaike para los tres modelos). Los modelos no exhibieron sobredispersión, de acuerdo al valor máximo estimado del factor de inflación de variancia (\hat{c}) de los modelos con el mayor número de parámetros (modelos de interacción), estimado como la razón de la devianza y sus grados de libertad ($\hat{c} = \text{devianza/g.l.}$, el valor máximo de 1,42 fue para el modelo de interacción a la escala de 500 m para *Saltator atriceps*).

Cuadro 2.2: Frecuencias de detección absolutas y relativas (en paréntesis) anuales y total para las especies estudiadas para el conjunto de datos con réplicas temporales (a) y para aquel con réplicas espaciales (b). Las detecciones totales corresponden al número

de puntos del total (112 en primer conjunto, 119 en segundo conjunto) en los que fueron detectadas las especies en al menos una submuestra (temporal o espacial).

a

Especie	1998		1999		2000		2001		TOTAL	
<i>P. nigrirostris</i>	5	(0.04)	4	(0.03)	5	(0.04)	9	(0.08)	18	(0.16)
<i>T. melanocephalus</i>	22	(0.19)	21	(0.18)	24	(0.21)	23	(0.20)	68	(0.60)
<i>M. momota</i>	6	(0.05)	5	(0.04)	7	(0.06)	4	(0.03)	31	(0.27)
<i>R. sulphuratus</i>	10	(0.08)	5	(0.04)	7	(0.06)	0	(0.00)	29	(0.25)
<i>X. flavigaster</i>	5	(0.04)	2	(0.01)	3	(0.02)	3	(0.02)	30	(0.26)
<i>H. decurtatus</i>	5	(0.04)	8	(0.07)	9	(0.08)	9	(0.08)	19	(0.16)
<i>T. maculipectus</i>	12	(0.10)	9	(0.08)	17	(0.15)	8	(0.07)	44	(0.39)
<i>D. magnolia</i>	10	(0.08)	15	(0.13)	8	(0.07)	13	(0.11)	41	(0.36)
<i>S. atriceps</i>	14	(0.12)	12	(0.10)	19	(0.16)	17	(0.15)	52	(0.46)
<i>P. montezuma</i>	21	(0.18)	27	(0.24)	24	(0.21)	22	(0.19)	60	(0.53)

b

Especie	Sub- muestra 1		Sub- muestra 2		Sub- muestra 3		TOTAL	
<i>P. nigrirostris</i>	16	(0.13)	22	(0.18)	20	(0.16)	35	(0.29)
<i>T. melanocephalus</i>	30	(0.25)	28	(0.23)	37	(0.30)	62	(0.52)
<i>M. momota</i>	49	(0.41)	39	(0.32)	51	(0.42)	73	(0.61)
<i>R. sulphuratus</i>	24	(0.20)	22	(0.18)	21	(0.17)	43	(0.36)
<i>X. flavigaster</i>	31	(0.26)	38	(0.31)	34	(0.28)	59	(0.50)
<i>H. decurtatus</i>	30	(0.25)	32	(0.26)	38	(0.31)	52	(0.44)
<i>T. maculipectus</i>	43	(0.36)	47	(0.39)	41	(0.34)	70	(0.59)
<i>D. magnolia</i>	24	(0.20)	26	(0.21)	28	(0.23)	55	(0.46)
<i>S. atriceps</i>	22	(0.18)	26	(0.21)	28	(0.23)	56	(0.47)
<i>P. montezuma</i>	53	(0.45)	67	(0.55)	86	(0.70)	77	(0.65)

La regresión logística no tiene que cumplir con algunos de los supuestos asociados a la regresión ordinaria por mínimos cuadrados (Agresti 1996, Allison 1999), pero tiene suposiciones alternativas que deben cumplirse: el modelo debe estar correctamente especificado (el “logit” debe de ser linealmente dependiente de las variables predictoras), debe evitarse la multicolinealidad, y las observaciones deben ser independientes. Para evaluar una correcta especificación de los modelos, utilicé la prueba de bondad de ajuste de Hosmer y Lemeshow (Hosmer y Lemeshow 1989). Los resultados no significativos de esta prueba indican una especificación correcta del modelo (Allison 1999). Utilicé la prueba de Chi-cuadrado de la razón de verosimilitudes para poner a prueba la hipótesis nula global de que todos los coeficientes de las variables explicativas eran iguales a cero ($H_0: \beta_i = 0$; Allison 1999, Agresti 1996).

Con el fin de detectar y minimizar los problemas asociados con la multicolinealidad, se calcularon correlaciones de Spearman entre la proporción del área de bosque, la coherencia (como índice de fragmentación) y su interacción. Cuando las correlaciones fueron mayores o iguales a 0,6, como fue el caso para las escalas de 500 y 1000 m, apliqué el análisis de regresión lineal parcial (Legendre y Legendre 1998). Cuando la coherencia estuvo altamente correlacionada con el área de bosque, el área se utilizó

como variable predictiva y la coherencia como variable de respuesta, y cuando la interacción estuvo altamente correlacionada con la coherencia, ésta fue utilizada como variable independiente y la interacción como dependiente. Luego utilicé los residuos de estas regresiones parciales como índices independientes de la coherencia del paisaje y o el término de interacción.

Dada la naturaleza del esquema de relevamiento, consideré que las observaciones no eran espacialmente independientes, especialmente a distancias pequeñas entre puntos. La presencia de la autocorrelación espacial viola el supuesto de errores independientes e idénticamente distribuidos y por lo tanto causa un tipo de pseudorreplicación al sobreestimar los grados de libertad efectivos (Dutilleuil et al. 1993, Carl y Kühn 2007, Dormann et al. 2007). Utilicé el correlograma de la I de Moran (Fortin y Dale 2005) para poner a prueba la existencia de autocorrelación en los residuos para los tres modelos de mejor ajuste para cada especie, en clases de distancia de 500 m, utilizando el programa PASSAGE versión 1.0 (Rosenberg 2001). De detectarse una autocorrelación en los residuos en cualquiera de las clases de distancia, utilicé el método de las ecuaciones generales estimadoras (conocido por GEE) para tomar en cuenta la autocorrelación espacial en los modelos de regresión (Carl y Kühn 2007, Dormann et al. 2007). El método de GEE toma en cuenta las correlaciones dentro de grupos de unidades muestrales por medio de una matriz de correlación parametrizada, mientras que se asume que las correlaciones entre los grupos son iguales a cero (Dormann et al. 2007). En el presente estudio, los grupos fueron compuestos por puntos de relevamiento y la distancia mínima entre grupos fue de 2000 m, distancia por arriba de la cual la autocorrelación espacial fue menor que 0,1 o -0,1. La mayoría de modelos que asumieron independencia en los errores mostraron una leve autocorrelación espacial en los residuos ($0,05 < |r| < 0,2$), Fig. 2.3). Consecuentemente, todos los coeficientes de los modelos construidos con el primer conjunto de datos (submuestras temporales) fueron estimados utilizando el método de GEE.

De mayor importancia es el hecho de que no hubo diferencia significativa entre las estimaciones de los parámetros de los modelos que asumen independencia y las que no asumen independencia en los errores, particularmente para los modelos de mejor ajuste, y cuando hubo diferencias significativas, las diferencias fueron muy pequeñas (escala de 1000 m; apéndice 4). Con respecto a los errores estándar de dichos coeficientes, estos fueron sobreestimados en los modelos que asumen independencia en los residuos de los modelos, particularmente para los coeficientes de fragmentación a la escala de 1000 m, con una sobreestimación de 16 y 24% (apéndice 4). Ambos resultados concuerdan con lo esperado por estudios de simulación con diferentes métodos de incorporación de la autocorrelación espacial en modelos lineales generalizados (Dormann et al. 2007).

Tal como se mencionó anteriormente, las especies respondieron principalmente a la escala de los 1000 m (ver resultados). Consecuentemente, evalué la respuesta de las especies a modificaciones del paisaje a esta escala, utilizando el segundo conjunto de datos. Además de la cobertura y fragmentación de bosque primario, consideré un segundo tipo de cobertura, el bosque secundario. Sumé su cobertura a la del bosque primario, y consideré la suma de ambas como “bosque nativo”. A partir de esta nueva clase, calculé dos métricas adicionales de paisaje, su perímetro total y la proporción del bosque nativo que era primario. Al igual que los modelos recién descritos y para el tratamiento de la colinealidad, utilicé la regresión parcial y obtuve índices de fragmentación (y su interacción con la cobertura), perímetro total y proporción de bosque primario que representarían proporciones independientes de variación de todas las otras variables. A partir de diferentes combinaciones posibles de las variables de paisaje, construí un total de 18 modelos para cada especie (Cuadro 2.4) También utilicé

los correlogramas de la I de Moran para evaluar la falta de dependencia espacial en este conjunto de datos. En general, la autocorrelación en los residuos de estos modelos fue muy similar a la de los modelos construidos con el primer conjunto de datos (Fig. 2.3).

Dado que se comprobó que la incorporación de la autocorrelación espacial de los residuos no tuvo un efecto significativo en las estimaciones de los coeficientes de los modelos y sus errores estándar (apéndice 4), particularmente para los modelos de mejor ajuste, realicé el segundo conjunto de análisis sin tomar en cuenta dicha autocorrelación. Dichos modelos tampoco exhibieron sobredispersión de acuerdo a factor de inflación de variancia (\hat{c}) de los modelos con el mayor número de parámetros. Por último, y dado que prácticamente todos los modelos de la escala de 1000 m con el primer conjunto de datos tuvieron un ajuste significativo de acuerdo a las pruebas de bondad de ajuste de Hosmer y Lemeshow y de Chi-cuadrado de la razón de verosimilitudes (Cuadro 2.3), no realicé dichas pruebas para los modelos con el segundo conjunto de datos y toda la inferencia estadística se basó en los métodos teórico-informativos de Kullback-Leibler (Burnham y Anderson 1998, 2001).

Para comparar los efectos estadísticos de las variables de fragmentación, perímetro y proporción de bosque primario con los de la cobertura, utilicé la razón de los coeficientes de regresión estandarizados por su error estándar, definida de la siguiente manera:

$$\frac{\beta_{cob}/E.E._{cob}}{\beta_k/E.E._k},$$

donde β_{cob} es el coeficiente de la cobertura y $E.E._{cob}$ su error estándar, β_k es el coeficiente de la variable k de configuración o composición, y $E.E._k$ el error estándar del coeficiente β_k . Los coeficientes estandarizados son cantidades sin unidades que expresan la contribución única de cada variable independiente y están ajustados por una medida de la variabilidad o precisión del parámetro (McCarthy et al. 1995, Cross y Beissinger 2001). La razón indica cuántas veces más grande es el efecto estimado de cobertura con respecto a los otros. La razón de los coeficientes es calculada con los coeficientes promedios ponderados por los pesos de Akaike, obtenidos a partir de los modelos especie-específicos.

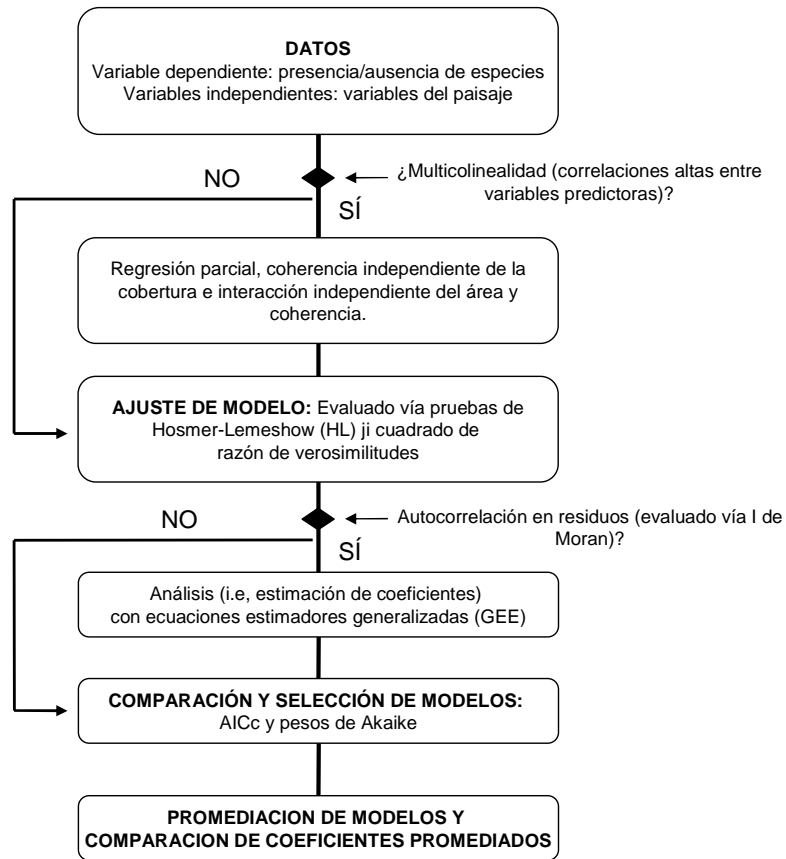


Figura 2.2: Diagrama de flujo del procedimiento de modelación. El diagrama corresponde al modelo especie-específico y para cada escala. Ver la sección de “Análisis Estadístico” para una descripción detallada de cada procedimiento.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Efectos de la escala

Para los análisis con el primer conjunto de datos, el 93% (103 de 110) de los modelos tuvieron resultados no significativos en la prueba de Hosmer y Lemeshow, indicando en términos generales una especificación adecuada del modelo (apéndice 3). El Cuadro 2.3 muestra los resultados para los tres modelos con mayor soporte, basado en los pesos de Akaike, para cada especie estudiada. Para estos modelos, el estadístico de la razón de verosimilitudes fue significativo ($\alpha = 0,05$) o marginalmente significativo ($\alpha = 0,10$) excepto para *Trogon melanocephalus* y *D. magnolia*.

Todas las especies excepto *D. magnolia* respondieron principalmente a la escala de 1000 m: los pesos de Akaike promedio para esta escala variaron entre 0,12 y 0,25, mientras que los pesos de Akaike promedio para las escalas de 200 y 500 m variaron entre 0,00 y 0,06, y 0,00 y 0,10, respectivamente (Fig. 2.4). Con la excepción de la especie recién mencionada, el apoyo total (suma de pesos de Akaike) para los modelos a la escala de 1000 m varió entre 0,47 para *S. atriceps* y 0,98 para *R. sulphuratus*. La prueba estadística de Chi-cuadrado de razón de verosimilitudes, como una prueba del ajuste general del modelo, no fue significativa para la mayoría de las especies a las escalas de 200 y 500 m (apéndice 3).

2.3.2 Comparación de los efectos: cantidad de bosque vs. fragmentación, perímetro total y proporción de bosque primario del paisaje

El segundo conjunto de datos se analizó específicamente para evaluar la relación de las variables de paisaje con la presencia de las especies. El número de modelos en los conjuntos de confianza para las distintas especies varió entre 3 y 17, y el promedio fue de $7,7 \pm 2,9$ modelos (Cuadro 2.4). Los modelos que contuvieron al área, la fragmentación y su interacción, fueron los más apoyados, acumulando en promedio el 52% del soporte (i.e., suma de los pesos de Akaike) siendo además el modelo con estas tres variables predictoras el más apoyado (Cuadro 2.5). Adicionalmente, los modelos que contuvieron el área y la fragmentación (con o sin interacción) acumularon el 73%. Los modelos que sólo tuvieron al área como variable predictora recibieron poco soporte, siendo éste el más importante sólo para una especie (*Patagioenias nigrirostris*, Cuadro 2.4). Aquellos que contuvieron al área y alguna combinación del perímetro total y proporción de bosque primario acumularon en promedio el 13%. Por último, los modelos que no contuvieron al área tuvieron muy poco soporte medio, el 8%.

Cuadro 2.3: Resultados de tres modelos con mayores pesos de Akaike con el primer conjunto de datos (submuestras temporales). MODELO-indica parámetros en el modelo (Area-cobertura proporcional; Cohr-coherencia; Int-interacción). LR-Prueba de razón de verosimilitudes; HL-Prueba de Hosmer y Lemeshow.

Especie	MODELO ^a	Escala	LR (valor p)	HL (valor p)	AICc	w _i
<i>P. nigrirostris</i>	Área - Frag	1000	0,01	0,75	95,96	0,34
	Área - Frag - Int	1000	0,02	0,15	96,76	0,23
	Área	1000	0,02	0,52	97,80	0,13
<i>T. melanocephalus</i>	Área	1000	0,15	0,29	152,11	0,21
	Área - Frag + Int	1000	0,13	0,06	152,80	0,15
	Frag	500	0,41	0,12	153,52	0,10
<i>M. momota</i>	Área	1000	<0,0001	0,16	112,40	0,56
	Área - Frag	1000	<0,0001	0,95	113,66	0,30
	Área - Frag - Int	1000	<0,0001	0,90	115,59	0,11
<i>R. sulphuratus</i>	Área + Frag + Int	1000	<0,0001	0,36	106,63	0,67
	Área + Frag	1000	<0,0001	0,45	108,54	0,26
	Área	1000	<0,0001	0,06	111,56	0,06
<i>X. flavigaster</i>	Área - Frag	1000	0,006	0,46	126,93	0,32
	Área	1000	0,01	0,40	127,08	0,30
	Área - Frag + Int	1000	0,05	0,82	128,56	0,14
<i>H. decurtatus</i>	Área	1000	<0,0001	0,87	88,02	0,55
	Área - Frag	1000	<0,0001	0,30	89,37	0,28
	Área - Frag - Int	1000	0,0002	0,87	90,99	0,12

Cuadro 2.3 (cont.)

<i>T. maculipectus</i>	Área	1000	0,0002	0,27	140,00	0,30
	Área + Frag - Int	500	0,0004	0,20	140,44	0,24
	Área - Frag	1000	0,0006	0,45	141,32	0,15
<i>D. magnolia</i>	Área	200	0,12	0,47	148,78	0,27
	Área	500	0,37	0,57	150,45	0,12
	Frag	1000	0,45	0,62	150,66	0,10
<i>S. atriceps</i>	Área - Frag - Int	1000	0,03	0,58	154,19	0,28
	Área	500	0,06	0,76	155,36	0,15
	Área	1000	0,08	0,28	155,94	0,11
<i>P. montezuma</i>	Área	1000	0,002	0,46	147,61	0,44
	Área + Frag	1000	0,001	0,31	148,42	0,29
	Área + Frag + Int	1000	0,004	0,48	149,97	0,13

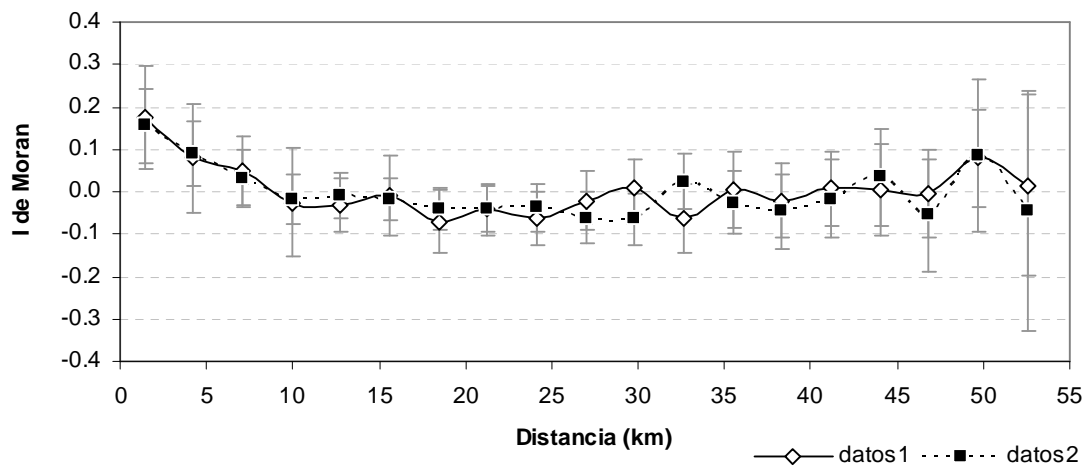


Figura 2.3: Autocorrelación espacial en los residuos de los modelos, utilizando la *I* de Moran (con ± 1 D.E.). Se muestran los valores promedio para los modelos construidos con los dos conjuntos de datos (submuestras temporales-datos1; submuestras espaciales datos2).

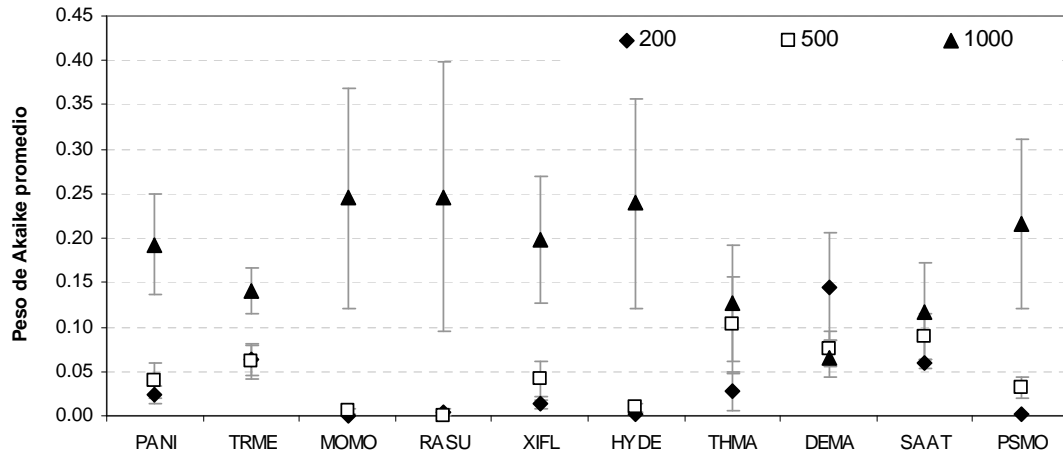


Figura 2.4: Pesos de Akaike medios por escala (± 1 E.E.). Los valores fueron calculados promediando los pesos de Akaike para todos los modelos de la escala. Las abreviaciones de las especies son las primeras dos letras del género y epíteto específico (nombres completos en cuadro 2.1).

Cuadro 2.4: Conjuntos de confianza de modelos para cada especie. El signo indica la relación entre la presencia de la especie y la variable de paisaje. Área- Cobertura; Frag- fragmentación; Peri- perímetro; Ppri- Proporción de bosque primario.

Patagioenias nigrirostris

#	Modelo	AICc	w_i
1	Área	88,86	0,27
2	Área + Ppri	90,21	0,14
3	Área - Peri	90,31	0,13
4	Área + Frag - Área*Frag	90,69	0,11
5	Área + Frag	90,94	0,09
6	Área + Ppri - Peri	91,97	0,06
7	Área + Frag - Área*Frag - Peri	92,16	0,05
8	Área + Frag + Ppri	92,34	0,05
9	Área + Frag - Área*Frag + Ppri	92,40	0,05
10	Área + Frag - Peri	92,40	0,05
11	Área + Frag - Área*Frag + Ppri - Peri	94,13	0,02

Trogon melanocephalus

#	Modelo	AICc	w_i
1	-Área - Frag + Área*Frag - Peri	147,15	0,61
2	-Área - Frag + Área*Frag - Ppri - Peri	148,62	0,29
3	-Área - Frag + Área*Frag	151,49	0,07

Cuadro 2.4 (cont.)

Momotus momota

#	Modelo	AICc	w_i
1	Área - Frag + Área*Frag	111,75	0,17
2	Área - Frag + Área*Frag + Peri	111,83	0,16
3	Área + Peri	111,92	0,15
4	Área	112,03	0,14
5	Área - Frag + Área*Frag - Ppri	113,41	0,07
6	Área - Ppri	113,69	0,06
7	Área - Frag + Área*Frag - Ppri + Peri	113,81	0,06
#	Modelo	AICc	w_i
8	Área - Ppri + Peri	113,90	0,06
9	Área - Frag + Peri	114,02	0,05
10	Área + Frag	114,13	0,05

Ramphastos sulphuratus

#	Modelo	AICc	w_i
1	Área - Frag	124,79	0,24
2	Área	125,37	0,18
3	Área - Frag + Peri	125,96	0,13
4	Área - Frag - Área*Frag	126,79	0,09
5	Área + Peri	126,81	0,09
6	Área - Frag - Ppri	126,85	0,08
7	Área - Ppri	127,37	0,07
8	Área - Frag - Área*Frag + Peri	127,98	0,05
9	Área - Frag + Área*Frag - Ppri	128,87	0,03

Xiphorhynchus flavigaster

#	Modelo	AICc	w_i
1	Área - Frag + Ppri	84,70	0,35
#	Modelo	AICc	w_i
2	Área - Frag	85,76	0,20
3	Área - Frag - Área*Frag + Ppri	86,87	0,12
4	Área - Frag - Área*Frag	87,85	0,07
5	Área - Frag + Peri	87,90	0,07
6	Área + Ppri	87,96	0,07
7	Área - Frag - Área*Frag + Ppri + Peri	89,01	0,04
8	Área	90,02	0,02
9	Área - Frag + Área*Frag + Peri	90,04	0,02

(Cuadro 2.4 cont.)

Hylophilus decurtatus

#	Modelo	AICc	w_i
1	Área - Frag - Peri	102,37	0,26
2	Área - Frag - Área*Frag - Peri	102,67	0,23
3	Área - Frag	104,20	0,11
4	Área - Frag - Área*Frag + Ppri - Peri	104,34	0,10
5	Área - Frag - Área*Frag	104,53	0,09
6	Área - Frag + Ppri	104,89	0,07
7	Área - Frag - Área*Frag + Ppri	105,60	0,05
8	Área - Peri	105,78	0,05

Thryothorus maculipectus

#	Modelo	AICc	w_i
1	Área - Frag + Área*Frag	135,55	0,47
2	Área - Frag + Área*Frag - Ppri	136,90	0,24
3	Área - Frag + Área*Frag + Peri	137,35	0,19
4	Área - Frag + Área*Frag - Ppri + Peri	138,93	0,09

Dendroica magnolia

#	Modelo	AICc	w_i
1	-Ppri	165,84	0,15
2	Frag - Ppri	166,43	0,11
3	Área - Ppri	166,92	0,09
4	Área	167,07	0,08
5	-Frag	167,11	0,08
6	Área - Frag - Ppri	167,78	0,06
7	-Ppri + Peri	167,90	0,05
8	Área - Frag + Área*Frag	168,07	0,05
9	Peri	168,10	0,05
10	Área - Frag	168,10	0,05
11	Área - Frag + Área*Frag - Ppri	168,12	0,05
12	-Frag - Ppri + Peri	168,46	0,04
13	-Frag + Peri	168,77	0,03
14	Área + Peri	168,92	0,03
15	Área - Ppri + Peri	169,03	0,03
16	Área - Frag + Peri	169,84	0,02
17	Área - Frag + Área*Frag + Peri	169,98	0,02

Saltator atriceps

#	Modelo	AICc	w_i
1	-Área + Frag + Área*Frag - Ppri	163,12	0,23
2	-Área + Frag + Área*Frag	164,09	0,14
3	-Área + Frag + Área*Frag - Ppri + Peri	164,98	0,09

(Cuadro 2.4 cont.)

Saltator atriceps

#	Modelo	AICc	w_i
4	-Ppri	165,15	0,08
5	-Área + Frag + Área*Frag + Peri	165,42	0,07
6	-Área - Ppri	165,60	0,07
7	Frag - Ppri	166,42	0,04
8	-Ppri + Peri	166,57	0,04
9	-Área - Ppri + Peri	167,05	0,03
10	-Área + Frag + Ppri	167,15	0,03
11	Peri	167,24	0,03
12	-Área	167,53	0,03
13	Frag	167,67	0,02
14	Frag - Ppri + Peri	168,01	0,02
#	Modelo	AICc	w_i
15	-Área + Peri	168,13	0,02

Psarocolius montezuma

#	Modelo	AICc	w_i
1	Área - Frag + Área*Frag	136,23	0,45
2	Área - Frag + Área*Frag - Ppri	137,57	0,23
3	Área - Frag + Área*Frag - Peri	137,84	0,20
4	Área - Frag + Área*Frag - Ppri - Peri	138,77	0,13

Los efectos promediados para todas las especies de las variables del paisaje se muestran en el Cuadro 2.6. Todas las especies respondieron de manera positiva a la proporción de la cobertura boscosa, y la mayoría de las especies (7 de 10) respondieron negativamente a la fragmentación de hábitat (Cuadro 2.4, Fig. 2.5). En términos absolutos, el efecto de la fragmentación fue importante para *X. flavigaster*, *H. decurtatus*, *T. maculipectus* y en menor grado para *T. melanocephalus*, *R. sulphuratus* y *S. atriceps*, y el efecto de la interacción fue importante para *T. melanocephalus*, *T. maculipectus*, y *P. montezuma*, y en menor grado, para *M. momota* y *S. atriceps* (Fig. 2.5).

Con respecto a la cobertura, la magnitud del efecto de la fragmentación fue relativamente grande en todas las especies excepto en *P. nigrirostris* y *M. momota*, y los efectos de la interacción con respecto a la cobertura fueron importantes y relativamente grandes en todas las especies excepto *R. sulphuratus* y *X. flavigaster* (Cuadro 2.7). El efecto del perímetro del bosque fue importante en términos absolutos en tres especies, *T. melanocephalus*, *M. momota* y *H. decurtatus*, y fue negativo o cercano a 0 en todas excepto en *M. momota*, la cual fue favorecida por un aumento del perímetro (Fig. 2.5). La variable de menor importancia fue la proporción de bosque primario, y en términos absolutos fue relativamente importante sólo para *X. flavigaster*, y en menor grado, para *D. magnolia* (Fig. 2.5). Sin embargo, y con respecto a la cobertura, tanto la proporción de bosque como el perímetro fueron tan importantes como la cobertura para 4 especies. En estas especies, el efecto de la cobertura fue lógicamente de poca magnitud (Fig. 2.5).

Cuadro 2.5: Valores medios de los pesos de Akaike (w_i), como medida del apoyo a cada uno de los 18 tipos de modelo ajustados. Area- Cobertura; Frag- fragmentación; Peri- perímetro; Ppri- Proporción de bosque primario.

Modelo	Media	±	D.E.
Área + Frag + Área*Frag	0,17	±	0,09
Área + Frag + Área*Frag + Peri	0,16	±	0,09
Área + Frag + Área*Frag + Ppri	0,11	±	0,16
Área + Frag + Área*Frag + Peri + Ppri	0,08	±	0,18
Área + Frag	0,08	±	0,08
Área	0,07	±	0,09
Área + Frag + Ppri	0,07	±	0,08
Área + Frag + Peri	0,06	±	0,10
Cuadro 2.5 (cont.)			
Modelo	Media	±	D.E.
Área + Ppri	0,05	±	0,06
Área + Peri	0,05	±	0,05
Área + Ppri + Peri	0,03	±	0,02
Ppri	0,02	±	0,03
Frag + Ppri	0,02	±	0,01
Frag	0,01	±	0,01
Peri+ Ppri	0,01	±	0,04
Peri	0,01	±	0,02
Frag + Peri + Ppri	0,01	±	0,02
Frag + Peri	0,00	±	0,05

Cuadro 2.6: Efecto promedio de las variables del paisaje sobre las especies estudiadas.

VARIABLE	PROMEDIO	DESVEST
Cobertura	3.37	± 3.26
Fragmentación	-1.35	± 1.26
Interacción	2.23	± 3.43
Proporción de bosque primario	-0.18	± 0.88
Perímetro	-0.56	± 1.79

Cuadro 2.7: Razón de coeficientes estandarizados. Los valores indican cuántas veces más grande fue el coeficiente de cobertura con respecto a la variable de configuración o composición, para cada especie.

ESPECIE	FRAGMENTACIÓN	INTERACCIÓN	PROP. PRIMARIO	PERÍMETRO
<i>Patagioenias nigrirostris</i>	13,37	3,19	6,65	6,79
<i>Trogon melanocephalus</i>	1,03	0,49	2,09	0,75
<i>Momotus momota</i>	7,07	2,74	8,86	3,63
<i>Ramphastos sulphuratus</i>	3,10	12,04	15,48	5,26
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	2,44	27,80	3,03	54,50
<i>Hylophilus decurtatus</i>	2,66	3,88	5,74	6,04
<i>Thryothorus maculipectus</i>	1,26	1,17	4,10	6,35
<i>Dendroica magnolia</i>	0,88	0,76	0,68	2,43
<i>Saltator atriceps</i>	1,77	0,43	0,59	1,63
<i>Psarocolius montezuma</i>	1,00	0,37	1,43	1,67
PROMEDIO (± 1 D.E.)	3,46 \pm 3,94	5,29 \pm 8,65	4,87 \pm 4,61	8,91 \pm 16,17

2.4 DISCUSIÓN

La adopción del concepto de múltiples hipótesis de trabajo (Chamberlin 1965, Anderson et al. 2001, Burnham y Anderson 2001, Betts et al. 2006b), y el marco TIKL permitió el contraste simultáneo de las hipótesis de muestra al azar, composición del paisaje, y fragmentación lineal y no lineal del paisaje, *sensu* Betts et al. (2006b). Este marco permitió contrastar los modelos con variables correspondientes a diferentes escalas. Los resultados indican que las respuestas de las aves a la pérdida y fragmentación de bosque tropical se relacionaron mucho más con la escala de los 1000 m que con las dos escalas menores. Consecuentemente, la mayor parte de la evidencia de este estudio no apoya la hipótesis de la muestra al azar. Dicha hipótesis predice que, por razones estadísticas, las especies comunes son las únicas que se encuentran en pequeñas islas de hábitat, mientras que las especies más raras sólo ocurren en fragmentos de mayor tamaño (Andrén 1994a). En consecuencia, si no hay un efecto de la modificación del hábitat a escalas mayores que el tamaño del territorio, entonces todas las especies que tienen un territorio que corresponde al tamaño medio de fragmentos en un paisaje deberían estar presentes en él, sin importar la cantidad o grado de fragmentación a mayores escalas. En este sentido, una respuesta casi generalizada a la escala que, para la mayoría de las especies, es aproximadamente 20 veces más grande que el tamaño promedio de sus territorios (12,6 ha es el área que corresponde al radio de 200 m y 314 ha al radio de 1000 m) provee evidencia de una mayor relación de las especies con la modificación del paisaje a escalas mayores que la del territorio. Dos excepciones son el segundo modelo con mayor soporte para *T. maculipectus* y *S. atriceps*, el modelo de área a la escala de 500 m, que correspondió aproximadamente a la escala del radio territorial (Cuadro 2.1). Sin embargo, estas especies respondieron más a la escala de los 1000 m (Cuadro 2.3). De mayor importancia es que la ocupación de un sitio particular por una especie requiere mayor área de bosque tropical a escalas más grandes que el tamaño del territorio, posiblemente para dispersarse y ocupar el sitio. Este resultado por lo tanto tiene implicancias importantes para la conservación: la

persistencia de las especies en los paisajes modificados probablemente sea mediada por factores extraterritoriales, como la dispersión (Rolstadt 1991, Wiens et al. 1993, Sutherland et al. 2000, Norris y Stutchbury 2001, D'Eon et al. 2002, Bowman 2003). Otros estudios han encontrado respuestas a la modificación de hábitat a escalas mayores que aquella del territorio en Norteamérica (Drapeau et al. 2000, Lichstein et al. 2002, Betts et al. 2006a) y en Australia (Westphal et al. 2003). Estos resultados también concuerdan con las teorías metapoblacionales (Hanski 1998) y de fuente-sumidero (Pulliam 1988): la persistencia metapoblacional o en hábitat sumidero es directamente dependiente de los movimientos extraterritoriales, específicamente en la habilidad dispersiva de las especies (Opdam 1991).

Los resultados también muestran que la proporción de cobertura boscosa generalmente está más asociada con la presencia de las aves que la fragmentación del paisaje, un resultado que acuerda con estudios previos (McGarigal y McComb 1995, Westphal et al. 2003, Fahrig 2003). Sin embargo, también hay evidencia fuerte de una respuesta de las especies a la fragmentación. Esta variable fue una predictora importante en la mayoría de los modelos más apoyados: de 30 modelos con pesos de Akaike mayores al 10%, 20 contuvieron variables asociadas a la fragmentación (Cuadro 2.4). De acuerdo a este criterio, todos los modelos con mayor apoyo tuvieron algún término asociado a la fragmentación para *X. flavigaster*, *H. decurtatus* y *P. montezuma*. Estos resultados también aportan evidencia a favor de la hipótesis de los efectos no lineales de la fragmentación: las especies son afectadas por la fragmentación, pero estos

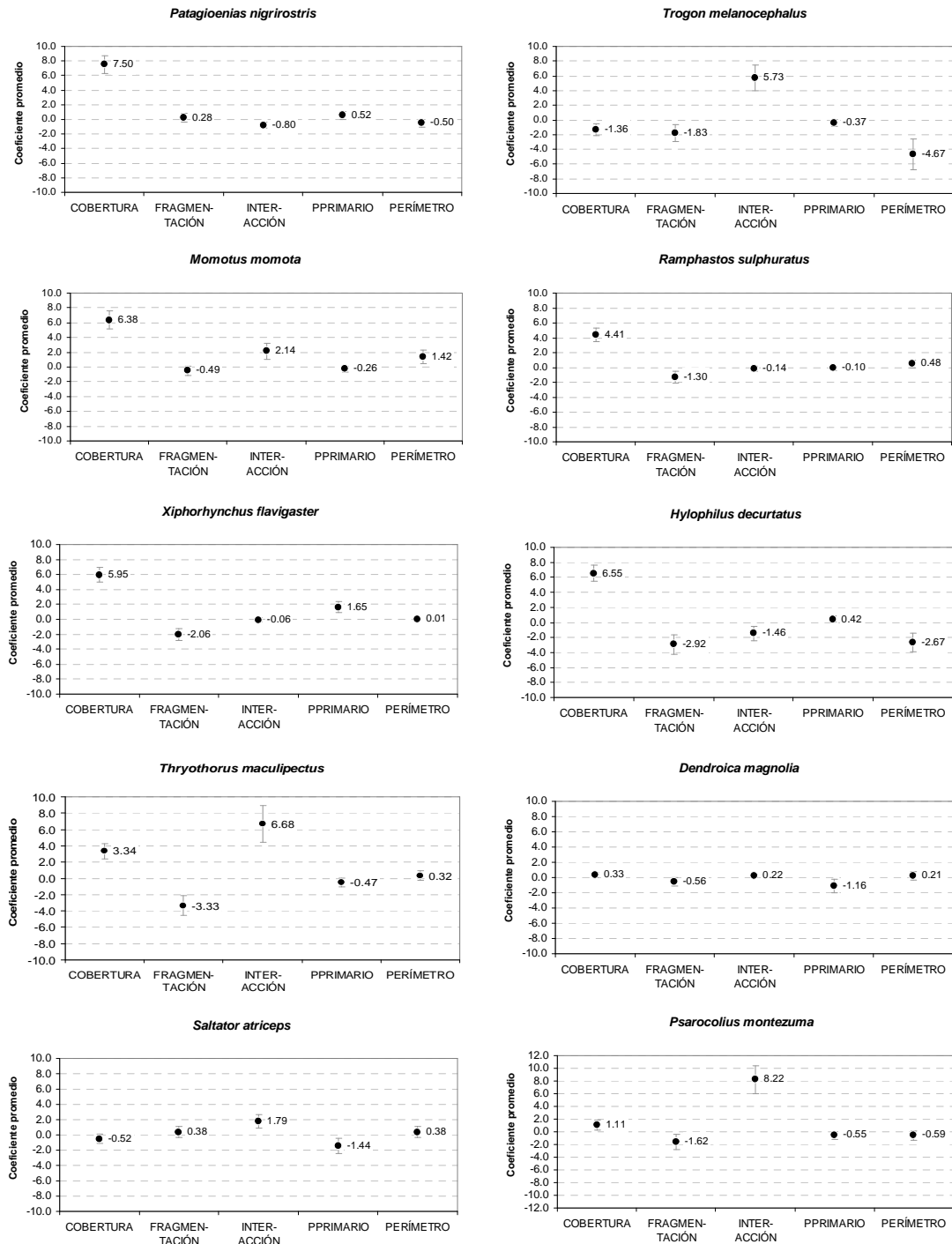


Figura 2.5: Coeficientes promedio (ponderados por el peso de Akaike) de las variables predictoras de los modelos.

efectos son mayores a menores niveles de cobertura. Esta conclusión tiene fuerte soporte en 2 de 10 especies, *T. melanocephalus* y *P. montezuma*, para las cuáles el modelo con el mayor peso de Akaike correspondió a la hipótesis recién mencionada (el modelo con el término de interacción), y soporte moderado para otras 5 especies (uno de los modelos más apoyados según el criterio del soporte mínimo del 10% contiene el término de interacción). Este resultado también concuerda con varias investigaciones teóricas, que han predicho efectos no lineales de la fragmentación (Andrén 1994b, Fahrig 1998, With y King 1999, Wiegand et al. 2005). Tomando conjuntamente los

modelos que apoyan las hipótesis de los efectos lineales y no lineales de la fragmentación, ésta tiene un efecto estadístico relativamente alto, en comparación con el área, en la determinación de la presencia de las especies (Fig. 2.5, Cuadros 7 y 8).

La evidencia en contra o a favor de la hipótesis de los efectos no lineales de la fragmentación, tal como indican Betts et al. (2006b), es todavía escasa. Más comunes son los resultados mixtos con respecto a la importancia de la fragmentación en determinar la presencia de especies, en oposición a la importancia del área sola (McGarigal y McComb 1995, Trczinski et al. 1999, Villard et al. 1999, Westphal et al. 2003, Betts et al. 2006b). Algunos investigadores e investigadoras encuentran una importancia mucho mayor del área de bosque en determinar dicha presencia (Fahrig 2002, 2003). Por el contrario, este estudio concuerda con Betts et al. (2006b) en que los efectos de la fragmentación son menos importantes que los de la cobertura, aunque desempeñan un rol mucho más importante que en los estudios de latitudes boreales.

El resultado anterior se apoya por medio de una comparación entre éste y otros estudios (Trczinski et al. 1999, Villard et al. 1999, Westphal et al. 2003, Betts et al. 2006a), con respecto al número de especies cuya presencia se relacionó con modelos que sólo contuvieron la proporción de cobertura como variable predictora, a la cobertura y alguna variable de configuración, sólo la configuración, o ninguna de ellas (Fig. 2.6). Los resultados mostraron que, en comparación con los 3 estudios realizados en Norteamérica, la proporción de especies que respondieron al área y configuración fue mayor en el presente estudio, pero mucho menor con respecto al estudio realizado en Australia (Westphal et al. 2003). Por lo tanto, aporta evidencia a la sospecha de que los resultados obtenidos mayormente en latitudes boreales no deben generalizarse a las especies de regiones tropicales o australes (Stratford y Robinson 2005). Cabe recalcar también el bajo número de estudios realizados en la temática, que limita una comparación cuantitativa de los estudios y por lo tanto la capacidad de inferencia y generalización.

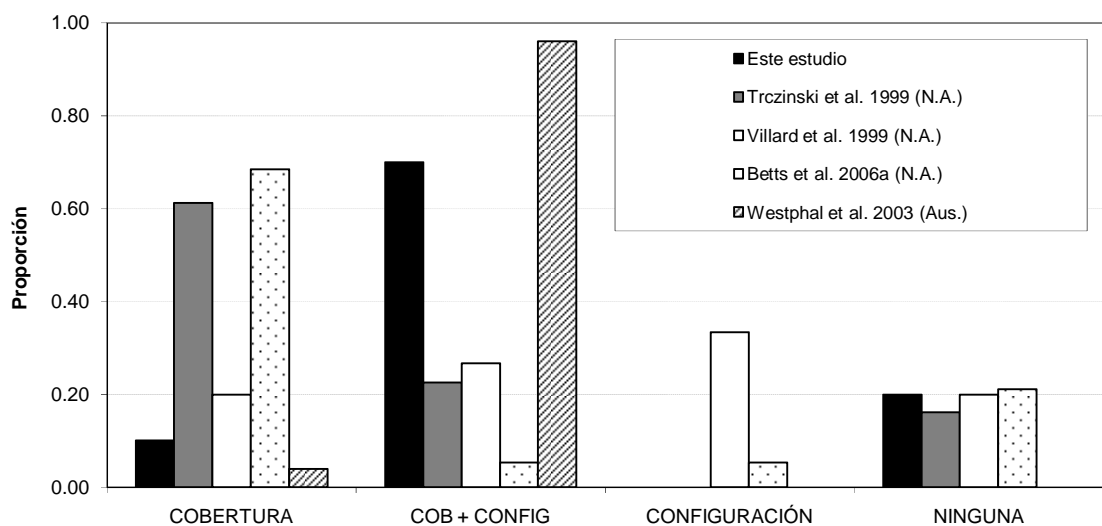


Figura 2.6: Proporción de especies cuyos modelos de mejor ajuste sólo contuvieron variables asociadas a la cobertura, la cobertura y la configuración (COB + CONFIG), sólo la configuración, o que no respondieron a ninguna, en el presente estudio, en tres estudios de Norteamérica (N.A.) y uno de Australia (Aus.).

Los efectos de la proporción de bosque primario y el perímetro de bosque fueron las variables que menos afectaron la presencia de las especies estudiadas (Cuadro 2.6, Fig.

2.5). Sin embargo, hubo algunas especies que fueron afectadas por alguna o ambas de estas variables, pero fue una respuesta más bien idiosincrática. Se destaca por ejemplo la respuesta negativa de *T. melanocephalus* a aumentos en el perímetro, lo cual fue inesperado, dado que es una especie típica de paisajes muy modificados y prácticamente no respondió a la cobertura de bosque (Fig. 2.5), y *D. magnolia* que respondió también de forma negativa a aumentos en la proporción de bosque primario (Cuadro 2.4). La única respuesta esperable de acuerdo a las hipótesis planteadas para los aumentos en el perímetro, fue la de *H. decurtatus*, una especie típica del dosel de bosque primario que respondió negativamente a aumentos en la cantidad de perímetro. Su respuesta también fue la esperada a la proporción de bosque primario (aunque en mucha menor magnitud que a cambios en el perímetro): respondió positivamente a aumentos en esta variable. Sin embargo, y a pesar de ser éste el perfil de respuesta esperado a la modificación del paisaje en la mayoría de las especies, los únicos resultados generalizables fueron aquellos asociados a cambios de la cobertura, la fragmentación y la interacción entre ambas. Las especies estudiadas no están absolutamente restringidas a bosque (Cuadro 2.1), y por ende probablemente no sean tan vulnerables a los cambios en el perímetro y proporción de bosque primario.

El Chipe de Magnolia (*D. magnolia*), una especie migratoria, fue una excepción clara en su respuesta tanto a la cobertura como a la fragmentación, y la escala de su respuesta. Las aves migratorias suelen tener requerimientos de hábitat más generales que las residentes, durante la migración y en sus terrenos invernales (Saab y Petit 1992, Robbins et al. 1992), por lo que probablemente pueda adaptarse a cambios en el ambiente en sus sitios de invernada. También es muy probable que muchos de los individuos que fueron detectados en el estudio estuvieran migrando en vez de estar en su territorio invernal, período en el cual sus requerimientos son aún más generales. Por último, *D. magnolia* no es un ave de interior de bosque en sus terrenos reproductivos, sino más bien es un especialista de borde (Bent 1953).

2.5 CONCLUSIONES

La respuesta de las aves a la pérdida y fragmentación de hábitat boscoso fue mucho mayor a la escala de los 1000 m que a las escalas de los 200 y 500 m. Por lo tanto, concluyo que la persistencia de estas especies en paisajes fragmentados probablemente dependa en buena medida de factores que operan más allá de la escala del territorio. Con respecto a la importancia relativa de la cobertura y la fragmentación en determinar la presencia de las especies, el área en general estuvo más asociada que la fragmentación a la presencia de las aves, un resultado que concuerda con aquellos de estudios previos. Sin embargo, hay también evidencia fuerte de una relación de las especies a la fragmentación. De mayor importancia es el hecho de que encontré evidencia de un efecto estadístico no lineal de la fragmentación en la presencia de las especies: su presencia está estadísticamente relacionada con la fragmentación, pero dicha relación es mucho más fuerte a niveles bajos de cobertura. Estos hallazgos concuerdan con varias investigaciones teóricas, que han predicho efectos no lineales de la fragmentación. Asimismo, los efectos de la fragmentación fueron más comunes en las especies estudiadas que para las aves de Norteamérica.

Los efectos de la proporción de bosque primario y el perímetro de bosque fueron las variables que menos asociadas estuvieron con la presencia de las especies estudiadas, en comparación con los efectos de la cobertura y la fragmentación. Las especies estudiadas no están absolutamente restringidas a bosque y probablemente no sean tan vulnerables a los cambios en el perímetro y la proporción de bosque primario.

CAPITULO 3:
RELACIÓN ENTRE LA MODIFICACIÓN DE HÁBITAT A
ESCALA DE PAISAJE Y LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD
DE AVES DE BOSQUE TROPICAL EN GUATEMALA

3.1 INTRODUCCION

La composición y configuración de los elementos de un paisaje pueden afectar la distribución y abundancia de los organismos (Forman y Godron 1986, Turner 1989, Turner et al. 2001, Turner 2005, Lindemayer y Fischer 2006). En particular, la eliminación y fragmentación de hábitat nativo pueden afectar negativamente a la diversidad de especies especialistas de hábitat, posiblemente causando la disrupción de procesos biológicos claves como la dispersión y la adquisición de recursos (Saunders et al. 1991, Harrison y Bruna 1999, Lindenmayer y Fischer 2006). La importancia relativa de la composición (cantidad de distintos tipos de cobertura vegetal) y la configuración (disposición espacial) de los remanentes de hábitat con respecto a sus efectos sobre las comunidades bióticas que persisten en paisajes modificados constituye una de las áreas fundamentales de investigación en la biología de la conservación (McGarigal y Cushman 2002, Fahrig 2003, Betts et al. 2006b).

Actualmente existe un amplio *corpus* de investigaciones acerca de las influencias del ambiente a escala de fragmento sobre la estructura de las comunidades bióticas, con base en la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967). Sin embargo, las interacciones entre individuos de una especie o entre especies no sólo ocurren dentro de un fragmento particular, sino que pueden ocurrir en una red de comunidades locales que habitan fragmentos discretos de hábitat, y son afectadas por los patrones de colonización y extinción a una escala mayor que aquellas interacciones a escala local. Algunas evidencias provenientes de las dinámicas metapoblacionales (Hanski 1998, Hanski y Ovaskainen 2000) de fuente-sumidero (Pulliam 1988, Pulliam y Danielson 1991) y efectos de masa (Schmid y Wilson 1985, Kunin 1998, Kattan y Franco 2004) sugieren que el contexto paisajístico de un fragmento puede determinar en buena medida la diversidad de organismos que residen en él (Cushman y McGarigal 2003). Estas dinámicas que involucran interacciones entre comunidades locales a escalas mayores y están relacionadas con el concepto de metacomunidad (Leibold et al. 2004), definida como un conjunto de comunidades locales que están conectadas por la dispersión de múltiples especies que potencialmente interactúan, donde cada comunidad actúa como una fuente de inmigrantes para otras comunidades en la región (Wilson 1992, Mouquet y Loreau 2002, Leibold et al. 2004).

En la actualidad, hay una acumulación creciente de estudios sobre los efectos de la pérdida y fragmentación de hábitat a escala de paisaje sobre las comunidades de aves en zonas templadas (ver referencias en Bennett et al. 2006). Sin embargo, y a pesar de que la fragmentación es un fenómeno que ocurre fundamentalmente a escala de paisaje (McGarigal y Cushman 2002, Fahrig 2003), pocos son los estudios que se han realizado en las regiones tropicales en esta temática y a la escala de paisaje: los estudios en los bosques tropicales acerca de los efectos de la fragmentación sobre las aves han sido principalmente a escala de fragmento (ver Fig. 2.2, inciso 1.2, “Justificación del estudio”).

El objetivo de este capítulo es describir la relación entre el grado de modificación del paisaje y la comunidad de aves del bosque tropical de la región Caribeña de Guatemala. Evalué dichos efectos en tres variables frecuentemente utilizadas para describir una comunidad biótica: el número (riqueza), la abundancia y la composición de especies. No estudié el conjunto total de especies, sino aquellas que dependen del bosque tropical: las especies dependientes del interior o del borde de bosque tropical. Se ha demostrado en ecosistemas templados y tropicales que esta clasificación es útil para estudiar las relaciones entre la modificación de hábitat a escala de fragmento y las poblaciones animales (Bender et al. 1998, Franklin et al. 2002, Martínez-Morales

2005b, Bennett et al. 2006, Metzger et al. 2009). La asignación a estos dos grupos se hizo de acuerdo a la clasificación de Stotz et al. (1996) (ver inciso 1.5, pág. 23, “Aspectos metodológicos del trabajo de tesis”). Las hipótesis de estudio se resumen en la figura 3.2 y se describen a continuación.

La primera hipótesis se relaciona con la cobertura de bosque tropical: la extensión del hábitat afecta a las especies principalmente por sus efectos sobre el tamaño poblacional. A medida que la cantidad de bosque disminuye, el tamaño poblacional disminuirá, y aquellas especies con mayores requerimientos de área serán las más afectadas. Por lo tanto, la predicción asociada a esta hipótesis es que el número de especies disminuirá a medida que el área de bosque tropical disminuya, por la extirpación gradual de las especies con mayores necesidades de área. Para las especies con dependencia del interior de bosque, esperé una relación lineal positiva con la cantidad de área. Para las especies dependientes del borde de bosque, esperé una respuesta lineal en coberturas bajas y medias, pero a niveles altos de cobertura, esperé una disminución del número de especies, por una disminución de la cantidad de perímetro (dependiente de la cobertura de bosque): a niveles muy altos de cobertura, disminuye la cantidad de borde de bosque (relación curvilínea con un nivel máximo del número de especies a niveles intermedios).

Con respecto a la fragmentación, y de acuerdo a las teorías de metapoblaciones y metacomunidades, se espera una reducción en las tasas de colonización y un aumento de las tasas de extinción locales de las especies hábitat-dependientes, debido a una mayor subdivisión y aislamiento de los fragmentos de hábitat (Hanski 1998, Leibold et al. 2004). Por lo tanto, se predicen efectos negativos de la fragmentación sobre la riqueza de especies de interior. En el caso de las especies de borde, dado que están adaptadas a condiciones de perturbación (Harris y Pimm 2004) y poseen una mayor amplitud de hábitat (Stotz et al. 1996, Rotenberg 2007, Cerezo et al. 2009), se esperan menores efectos de la fragmentación sobre éstas. En estudios en regiones templadas, los efectos de la fragmentación de hábitat son mucho menores que aquellos de la reducción del hábitat, y por lo tanto extendiendo esta hipótesis al sistema estudiado. Finalmente, los efectos de la fragmentación pueden ser independientes o dependientes de la cobertura (Trzcinski et al. 1999, Flather y Bevers 2002, Fahrig 2003, Betts et al. 2006b, Cerezo et al. 2010): en el caso de ser independientes, los efectos de la fragmentación resultarán en declinaciones poblacionales adicionales a aquellas que ocurren como resultado de la pérdida de hábitat. De ser dependientes, se espera que dichos efectos sean multiplicativos (no lineales) y se evidencien por una interacción estadística entre la configuración y la cobertura del hábitat (Betts et al. 2006b).

El aumento del perímetro total y la disminución de la proporción del bosque primario implican una reducción de la cantidad de hábitat para las especies de interior de bosque. En paisajes con mayor perímetro, se especula que aumentan las tasas de depredación o invasión de competidores agresivos, y la cantidad efectiva de hábitat puede disminuir a raíz de los efectos físicos de los bordes (Saunders et al. 1991, Harrison y Bruna 1999, Laurance et al. 2002). Sin embargo, para las especies de borde un aumento en el perímetro lógicamente genera una mayor cantidad de hábitat. Por lo tanto, esperé efectos contrarios dados por los cambios en el perímetro total de los fragmentos de bosque para ambos grupos de especies. Por último, no espero ninguna relación entre la proporción de bosque primario y la riqueza y abundancia de especies de borde (Fig. 3.1).

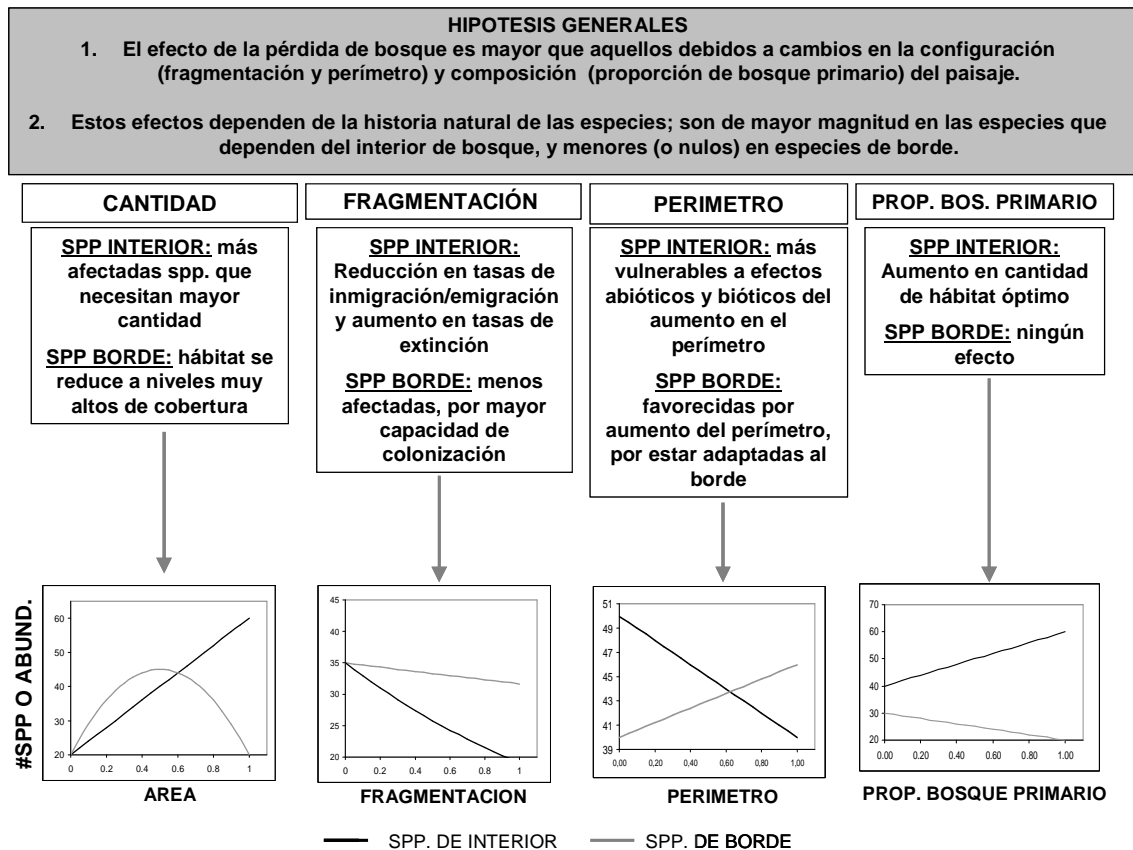


Figura 3.1: Modelo conceptual de los efectos de la modificación del paisaje sobre la riqueza o abundancia de las especies de interior o de borde de bosque tropical. Ver introducción para una descripción detallada.

3.2 MATERIALES Y METODOS

3.2.1 Área de estudio, diseño experimental y evaluación de las comunidades de aves

Estos tres aspectos del estudio están descritos en el capítulo 1 (“Materiales y métodos generales”, pág. 25, incisos 1.6.1, 1.6.3 y 1.6.4). De acuerdo a los resultados del capítulo 1, la escala de paisaje (definida como el área circular en la que fueron medidas las variables explicativas de los modelos) a la que respondieron la mayoría de las especies fue la de 1 km de radio. Para los paisajes de 1 km de radio, correspondientes a un área de 314 ha de superficie, conté con 123 paisajes con 3 puntos como submuestras espaciales. Todos los análisis de este capítulo (y subsecuentes capítulos) fueron conducidos con este conjunto de datos.

3.2.2 Análisis estadístico

Los estudios que involucran conteos de especies o individuos deben tomar en cuenta que las distintas especies no tienen la misma probabilidad de detección, y que en un muestreo particular, es posible que no todas las especies o individuos sean detectados (Colwell y Coddington 1994, Boulinier et al. 1998b, Royle y Nichols 2003). Utilizando los tres puntos por paisaje de 1 km. de radio, estimé la riqueza de especies por medio del estimador Jackknife 1, el cual supone heterogeneidad en las probabilidades de detección entre especies (Burnham y Overton 1979, Boulinier et al. 1998a, b, Cam et al.

2002, Walther y Moore 2005). Asimismo, es posible que el número de individuos de cada especie sea subestimado, y por lo tanto debe incorporarse la probabilidad de detección en la estimación del número de individuos (Farnsworth et al. 2002, McCallum 2005), definida como la proporción esperada de individuos que se encuentran en el sitio que serán detectados (Royle y Nichols 2003). Por medio de los métodos desarrollados por Royle y Nichols (2003), estimé la probabilidad de detección para grupos de especies que, según 4 ornitólogos expertos en las aves de la región, poseían la misma detectabilidad (i.e., la misma probabilidad de que un individuo de alguna de las especies del grupo fuese detectado, dado que estuviese presente). Sospeché que la probabilidad de detección sería una función de la cantidad de bosque en el paisaje, porque en los paisajes con menor cobertura boscosa, la distancia de los puntos en las carreteras a los fragmentos boscosos era mayor, y por ende la probabilidad de detección sería menor en éstos. Por lo tanto, calculé la probabilidad de detección para cada grupo de especies en tres intervalos de cobertura de bosque: 0-35%, 35-65%, < 65%. Por último, ajusté los conteos originales de cada especie, de acuerdo a la cobertura de bosque en cada sitio, utilizando la siguiente relación matemática:

$$\hat{N} = \frac{C}{\hat{p}}$$

donde \hat{N} es el número estimado de individuos, C es el conteo de individuos observado y \hat{p} es la probabilidad de detectar un individuo estando éste presente en el sitio de estudio (McCallum 2005).

Para investigar la relación entre la riqueza y abundancia de las aves y la cantidad, composición y configuración de los fragmentos boscosos en los paisajes estudiados, utilicé los modelos lineales generalizados (MLG; Nelder y Wedderburn 1972, Guisan et al. 2002). La cantidad de bosque se expresó como la cobertura proporcional de bosque nativo del total del área circular de 1 km de radio, las de configuración fueron el grado de subdivisión (que varió entre 0 y 1) y el perímetro total (en metros), y la de composición, la proporción de bosque primario del total de bosque nativo. Todas las variables fueron estandarizadas para variar entre 0 y 1, para poder comparar directamente la magnitud de los coeficientes de los modelos. Para la riqueza de especies, utilicé la regresión Poisson, la cual es un tipo especial de MLG para una variable dependiente con distribución discreta y altamente asimétrica, como es el caso de la mayoría de conteos (Vincent y Haworth 1983, Allison 1999). Para modelar la abundancia de las aves, utilicé la regresión múltiple ordinaria por mínimos cuadrados. Apliqué una transformación $\log_{10}(X + 0.1)$ a los datos de abundancia para cumplir con las suposiciones del modelo, específicamente la de distribución normal y homogénea de los residuos.

Detecté y minimicé los problemas asociados a la multicolinealidad de acuerdo a los procedimientos descritos en el capítulo 1 (Pág. 29). Una vez construidos los modelos, utilicé el criterio de Información de Akaike de segundo orden (AICc, recomendado cuando $n/K < 40$, donde n es el tamaño de muestra y K es el número de parámetros estimados) y los pesos de Akaike (w_i) para escoger los modelos de mejor ajuste del conjunto de modelos candidatos (Anderson et al., 2000; Burnham y Anderson, 1998, 2001). Para comparar los efectos relativos del área y la configuración, utilicé la inferencia multi-modelo, o “modelos promediados” (Burnham y Anderson, 1998, 2001). Para cada grupo de especies (de interior y de borde), obtuve coeficientes promedio de los modelos ponderados por el peso de Akaike. Estos promedios fueron obtenidos a partir del “conjunto de confianza” de los modelos, que es aquel para el cual la suma de peso de Akaike es $\geq 0,95$ (Burnham y Anderson, 1998, 2001).

La riqueza específica puede ser insensible a la identidad de las especies de un ensamble, porque si una especie es reemplazada por otra (a lo largo de un gradiente

ambiental), el valor de riqueza no cambia. Puede pasar lo mismo con el número de individuos (el denominado “efecto de compensación”, donde individuos de una especie son reemplazados por individuos de otra, pero el número de individuos no es modificado sustancialmente o es igual; Jiang 2007, González y Loreau 2009), pero en ambos casos, claramente hay una diferencia en la organización comunitaria (Worthen 1996, Jaksic y Marone 2006). Para evaluar los efectos de la estructura del paisaje sobre la composición de especies, utilicé el análisis de correspondencia canónica (ACC, Ter Braak 1986). El ACC es una técnica de ordenación que relaciona un conjunto de especies directamente con un conjunto de variables ambientales, detectando los patrones de variación en la composición de especies que pueden ser mejor explicados por las variables ambientales (Ter Braak 1986). Analíticamente, la técnica es una combinación del análisis de correspondencia, utilizando el algoritmo de promedios recíprocos, y el análisis de regresión múltiple (McCune et al. 2002), y produce una serie de estadísticos que cuantifican la relación entre la estructura de la comunidad de especies y las variables ambientales. El porcentaje de variancia de la matriz de especies \times paisajes que está representada por cada eje (calculada como el cociente entre el autovalor del eje y la inercia), variación que es restringida por las variables de paisaje (cantidad y fragmentación de bosque y su interacción, borde total y proporción de bosque primario). La correlación “especies-ambiente” es aquella entre los valores de los sitios en los ejes de ordenación derivados sólo de los datos de las especies (i.e., variación no restringida por las variables del paisaje) y los valores de los sitios que son combinaciones lineales de las variables de paisaje (i.e., variación restringida). En otras palabras, esta correlación es la proporción de la variación representada por el eje que está asociada a alguna combinación de las variables del paisaje. Los coeficientes canónicos definen a los ejes de ordenación como combinaciones lineales de las variables ambientales y son los coeficientes de la regresión lineal múltiple, y las correlaciones “dentro del conjunto” o “intra-set” son los coeficientes de correlación entre los valores de las variables ambientales y los ejes de ordenación de los paisajes evaluados (Ter Braak 1986).

Dado que el CCA toma en cuenta la identidad de las especies, no conduje análisis separados para especies de interior o de borde como en los modelos lineales generalizados. En este análisis, incluí todas las especies que detecté, incluso aquellas que no son dependientes de bosque tropical (pero sí de por lo menos un tipo de hábitat boscoso), a las cuales denominé especies de “no bosque” (ver cuadro 3.2c).

3.3 RESULTADOS

En general, la riqueza y abundancia de especies aumentó con la cantidad de bosque, pero esta respuesta fue distinta para las especies de interior y de borde (Fig. 3.2). Para las especies de interior, la riqueza y abundancia aumentó de forma lineal con la cobertura (Fig. 3.2a y c), mientras que la riqueza y abundancia de las especies de borde alcanzó sus valores máximos a coberturas intermedias (Fig. 3.2b y d). Para las de borde, ambas variables tuvieron valores similares en los extremos de cobertura, particularmente para la riqueza de especies: en coberturas menores al 20% del paisaje, los valores promedio (± 1 D.E.) de especies e individuos de borde fueron $11,9 \pm 4,7$ y $31,45 \pm 11,2$, respectivamente, y en paisajes con más del 80% de cobertura, $8,6 \pm 6,0$ y $16,4 \pm 12,7$.

Dado que para coberturas de bosque mayores o iguales al 60% ya no se observaron sitios con valores medios ni altos de fragmentación (Fig. 3.4), para la construcción de los modelos sólo se utilizaron aquellos sitios para los cuales la cobertura de bosque fue igual o menor al 60%. Estos sitios representaron toda la amplitud de variación del

índice de subdivisión (0 a 1) para todos los valores de cobertura. El número de modelos en los conjuntos de confianza para la riqueza de especies fue de 3 y 13 para las especies de interior y de borde, respectivamente (Cuadro 3.1a y b), y para la abundancia, ambos grupos de especies tuvieron el mismo número de modelos en el conjunto de confianza (9 modelos, Cuadro 3.1c y d).

Con respecto a la riqueza de especies de interior (Cuadro 3.1a), todos los modelos incluyeron variables de cantidad de bosque y al menos una variable adicional, y para la riqueza de especies de borde, todos excepto dos fueron modelos combinados, el modelo que sólo tuvieron como variables predictoras a la cantidad de bosque (#7) o grado de fragmentación (#10) (cuadro 3.1b). Sin embargo, estos tuvieron muy poco apoyo, de acuerdo a los pesos de Akaike ($w_i = 0,05$ para el modelo de área y $0,03$ para el modelo de fragmentación). Con respecto a la abundancia de especies de interior, el mejor modelo fue el que sólo tenía al área de bosque como variable predictora, y el resto (8 de 9) del conjunto de confianza fueron modelos combinados, pero el peso de Akaike del modelo de área fue aproximadamente igual al segundo modelo más apoyado ($w_i = 0,19$ para ambos modelos), que contenía la fragmentación y el área de bosque como variables predictoras (Cuadro 3.1c). Para la abundancia de especies de borde, el modelo con el perímetro de bosque como única variable predictora fue el mejor modelo ($w_i = 0,36$), seguido por el modelo combinado de perímetro y área ($w_i = 0,16$). En términos generales, los modelos asociados a la riqueza de especies fueron menos complejos, es decir que en promedio tuvieron menos variables predictoras, que los modelos asociados a la abundancia (media = $2,9 \pm 1,2$ D.E. vs. $3,5 \pm 1,0$, respectivamente). Por otro lado, los modelos asociados a las especies de interior fueron más complejos que aquellos asociados a las de borde ($3,8 \pm 1,0$ vs. $3,0 \pm 0,9$, respectivamente).

En los sitios que tuvieron menos del 60% de cobertura, la relación entre la cobertura de bosque y la riqueza y abundancia de especies de ambos grupos fue positiva y lineal (Fig. 3.3). Adicionalmente, la cobertura tuvo efectos de mayor magnitud en la riqueza y abundancia de especies de interior (Figs. 3.4 y 3.5). Al comparar el promedio (ponderado por los pesos de Akaike) de los coeficientes de área entre las especies de interior y borde, éste fue 6,7 veces mayor para las de interior, para la riqueza de especies (Fig. 3.6a y b, $\beta_{\text{área.spp. interior}} / \beta_{\text{área.spp. borde}} = 2,42 / 0,36 = 6,7$), y para la abundancia, el coeficiente de área de las especies de borde fue prácticamente nulo ($-0,03$, comparado con el de especies de interior, $1,25$; Fig. 3.6c y d).

La riqueza de especies para ambos grupos y la abundancia de especies de interior disminuyó a medida que aumentó la fragmentación (Figs. 3.4a y b, 3.5a, ver también el coeficiente negativo de la fragmentación, Fig. 3.6). El efecto estimado de la fragmentación sobre las especies de interior fue 2,17 veces mayor que el de especies de borde para la riqueza ($\beta_{\text{frag.spp. interior}} / \beta_{\text{frag.spp. borde}} = -0,51 / -0,19 = 2,17$, Fig. 3.6a y b), y aprox. 15 veces mayor para la abundancia (Fig. 3.6c y d).

Con respecto a la interacción (i.e., efecto de la fragmentación dependiente del área), el coeficiente para la riqueza de especies de interior fue 1,21 veces mayor que el de especies de borde, y para la abundancia, 10 veces mayor. El efecto de la interacción fue especialmente evidente en las especies de interior, donde los niveles máximos de diversidad y abundancia se alcanzaron en paisajes con baja fragmentación y alta cobertura (Figs. 3.4a y 3.5a). Al igual que la cobertura de bosque, los efectos de la fragmentación fueron prácticamente nulos en la abundancia de especies de borde, y prácticamente no varió entre niveles de cobertura y fragmentación (Fig. 3.5b).

Cuadro 3.1: Conjuntos de confianza de modelos para la riqueza (a y b) y abundancia (c y d) para las especies de interior (col. izq.) y borde de bosque tropical (col. der.). A*F- interacción entre área y fragmentación; Peri-perímetro; Pprim.-proporción de bosque primario del total de bosque nativo.

RIQUEZA DE ESPECIES

Especies de interior

a			
#	MODELO	AICc	w_i
1	Area - Frag + A*F - Peri	284,0	0,46
2	Area - Frag - Peri	285,0	0,27
3	Area - Frag + A*F - Peri + Pprim	285,4	0,23

Especies de Borde

b			
#	MODELO	AICc	w_i
1	Area - Frag + Area*Frag	131,4	0,20
2	Area - Frag + Area*Frag - Ppri	131,8	0,16
3	Area - Frag - Ppri	132,9	0,09
4	Area - Frag	132,9	0,09
5	Area - Frag + Area*Frag + Peri	133,0	0,09
6	Area - Frag + Area*Frag + Peri - Ppri	133,2	0,08
7	Area	134,1	0,05
8	Area - Ppri	134,4	0,04
9	Frag - Ppri	134,6	0,04
10	Frag	135,0	0,03
11	Area - Frag + Peri	135,0	0,03
12	Area + Peri	136,2	0,02
13	Area - Ppri + Peri	136,3	0,02

ABUNDANCIA

Especies de interior

c			
#	MODELO	AICc	w_i
1	Area	96,1	0,19
2	Area - Frag	96,2	0,19
3	Area - Frag + Area*Frag	96,7	0,15
4	Area - Frag - Ppri	97,7	0,09
5	Area - Ppri	97,8	0,08
6	Area - Peri	98,3	0,07
7	Area - Frag + Peri	98,3	0,06
8	Area - Frag + Area*Frag - Ppri	98,4	0,06
9	Area - Frag + Area*Frag + Peri	98,9	0,05

Especies de Borde

d			
#	MODELO	AICc	w_i
1	Peri	-57,1	0,36
2	-Area + Peri	-55,5	0,16
3	Frag + Peri	-55,1	0,13
4	Peri + Ppri	-55,0	0,12
5	-Area + frag + Peri	-53,3	0,05
6	-Area + Ppri + Peri	-53,3	0,05
7	Frag + Peri + Ppri	-52,9	0,04
8	-Area + Frag + Area*Frag + Peri	-51,4	0,02
9	-Area	-50,4	0,01

El efecto estadístico del perímetro fue relativamente grande sobre la riqueza de especies de interior, y particularmente evidente en paisajes con alta cobertura (Fig. 3.4c). La riqueza aumentó con la disminución del perímetro de bosque (i.e., coeficiente negativo de perímetro, Fig. 3.6a). El coeficiente de cobertura fue 3,2 veces mayor que el del perímetro, evidenciando efectos mayores del perímetro que de la fragmentación sobre este grupo de especies (Fig. 3.6a, $\beta_{\text{área}} / \beta_{\text{perímetro}} = 2,42 / |-0,76|$; compárese también los valores estimados de los coeficientes de la fragmentación y del borde). En contraste, el efecto del perímetro sobre la riqueza de especies de borde fue nulo ($\beta_{\text{perímetro}} = 0,00$, Fig. 3.6b). El efecto de la proporción de bosque primario fue prácticamente nulo tanto para la riqueza de especies como para la abundancia de ambos grupos (Fig. 3.6). A pesar de que se registraron aumentos en la abundancia de ambos

grupos en paisajes con alta cobertura y alta proporción de bosque primario (Fig. 3.5e y f), estos no fueron estadísticamente importantes.

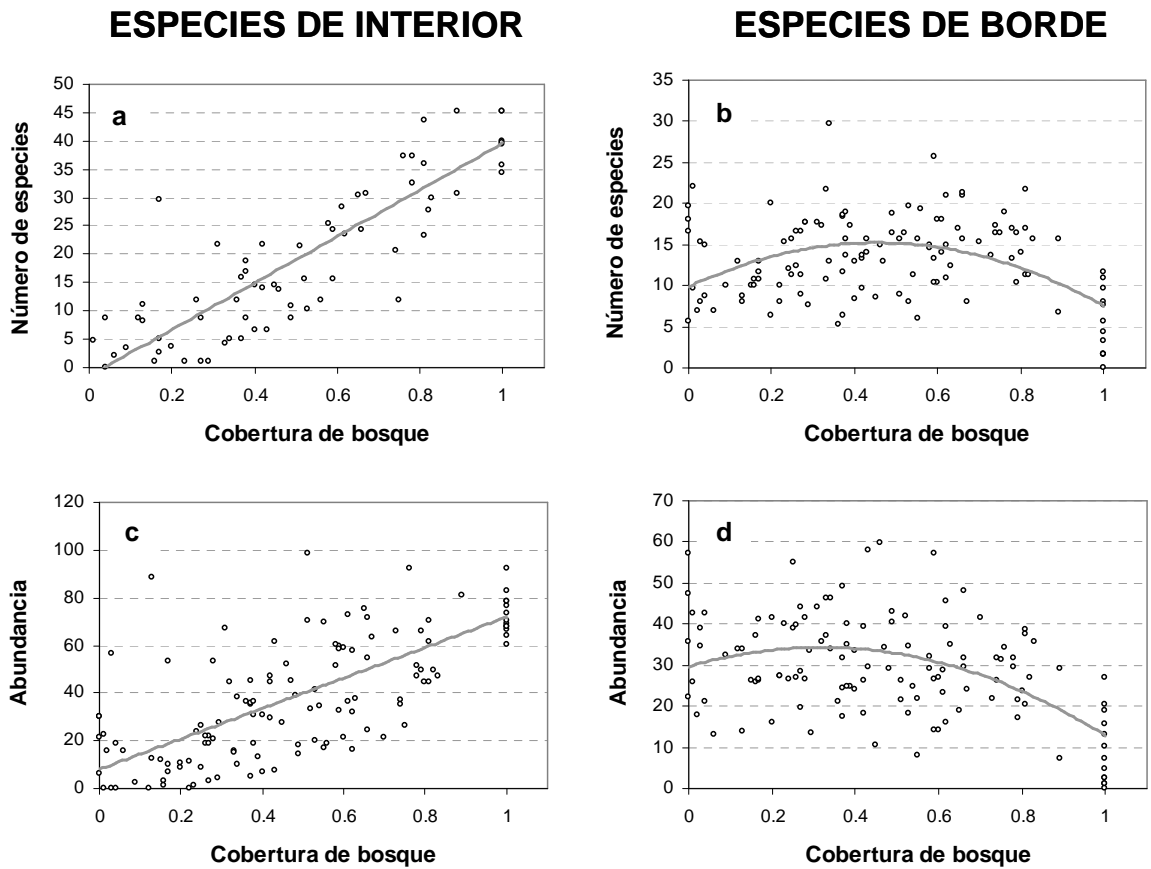


Figura 3.2: Relación entre la riqueza y abundancia de especies de interior y de borde, y la proporción de cobertura de bosque nativo.

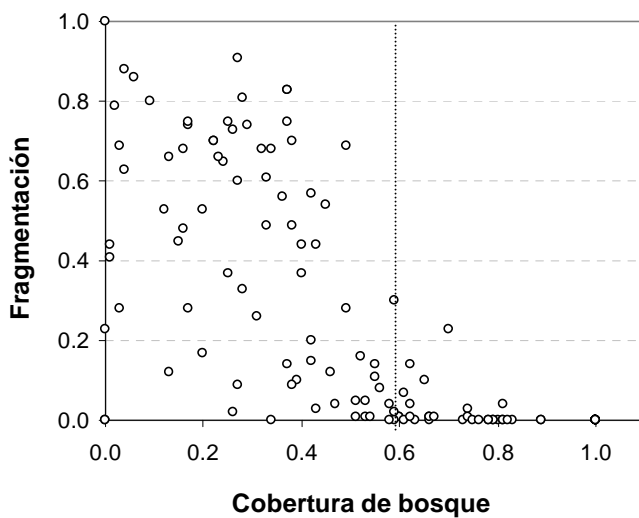


Figura 3.3: Relación entre la cobertura y fragmentación de bosque nativo en el área de estudio. Los sitios con ≥ 0.6 de cobertura tuvieron muy bajo nivel de fragmentación. Para los modelos estadísticos, se utilizaron los sitios con ≤ 0.6 de cobertura de bosque (sitios a la izquierda de la línea punteada).

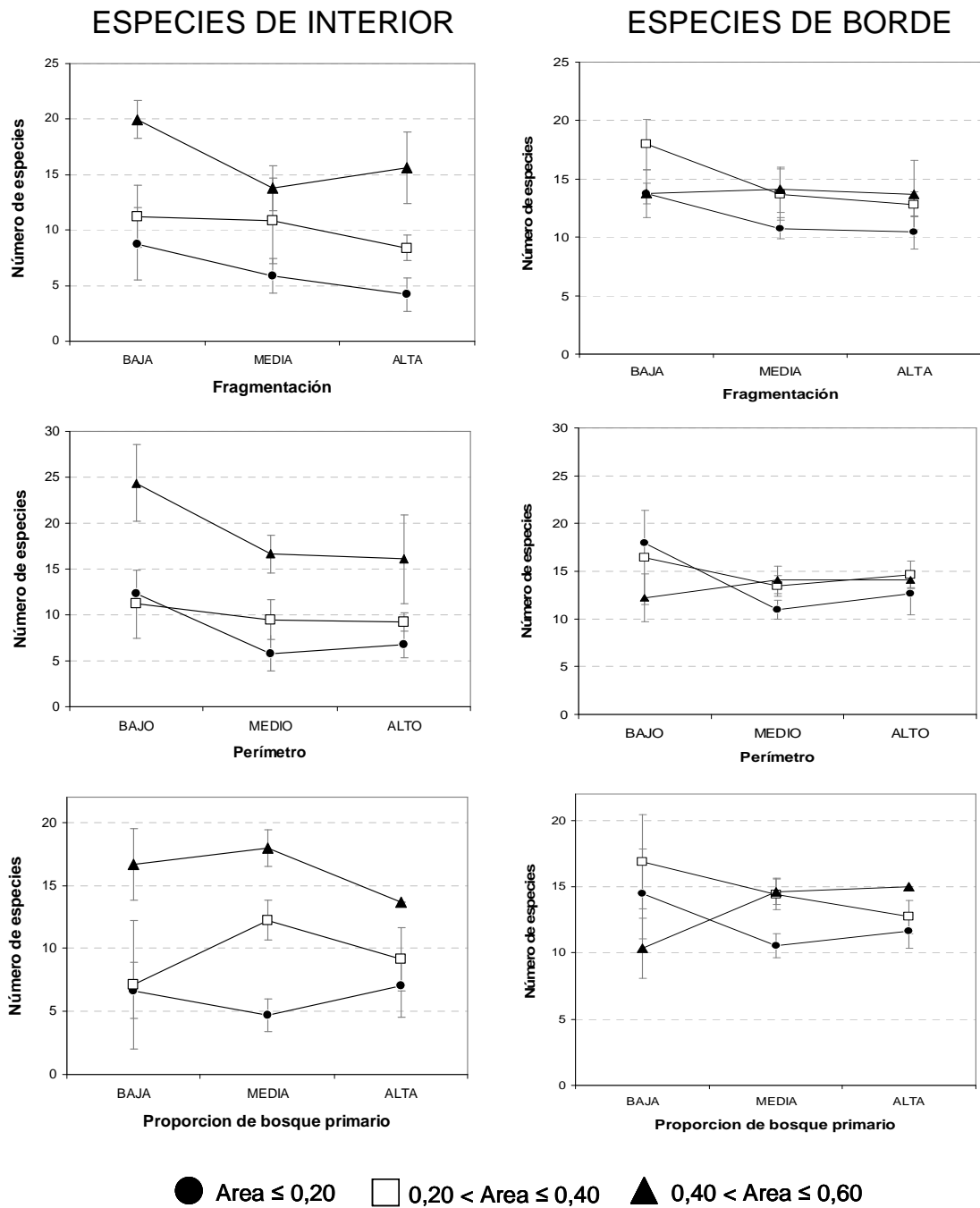


Figura 3.4: Relación entre el número de especies de interior (col. izq.) y borde (col. der.) y la fragmentación (a y b), perímetro (c y d) y proporción de bosque primario (e y f), en tres niveles de cobertura del paisaje.

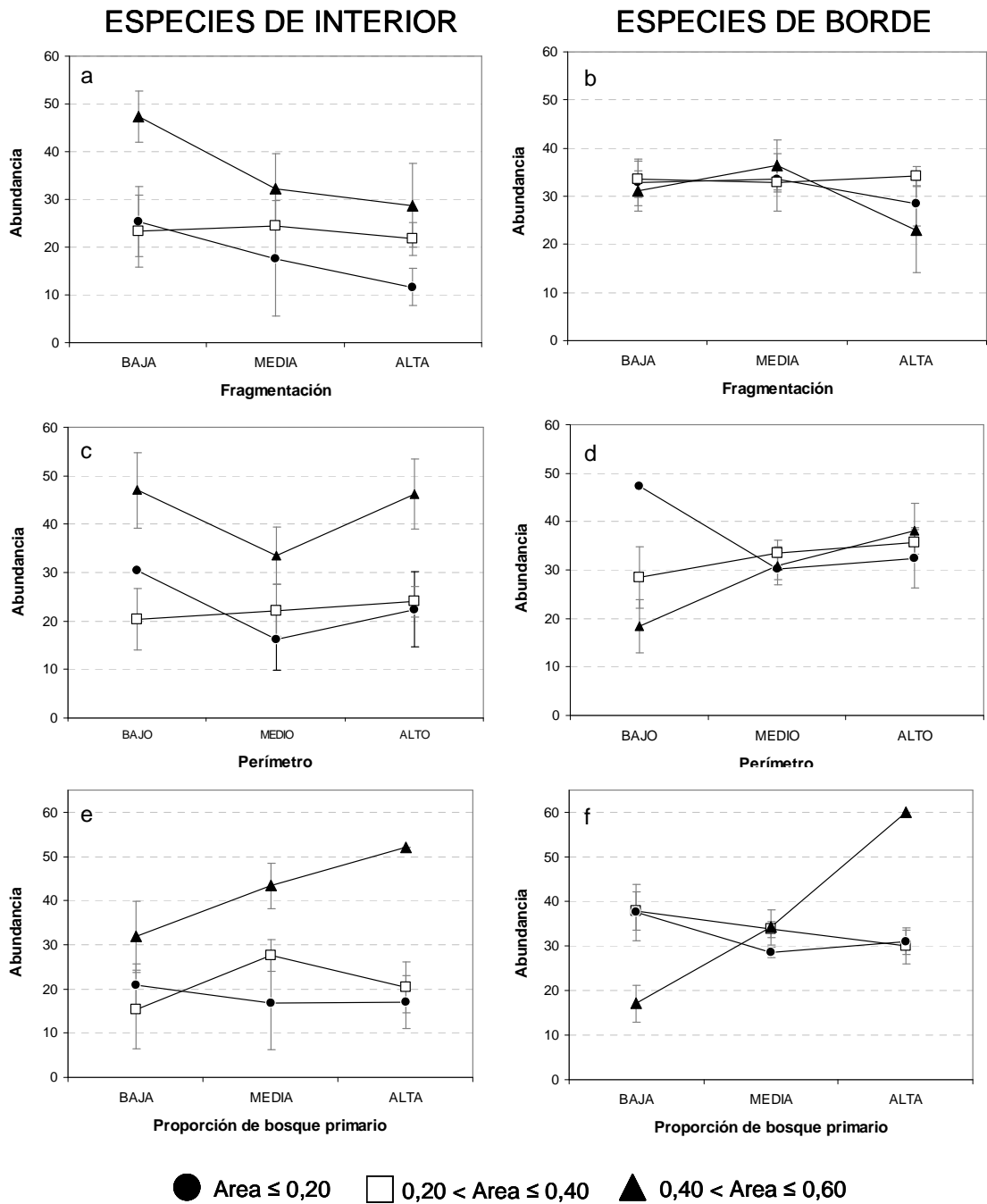


Figura 3.5: Relación entre la abundancia de especies de interior (col. izq.) y borde (col. der.) y la fragmentación (a y b), perímetro (c y d) y proporción de bosque primario (e y f), en tres niveles de cobertura del paisaje.

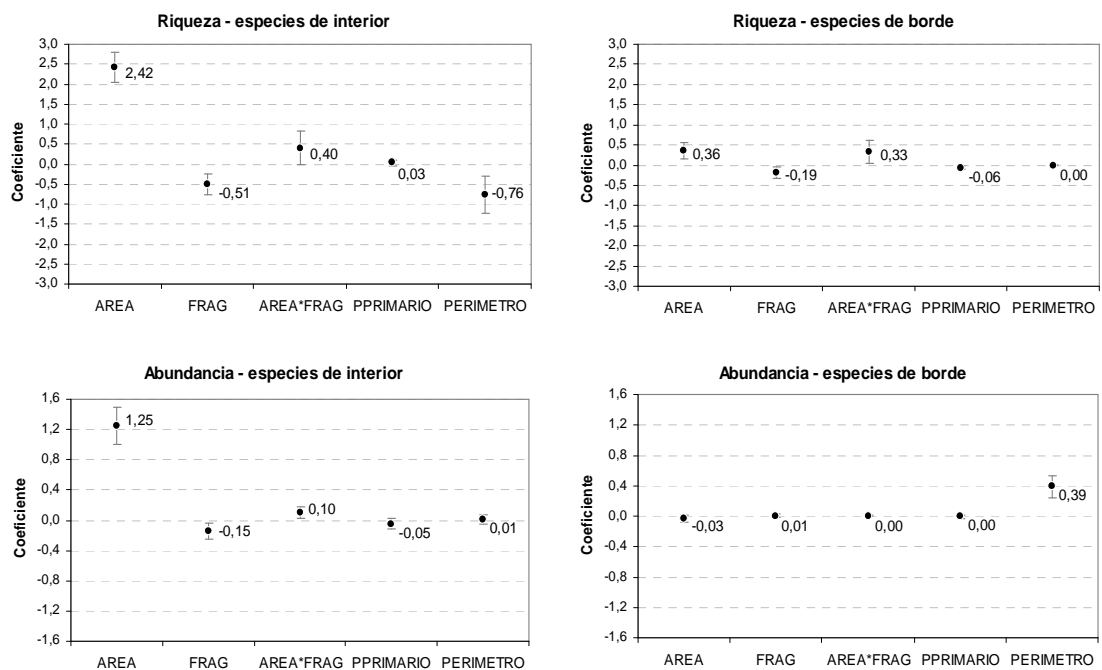


Figura 3.6: Coeficientes promedio (ponderados por los pesos de Akaike) de los modelos que relacionan la riqueza (a y b) y abundancia (c y d) de las especies de interior y borde. La abscisa indica las variables de cantidad (AREA), composición (PPRIMARIO) y configuración (FRAG-fragmentación y PERIMETRO) de bosque tropical en los paisajes, y la interacción entre la cantidad y grado de fragmentación (AREA*FRAG) en los modelos.

Con respecto a la relación entre la estructura del paisaje y la composición de especies, el análisis de correspondencia canónica sólo explicó un 7,7% de la variancia total (“inercia”) en la matriz de sitios \times especies (Cuadro 3.2a). A pesar del bajo porcentaje de variabilidad explicada, las correlaciones “especies-ambiente” fueron altas para los tres ejes ($r \geq 0,76$; Cuadro 3.2a), indicando que la estructura del paisaje se relacionó con una alta proporción de esta variación.

El primer eje estuvo principalmente relacionado con la cobertura de bosque ($r = -0,96$; Cuadro 3.2b, Fig. 3.7a). El eje 2 estuvo relacionado principalmente con la fragmentación independiente del área ($r = 0,69$; Cuadro 3.2b, Fig. 3.7b) y en menor grado, el perímetro ($r = 0,50$; Cuadro 3.2b, Fig. 3.7c). El tercer eje se relacionó con la fragmentación dependiente del área (i.e., término de interacción, $r = -0,75$; Cuadro 3.2b, Fig. 3.7d), y en menor grado, la proporción de bosque primario ($r = 0,59$; Cuadro 3.2b, Fig. 3.7e). Este último mostró un contraste entre comunidades de aves en sitios con baja fragmentación dependiente del área y alta proporción de bosque primario y comunidades de aves en sitios con alta fragmentación dependiente del área y baja proporción de bosque primario.

Cuadro 3.2: Resultados del análisis de correspondencia canónica. La variancia total en la matriz de especies (inercia) fue de 6,5. Los estadísticos mostrados están descritos en el texto (inciso 3.2.2, págs. 84 y 85). El cuadro 3.2c muestra a qué variables de paisaje están asociados los ejes y el tipo de asociación (positiva o negativa), y el valor promedio (± 1 d.e.) de los tres grupos de especies (interior, borde y “no bosque”) en los ejes.

a

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Autovalor	0,24	0,13	0,13
% de variancia explicada	3,60	2,00	2,00
% de variancia explicada acumulada	3,60	5,70	7,70
Correlación Especies-Ambiente (Pearson)	0,85	0,80	0,76

Coefficientes canónicos (estandarizados) y correlaciones intraset

B

Variable	Coefficientes			Correlaciones		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Cobertura	-0,49	0,12	0,02	-0,96	0,01	-0,25
Fragmentación	0,04	0,30	0,01	0,39	0,69	-0,27
Proporción de bosque primario	-0,04	-0,01	0,24	0,11	-0,36	0,59
Perímetro	0,01	0,18	-0,03	0,02	0,50	-0,27
Área*fragmentación	0,12	-0,22	-0,30	0,03	-0,31	-0,75

C	INTERIOR	BORDE	NO	
			BOSQUE	TODAS
EJE 1 (-AREA)	-0,87 \pm 1,51	-0,14 \pm 0,99	0,20 \pm 1,27	-0,34 \pm 1,38
EJE 2 (FRAGMENTACIÓN, PERÍMETRO)	-0,90 \pm 1,62	-0,36 \pm 1,36	-0,19 \pm 1,40	-0,54 \pm 1,51
EJE 3 (PROP. PRIMARIO, -AREA*FRAG)	0,28 \pm 1,51	-0,50 \pm 1,11	0,25 \pm 1,74	0,06 \pm 1,52

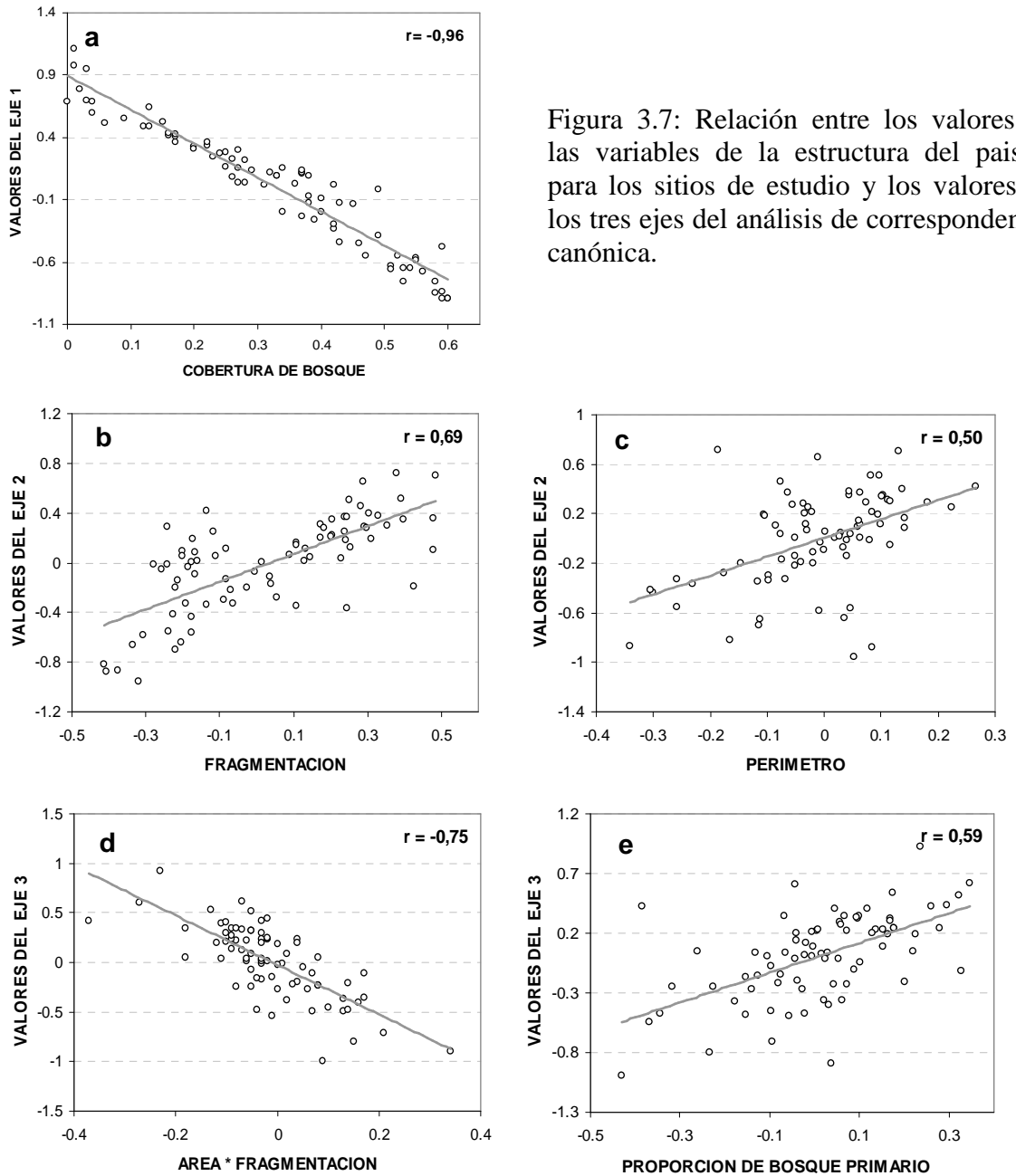


Figura 3.7: Relación entre los valores de las variables de la estructura del paisaje para los sitios de estudio y los valores en los tres ejes del análisis de correspondencia canónica.

3.4 DISCUSIÓN

El uso indiscriminado de la riqueza o abundancia de especies como medida del grado de integridad de un ensamble o su estado de conservación, sin distinción de las especies de acuerdo a su historia de vida, asigna la misma importancia a cada especie en el análisis, sea ésta común o rara, generalista o especialista. Por lo tanto, un incremento en la riqueza de especies no es necesariamente consistente con los objetivos de conservación, especialmente si las especies generalistas reemplazan a las raras o especializadas en mosaicos heterogéneos pero con mayor grado de modificación (Bennett et al. 2006). La simple distinción entre especies de “interior” y de “borde” confirmó que efectivamente las especies de estos dos grupos no responden a la modificación de la misma manera, y tal como se intuye de las adaptaciones que pueden estar asociadas a las especies en cada grupo, las especies denominadas de interior

tuvieron mayores respuestas a la modificación de lo que se considera su hábitat primario. En resumen, y tal como se discute a continuación, hacer una mayor distinción entre las especies, más allá de estudiar el ensamble de “especies dependientes de bosque”, brinda resultados más informativos, útiles y consecuentes con lo que se esperaría de acuerdo a la teoría ecológica.

Un gran número de estudios empíricos han confirmado que la diversidad y abundancia de aves dependientes de un hábitat particular aumenta con la cobertura de dicho hábitat (Boulinier et al. 1998a, b, 2001, Pino et al. 2000, Radford et al. 2005, para Olff y Ritchie 2002, Codesido et al. 2008). Este estudio en bosque tropical aporta evidencia a favor de la hipótesis de que los paisajes con mayor cobertura de bosque (o “hábitat”) sustentan un mayor número de especies (dependientes de dicho hábitat), dado que es más probable que las especies ocurran con los tamaños poblacionales suficientes para persistir (Turner 1996, Bennett et al. 2006). Además, la respuesta de la riqueza de especies de borde a la cantidad de bosque fue mucho menor que en las de interior, y la respuesta de la abundancia de especies de borde a la cantidad de bosque fue prácticamente nula. Suponiendo que las especies de borde están adaptadas a condiciones de hábitat más variables (espacial y temporalmente) asociadas con el perímetro del bosque y poseen una mayor amplitud de hábitat (el número medio de hábitats utilizados por las especies de borde es $3,4 \pm 1,1$, por las de interior, $2,7 \pm 1,3$; $t = 3,29$, $p = 0,0006$; datos de Stotz et al. (1996)), los efectos de la reducción del área deberían ser menores en éstas (excepto a altas coberturas, donde el perímetro total se reduce). Se cree que la habilidad de las especies de utilizar otros hábitats de la matriz puede afectar su vulnerabilidad a la eliminación del hábitat primario (Stouffer y Bierregaard 1995a, Gascon et al. 1999, Ricketts 2001, Laurance et al. 2002, Sekercioglu et al. 2002, Lees y Peres 2008). En términos de recursos, aquellas especies que puedan utilizar hábitats secundarios pueden tener una mayor probabilidad de supervivencia, suplementando sus necesidades por medio del uso de recursos sustituibles en porciones de hábitats alternativos al principal (“suplementación de paisaje”, Dunning et al. 1992). Por lo tanto, las especies de borde podrían depender en mucho menor grado de la cantidad de bosque que aquellas de interior, posiblemente por estar adaptadas a ambientes más efímeros (McGarigal y Cushman 2003), además de ser potencialmente capaces de suplementar sus necesidades con recursos de otros tipos de vegetación.

La mayor amplitud ecológica y sus adaptaciones a las condiciones vegetativas más dinámicas de las especies de borde también podrían influir en su respuesta a la fragmentación, dado que podrían encontrar menos resistencia a moverse a través de la matriz y por ende serían menos susceptibles a los efectos del aislamiento. En este estudio, las especies de borde efectivamente respondieron menos a los efectos de la fragmentación que las especies de interior (Fig. 3.4). Laurance et al. (2004) descubrieron que los movimientos de especies adaptadas al borde y claros del bosque tropical amazónico no fueron afectados por carreteras de aprox. 30-40 m de ancho, y en contraste, las aves insectívoras “dependientes de bosque (miembros de grupos mixtos de forrajeo, terrestres y seguidoras de marabuntas de hormigas)”, fueron marcadamente inhibidas en sus movimientos por las carreteras.

Algunos estudios teóricos de simulación y empíricos indican que los efectos de la fragmentación sólo son importantes en bajas coberturas, y dicho efecto se evidencia por una interacción estadística entre el área y la cantidad de hábitat (por debajo de 20-30% de cobertura del paisaje) (Andrén 1994b, Fahrig 1998, Trzcinski et al. 1999, Betts et al. 2006). Bennett et al. (2006) concluyeron en base a varios estudios en regiones templadas que, por debajo de una cobertura de hábitat de aprox. 15%, la riqueza de especies fue mayor cuando el hábitat estuvo agregado, pero a medida que la extensión

del hábitat superó este porcentaje, los efectos de la agregación de hábitat se disiparon. Betts et al. (2006b) concluyó que la probabilidad de ocurrencia del Chipe Suelero (*Seiurus aurocapillus*), un ave típica de bosques mixtos de Norteamérica, es mucho menor en paisajes con un mayor grado de subdivisión, a bajas coberturas de bosque. Esta interacción fue importante para la riqueza de especies de ambos grupos y para la abundancia de especies de interior (Cuadro 3.1, Fig. 3.4a y b, Fig. 3.5a, Fig. 3.6). Cabe resaltar, sin embargo, que en el presente estudio, la fragmentación tuvo una relación con la riqueza de especies de interior en todo el intervalo de variación de cobertura, pero los efectos fueron más dramáticos a bajas coberturas (Fig. 3.4a). Estos resultados concuerdan con aquellos de Martensen et al. (2008), quienes concluyeron que la conectividad de los fragmentos estudiados en un paisaje fragmentado afectó la riqueza y abundancia de aves del bosque atlántico brasileño por debajo del 40% de cobertura alrededor de los fragmentos, muy por encima de niveles de cobertura normalmente considerados en regiones templadas.

Se espera que los aumentos en el perímetro de bosque tengan efectos negativos sobre la riqueza de especies de interior, dado que la dinámica de los bordes puede generar cambios estructurales en la vegetación del interior de los remanentes de bosque (en distancias de hasta 200 m del borde, pero los efectos más dramáticos son hasta 100 m, Laurance et al. 2002). Dichos cambios podrían resultar en una reducción de hábitat para las especies adaptadas al interior (Murcia 1995, Turner 1996, Burke y Nol 1998, Laurance et al. 2002) y/o un aumento de las tasas de depredación de nidos cerca del borde (Gibbs 1991, Sieving 1992, Burkey 1993, Lahti 2001). En este estudio, la riqueza de especies de interior estuvo negativamente relacionado con el perímetro, y esta relación fue más fuerte que aquella con la fragmentación (por la magnitud de los coeficientes de los modelos, Fig. 3.6a). Dado que las especies de borde están adaptadas a las condiciones físicas en el hábitat generadas por el aumento del perímetro, esperé que la riqueza aumentara con la cantidad de perímetro. Sin embargo, sólo fue importante para la abundancia de éstas, y de hecho, fue la única variable que estuvo relacionada con el aumento de la abundancia de este grupo de especies (Fig. 3.6d).

La proporción de bosque primario prácticamente no tuvo ningún efecto en la riqueza y abundancia de los dos grupos estudiados. Esperaba un efecto inverso entre los grupos, ya que un aumento en la proporción de bosque primario del total de bosque posiblemente implicaría más hábitat (y posiblemente de mejor calidad) para las especies de interior, mientras que una mayor proporción de bosque secundario implicaría condiciones más favorables para las especies de borde. En el caso de las especies de interior, muchas utilizan bosques secundarios (Skutch 1954, 1960, 1969; Stiles y Skutch 1989, Stotz et al. 1996, Cerezo et al. 2009) y sólo un 15,7% (16 de 102 especies de bosque registradas) están restringidas al bosque primario (Stotz et al. 1996). Por ende, la ausencia de una respuesta de las especies de interior a la proporción de bosque primario posiblemente se deba a la capacidad de muchas especies de este grupo de hacer uso de etapas sucesionales avanzadas de bosque. La amplitud de hábitat, como se mencionó anteriormente, es mayor en las especies de borde y por lo tanto consideré que tampoco responden (de forma negativa, como esperaba) a la proporción de bosque primario. Por último, la ausencia de una relación entre la proporción de bosque primario y la riqueza o abundancia de las aves puede ser producto del procedimiento estadístico de la regresión parcial (descrito en las páginas 32-34). En este procedimiento, se establece un orden de importancia entre las variables predictoras de los modelos, y a la proporción de bosque primario se le asignó la más baja prioridad. Este punto se discute con más detalle en el capítulo 6 (“Discusión y conclusiones generales”).

La relación entre la modificación del paisaje y la composición comunitaria fue menos concluyente que en el caso de la riqueza y abundancia, principalmente porque el ACC explicó una proporción de la variación en la composición muy baja (7,7%, cuadro 3.2a). Las ordenaciones de matrices de gran dimensión (i.e., con muchos sitios de estudio y muchas especies) normalmente representan mucho menos variancia que aquellas con pocas variables (McCune et al. 2002). Asimismo, la matriz de paisajes por especies fue muy heterogénea, con muy baja incidencia de datos (es decir, muchos ceros), lo que puede resultar en una matriz muy “ruidosa”, con muy bajo porcentaje de variabilidad explicada (McCune et al. 2002). Sin embargo, esta baja proporción de variación en la composición de especies, expresada en los ejes de ordenación, estuvo fuertemente asociada a las variables de paisaje (ver las correlaciones “especies-ambiente” para cada eje, cuadro 3.2a, y correlaciones “intraset”, cuadro 3.2b y figura 3.7). La variación en la composición expresada principalmente en los ejes 1 y 2 también concordó con la asignación de las especies en los grupos “de interior”, “borde” o “no bosque”: en ese mismo orden, se asociaron en el eje 1 a paisajes de mayor a menor cantidad de bosque, y en el eje 2 a paisajes de menor a mayor fragmentación y perímetro total. Aunque estos resultados conducen a la conclusión de que la estructura del paisaje también tiene una influencia en la composición de especies (lo cual tiene sentido ecológico), los considero tentativos, por la baja proporción de variación total explicada por el CCA.

Una de las mayores controversias en la actualidad es acerca de los efectos relativos de la cantidad de hábitat y la configuración sobre las comunidades bióticas. Algunos estudios en regiones templadas indican que por lo general, la cobertura de hábitat es mucho más importante que la configuración (Trzcinski et al. 1999, Villard et al. 1999, Fahrig 2003). Sin embargo, en una revisión más reciente realizada por Bennett et al. (2006), de 4 investigaciones que estudiaron los efectos relativos de la cobertura y configuración de los fragmentos de hábitat sobre la riqueza de especies dependientes de dicho hábitat, 3 encontraron efectos estadísticamente significativos de algún aspecto de la configuración o composición del paisaje sobre la riqueza, abundancia o composición de especies (Luoto et al. 2004 el tamaño medio de los fragmentos; Radford et al. 2005, la complejidad en la forma de los fragmentos; Ernoult et al. 2006, la forma de los fragmentos y la conectividad entre fragmentos), y Cushman y McGarigal (2003) (no revisado en Bennett et al. 2006) descubrieron que la diversidad de aves fue influenciada tanto por la extensión como por la fragmentación de bosque maduro en paisajes de bosque templado en Oregon, EE.UU. El presente estudio también aporta evidencia a favor de la hipótesis de que la configuración tiene una relación importante con la riqueza, abundancia y composición de especies dependientes de hábitat. Sin embargo, es importante cuantificar dicha “importancia” y compararla con la de otros estudios. Para la riqueza de especies, esta comparación muestra que en general los efectos de la configuración son considerables: en algunos casos, la contribución de las variables de configuración para explicar cambios en la riqueza de especies es igual a la de la cantidad de hábitat (Fig. 3.8), y en el caso de este estudio (para las aves de interior), la cantidad de hábitat fue casi 4 veces más importante que el efecto promedio de las variables de configuración (subdivisión y perímetro total). Además de ser considerables, estos resultados contradicen la afirmación de que en general los efectos del área son mucho mayores que los de la configuración (Schmiegelow y Monkkonen 2002, Fahrig 2003, McGarigal y Cushman 2003, Bennett et al. 2006, Prugh et al. 2008).

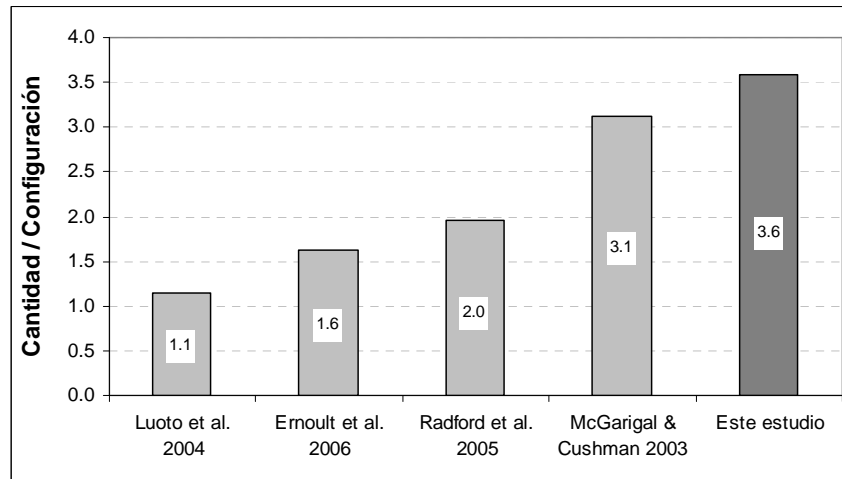


Figura 3.8: Comparación de los efectos estadísticos de la cantidad y configuración de hábitat sobre la riqueza de especies. El eje y muestra la razón de coeficientes de regresión (estandarizados por su error estándar) o estadísticos F (descrita en la pág. 56).

Esta contradicción refleja la dificultad de hacer una generalización con respecto a los efectos relativos de la cantidad y configuración de hábitat. En los estudios evaluados, resaltan las diferencias con respecto a: 1) el tipo de sistema estudiado, que va desde agroecosistemas a sistemas boscosos, en biomas distintos; 2) el diseño, particularmente en las variables de configuración que se utilizan en cada uno; 3) los métodos estadísticos para analizar los datos. Por lo tanto, más allá de un marco conceptual general (que a mi juicio está bastante desarrollado), también se hace necesario el desarrollo un marco de diseño experimental y análisis de datos para hacer comparaciones más robustas. Un mayor conocimiento de la importancia relativa de la cantidad y configuración de hábitat en diferentes situaciones ambientales (i.e., agroecosistemas vs. sistemas con menor impacto humano, distintos biomas) es fundamental para aplicar regímenes efectivos de manejo y conservación de especies en los paisajes modificados. Sin embargo, dadas las contradicciones descritas arriba entre distintos tipos de ecosistemas, una generalización quizás sea imposible y las recomendaciones de manejo deban desarrollarse para casos o situaciones particulares.

3.5 CONCLUSIONES

Este capítulo muestra que distintos aspectos de la modificación del hábitat boscoso tropical a escala del paisaje se relacionan de manera significativa, pero a en diferentes magnitudes, con distintos parámetros de las comunidades de aves que estos paisajes albergan. Los paisajes con mayor cantidad de bosque y menor grado de fragmentación y perímetro total de hábitat estuvieron asociados con una mayor riqueza y abundancia de aves dependientes del bosque tropical. Sin embargo, la riqueza de especies denominadas de interior tuvo respuestas de mayor magnitud a la cantidad, grado de subdivisión y cantidad de perímetro del bosque nativo. En contraste, la riqueza de especies de borde fue mucho menos susceptible a la cantidad y subdivisión del hábitat. Es posible que las adaptaciones de éstas a las condiciones más dinámicas de los bordes (incluyendo una mayor amplitud de hábitat) las haga menos vulnerables a los efectos de la modificación del bosque nativo a escala de paisaje. Además de ser de magnitudes diferentes, los efectos estadísticos de la fragmentación fueron cualitativamente distintos entre ambos grupos: la mayor riqueza de especies de interior se alcanzó en los paisajes

con alta cobertura y baja fragmentación, pero la riqueza de especies de borde alcanzó su pico máximo en paisajes con cobertura media y baja fragmentación.

La proporción de bosque primario no tuvo efecto en la riqueza o abundancia de ambos grupos de especies. A pesar de que la composición de especies fue afectada por todas las variables de paisaje, incluyendo la proporción de bosque primario, este análisis no es concluyente debido a la poca variación total explicada por el análisis de correspondencia canónica.

Contrariamente a los estudios teóricos y empíricos de regiones templadas, que han encontrado que la fragmentación afecta la persistencia de especies sólo bajo niveles umbral de bosque de aproximadamente 15% (Bennett et al. 2006), en este estudio la fragmentación afectó a las especies de interior de bosque en todo el intervalo de cobertura, pero estos efectos fueron más dramáticos a bajas coberturas (i.e., un mayor efecto de la fragmentación se evidenció a bajos niveles de cobertura). Adicionalmente, este estudio muestra que los efectos estadísticos de la subdivisión y el perímetro total del bosque nativo sobre la riqueza de especies son relativamente importantes en relación a los efectos de la cantidad de hábitat, un resultado que discrepa con la aseveración que los efectos de la configuración son pequeños o inexistentes.

Capítulo 4:
DINAMICA TEMPORAL DE LAS COMUNIDADES DE AVES EN
PAISAJES FRAGMENTADOS DEL NORORIENTE DE
GUATEMALA

4.1 INTRODUCCIÓN

La modificación de los sistemas naturales por humanos y la pérdida asociada de hábitat son consideradas las causas principales de las extinciones de especies (Wilson y Peter 1988, Lindenmayer y Fischer 2006), particularmente en los ecosistemas tropicales (Pimm y Raven 2000, Millenium Ecosystem Assessment 2005). Los procesos de extinción y recambio de especies a escala local se han estudiado principalmente sobre la base de dos teorías ecológicas: la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967) y la teoría de metapoblaciones (Hanski 1998, Hanski y Gilpin 1991). De estas dos teorías surge en parte una tercera, que incorpora elementos de ambas e intenta abordar el problema complejo de explicar la dinámica de comunidades enteras en hábitats espacialmente estructurados, la teoría de metacomunidades (Holyoak et al. 2005).

La teoría de biogeografía de islas establece que la biota de cualquier “isla” (sea esta una verdadera isla o, por ejemplo, un fragmento de bosque rodeado por un área totalmente deforestada) está en un equilibrio dinámico, donde la tasa de inmigración de nuevas especies es equivalente a la tasa de extinción de especies ya presentes (MacArthur y Wilson 1967, Simberloff 1974). En su estado más simple, el modelo biogeográfico de islas supone que la extinción y colonización varían sólo en función del área y aislamiento de la isla (Lomolino 2000). Específicamente, las islas más distantes a la masa continental y/o más pequeñas deberían de tener menos especies que las islas cercanas y/o más grandes (MacArthur y Wilson 1967, Simberloff 1974).

El término “metapoblación” se aplica a cualquier población compuesta por un número de subpoblaciones parcialmente independientes y discretas que viven en áreas de hábitat separadas y que están unidas por la dispersión de individuos (Hanski 1998, Newton y Brockie 1998). El concepto de metapoblación está íntimamente ligado a los procesos de recambio poblacional, extinción, y establecimiento de nuevas poblaciones, y el estudio de la dinámica metapoblacional es esencialmente el estudio de: 1) las condiciones bajo las cuales los procesos de colonización y extinción están en equilibrio (o desequilibrio) y 2) las consecuencias de ese balance en otros procesos asociados (Hanski y Gilpin 1991). El grado de conectividad entre los fragmentos que mantienen una metapoblación también tiene un efecto sobre su probabilidad de extinción. Una metapoblación de poblaciones locales en una red de fragmentos pequeños aislados está forzosamente más amenazada que una metapoblación en una red de fragmentos grandes y bien conectados (Hanski 1998, Hanski & Ovaskainen 2002).

Si dos o más especies están confinadas al mismo conjunto de fragmentos de hábitat, entonces forman una “metacomunidad”, una comunidad de metapoblaciones (Hanski y Gilpin 1991). Una metacomunidad es entonces un conjunto de comunidades locales que están vinculadas por la dispersión de múltiples especies que potencialmente interactúan (Wilson 1992, Leibold et al. 2004). Una de las motivaciones principales del desarrollo de la teoría de metacomunidades es el estudio de las consecuencias de la destrucción y fragmentación de hábitat sobre las comunidades bióticas (Holyoak et al. 2005). La eliminación de hábitat transforma un área continua de algún tipo de vegetación a un número de fragmentos espacialmente discretos, con poblaciones de especies separadas que interactúan con mucha menor frecuencia, a través de la dispersión (Opdam 1991, Holyoak et al. 2005, Lindenmayer y Fischer 2006). Dependiendo de la capacidad de dispersión de las especies, su habilidad competitiva y la magnitud de la modificación de hábitat, algunas especies se extinguirán rápidamente y otras persistirán durante más tiempo pero eventualmente se extinguirán (Tilman et al. 1994). En particular, la “deuda de extinción” equivale al número de especies existentes

en la comunidad que eventualmente se extinguirán a raíz de la modificación de hábitat, y el lapso temporal que debe transcurrir para que pague la deuda de extinción se conoce como el “tiempo de relajamiento” (Kuussaari et al. 2010). Sin embargo, la mayoría de estudios de fragmentación se realizan en un momento puntual del tiempo, y por lo tanto no son capaces de registrar las dinámicas comunitarias que potencialmente operan en el mediano y largo plazo en los paisajes fragmentados (Ewers y Didham 2005).

En este capítulo evalué la dinámica temporal de la comunidad de aves de bosque tropical en paisajes con distinto grado de cobertura y fragmentación de bosque, en la región Caribeña de Guatemala. En particular, evalué dos parámetros de interés primario, la tasa de extinción local y la tasa de recambio local de especies, parámetros que reflejan los cambios entre dos períodos de tiempo en la composición de especies (Boulinier et al. 2001). En los paisajes con menor cobertura y mayor fragmentación, las teorías de biogeografía de islas, de metapoblaciones y metacomunidades predicen que las tasas de extinción deben ser mayores. Otros efectos potenciales de la fragmentación, como la conectividad reducida entre fragmentos y una mayor exposición a factores bióticos relacionados con una mayor cantidad de borde, deberían conducir a mayores tasas de extinción en paisajes más fragmentados (Boulinier et al. 1998b, Laurance et al. 2002, Fahrig 2003, Fischer y Lindenmayer 2007). Alternativamente, en paisajes con fragmentación y cobertura intermedia, las tasas de extinción deberían ser más bajas comparadas con las de paisajes con poca cobertura y alta fragmentación, pero tendrían una mayor tasa de colonización, debido a una mayor cantidad de especies, individuos y oportunidades de colonización relacionadas a las menores distancias entre los fragmentos de hábitat. Estos paisajes, por lo tanto, deberían tener un mayor número de especies colonizadoras.

Para una comunidad en un estado dinámico de equilibrio, de acuerdo a la teoría biogeográfica de islas, el número esperado de extinciones locales debe ser igual al número esperado de colonizaciones (MacArthur y Wilson 1967, Simberloff 1974, Boulinier et al. 2001). Por lo tanto, el grado de equilibrio de una comunidad puede evaluarse mediante la tasa estimada de cambio en la riqueza de especies entre períodos de tiempo, $\lambda_i = N_{i+1} / N_i$, donde N_i es el número de especies observadas en el primer período y N_{i+1} el número de especies observadas en el segundo período. En el caso de estar la comunidad en equilibrio, esta tasa de cambio (o riqueza de especies relativa) debería ser igual a 1 (Boulinier et al. 2001).

Después de la modificación de un paisaje, se rompe dicho equilibrio, y durante el tiempo de relajamiento al efectuarse el pago de la deuda de extinción, la tasa de extinción es necesariamente mayor que la tasa de colonización ($\lambda_i < 1$). Alternativamente, una vez se paga la deuda de extinción, otros procesos pueden favorecer la recolonización del sistema por especies que se extinguieron (como la regeneración de la vegetación alrededor de los fragmentos, ver Bierregaard y Stouffer (1995a), Gascon et al. (1999), Laurance et al. (2002), Ferraz et al. (2003)), lo que implica que el sistema entra de nuevo a un estado de desequilibrio, donde el número de colonizaciones es mayor al número de extinciones ($\lambda_i > 1$).

Por último, las tasas de extinción local y recambio implican cambios en la composición de especies en el tiempo. La alteración humana se reconoce como la fuerza principal de la homogeneización de las comunidades naturales (Lockwood et al. 2000, Western 2001, Crooks et al. 2004). Dado que las especies especialistas se consideran más vulnerables a los efectos de la modificación de hábitat que las generalistas (Henle et al. 2004), la tendencia actual es que las segundas dominen las comunidades naturales modificadas, lo cual debería conllevar a una homogeneización taxonómica y/o funcional de los ecosistemas (Olden 2006, Devictor et al. 2008).

Este estudio se realizó en un lapso de 8 años, un lapso relativamente corto de tiempo para observar grandes cambios en la composición comunitaria. Sin embargo, este período puede ser suficiente para detectar patrones dinámicos en las comunidades de aves, y específicamente determinar si estos paisajes se encuentran en un estado de equilibrio ($\lambda_i = 1$) o desequilibrio ($\lambda_i \neq 1$). Dado que estos paisajes fueron originalmente modificados 25 a 40 años antes del inicio del estudio en 1996 (la deforestación se inició en la región entre 1950 y 1960, con avances significativos en la década de los 70), es probable que algunos hayan pagado su deuda de extinción, especialmente aquellos con baja cobertura y alta fragmentación, donde los tiempos de relajamiento pueden ser muy cortos (Ferraz et al. 2003). Por ende, un objetivo con orientación clara de conservación es determinar si un tipo de paisaje particular está siendo recolonizado por especies que se extinguieron localmente (i.e., donde $\lambda_i > 1$) y la composición de especies debería de asemejarse más en la actualidad a aquella de un paisaje menos modificado, o si los cambios están dominados por especies generalistas, es decir, si está sufriendo un proceso de homogeneización biótica.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1 Área de estudio, diseño experimental y relevamiento de aves

El área y sitios de estudio, y métodos de relevamiento de las comunidades de aves se describieron en el capítulo 1 (Págs. 25-30). En el año 1996, se estableció una red de 180 puntos de relevamiento de aves, en carreteras secundarias, dentro y alrededor del área protegida Cerro San Gil (Fig. 4.1). Hasta la fecha, todos los puntos se relevan una vez por año. Identifiqué paisajes con distinto grado de cobertura y fragmentación en la región de estudio, y dichos paisajes consistieron en áreas que contuvieron 5 puntos de relevamiento de aves, con pocas excepciones (algunos paisajes contuvieron 4 o 6 puntos). El área de cada paisaje fue definida por un radio de 1 km. alrededor de una línea que conectó los puntos de cada paisaje (Fig. 4.1 y 2), y varió entre 680 y 1340 ha (media = 867 ± 135 ha). Para realizar la caracterización de la estructura de los paisajes, utilicé una clasificación de una imagen Landsat TM 2001 (ver capítulo 1). En función de una evaluación del área y grado de fragmentación del bosque nativo (bosque primario y bosque secundario) en los paisajes de estudio, se definieron 4 tipos principales: 1) paisajes con bosque continuo ($n = 4$); 2) paisajes con alta cobertura ($40\% < \text{cobertura} < 60\%$) y baja fragmentación ($< 35\%$, según el índice de división del paisaje, Jaeger 2000, descrito en el capítulo 1, pág. 28) ($n = 5$); alta cobertura ($40\% < \text{cobertura} < 60\%$) y alta fragmentación ($> 35\%$) ($n = 4$); 3) cobertura media ($15\% < \text{cobertura} < 25\%$), alta fragmentación ($> 35\%$) ($n = 6$); baja cobertura ($< 15\%$), alta fragmentación (Fig. 4.2) ($n = 6$), para un total de 25 paisajes. Asimismo, y para cada paisaje, calculé el tamaño medio de los fragmentos de bosque nativo, como un índice compuesto del grado de cobertura y la fragmentación del paisaje (Boulinier et al. 1998a, b, 2001).

Desafortunadamente, no conté con una clasificación de cobertura boscosa (y de otros tipos de vegetación) del final del período de estudio para evaluar si hubo cambios en la cobertura entre períodos, pero conté con una evaluación de la vegetación en los puntos de conteos de aves de los años 1998 y 2004. En dichas evaluaciones, y dentro de un radio de 50 m, se tomó nota del porcentaje de cobertura de los distintos tipos de vegetación que fueran observados. Los cambios en la cobertura se evaluaron en 125 puntos de conteos de aves.

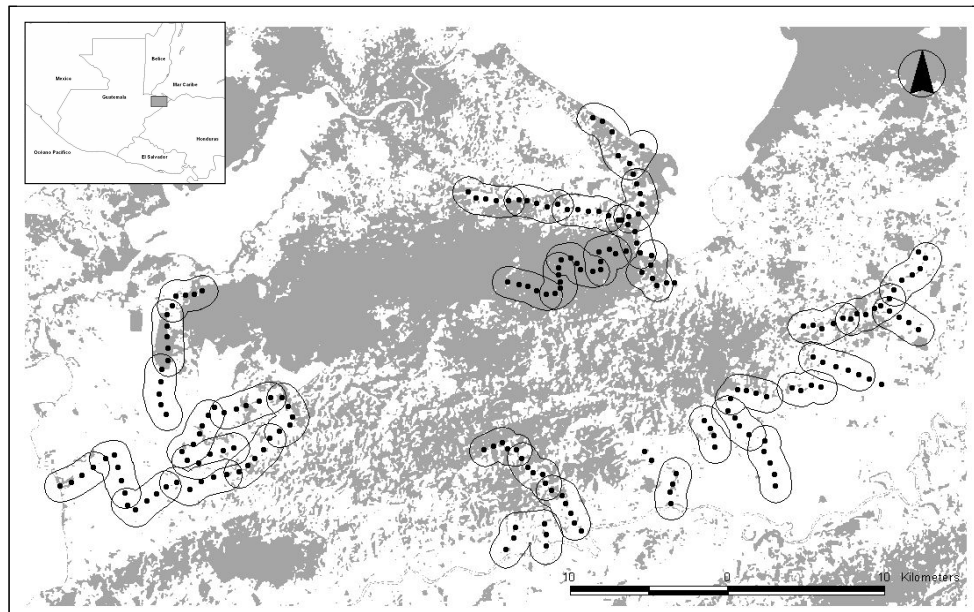


Figura 4.1: Área y sitios de estudio en la región nororiental de Guatemala. El gris muestra la cobertura de bosque nativo. Se muestran 38 paisajes, de los cuáles se utilizaron 25 para los análisis correspondientes a este capítulo.

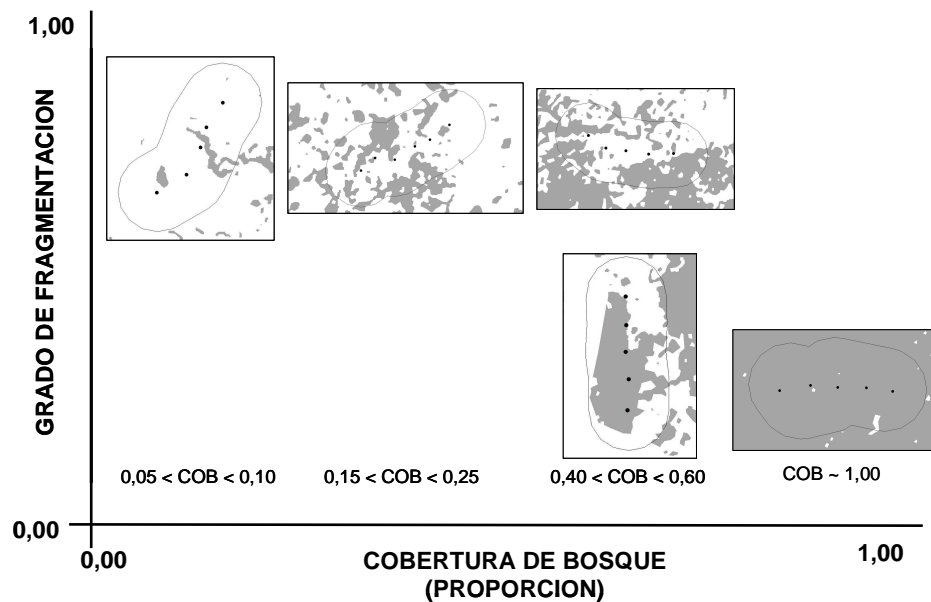


Figura 4.2: Dominio del estudio, tipos de paisaje estudiados en función de la cobertura proporcional de bosque y el grado de fragmentación (medido por el índice de subdivisión del paisaje, descrito en la pág. 30).

4.2.2 Análisis estadístico

Para estudiar la dinámica temporal de las comunidades de aves, estimé cuatro parámetros comunitarios para cada paisaje, entre dos períodos de tiempo, 1998-1999 y 2008-2009. Estos fueron: 1) la tasa de extinción, $1 - \phi_{12}$, donde $\phi_{12} = \frac{\hat{M}_2^{(R_1)}}{R_1}$, $\hat{M}_2^{(R_1)}$ es el número de especies observadas en el primer período que se estima estuvieron presentes en el segundo y R_1 el número de especies observadas en el primer período; 2) tasa de recambio de especies, $1 - \gamma_{21}$, donde $\gamma_{21} = \frac{\hat{M}_1^{(R_2)}}{R_2}$, $\hat{M}_1^{(R_2)}$ es el número de especies observadas en el segundo período que se estima estuvieron presentes en el primero y R_2 las especies observadas en el segundo período; 3) número de especies colonizadoras, $\hat{B} = \hat{N}_2 - (\phi_{12} \times \hat{N}_1)$, donde \hat{N}_1 y \hat{N}_2 son el número de especies estimadas para el primer y segundo período, respectivamente; 4) riqueza de especies relativa, $\hat{\lambda}_{12} = \hat{N}_2 / \hat{N}_1$ (Nichols et al. 1998a, b). Todos los análisis fueron realizados con el programa COMDYN, que permite estimar los parámetros descritos (y sus variancias) tomando en cuenta la heterogeneidad en la probabilidad de detección entre las especies dentro de un período y entre períodos (Nichols et al. 1998a, b, Hines et al. 1999). El estimador básico para la riqueza de especies que subyace a todos los otros estimadores es el estimador Jackknife propuesto por Burnham y Overton (1979) para datos de captura y recaptura de individuos de una especie. Los diferentes puntos de relevamiento dentro de cada paisaje se tomaron como submuestras de las comunidades de aves, las cuáles son necesarias para los métodos de estimación Jackknife (Burnham y Overton 1979, Boulinier et al. 2001). Las estimaciones de los parámetros mencionados fueron realizados sólo para especies que fueron dependientes de bosque tropical lluvioso, *sensu* Stotz et al. (1996). El análisis se hizo sólo para las especies de bosque tropical porque no se esperaba que las especies que dependen principalmente de otros tipos de vegetación sean muy afectadas por la cantidad y subdivisión del bosque tropical. Para estas especies, difícilmente se pueda pensar en que se apliquen los modelos metapoblacionales y metacomunitarios: sus poblaciones probablemente no estén fragmentadas en fragmentos discretos de hábitat, con eventos relativamente infrecuentes de dispersión, sino más bien todo lo contrario, por ser especies que dependen de los tipos de vegetación bien representados en la matriz (ver también sección 1.5, “Aspectos metodológicos del trabajo de tesis, con respecto a la caracterización de “especies dependientes de bosque tropical”, págs. 22 y 23).

Para comparar los parámetros de la dinámica comunitaria entre los 5 tipos de paisajes (descritos en la pág. 110), utilicé el análisis de variancia y para hacer comparaciones múltiples, la prueba post-hoc de LSD de Fisher. Dado que los valores fueron mucho más variables en algunos tipos de paisaje que en otros (Fig. 4.3), se consideró que los datos no cumplirían con el supuesto de homogeneidad de variancias, y por lo tanto se analizaron los datos con un análisis de varianza que fue ajustado por varianzas heterogéneas. Además, ya que los paisajes estuvieron espacialmente asociados, sospeché que estaría violando el supuesto de independencia entre observaciones en las pruebas de hipótesis. Por lo tanto, en el análisis de variancia también se asumió que existía una estructura de autocorrelación espacial en los errores. Los modelos que supusieron variancias heterogéneas y autocorrelación espacial en los residuos tuvieron mejor ajuste que aquellos que no lo supusieron (comparados con el AIC), y por lo tanto se muestran los resultados de los primeros (Cuadro 4.1). Por

último, los residuos de todos los modelos cumplieron con el supuesto de distribución normal, evaluado mediante la prueba de Shapiro-Wilks.

Adicionalmente, se evaluó la relación entre los parámetros de la dinámica comunitaria (tasas de extinción y recambio, número de especies colonizadoras y la riqueza de especies relativa) y el tamaño medio del fragmento por medio de la regresión lineal simple. Se le aplicó una transformación logarítmica al tamaño medio del fragmento, para evaluar la presencia de relaciones lineales entre los parámetros comunitarios y esta variable. En estos modelos también se pudo haber violado el supuesto de independencia de las observaciones, pero la incorporación de una estructura espacial de autocorrelación no mejoró el ajuste del modelo, evaluado mediante el AIC. Debido al tamaño pequeño de la muestra y la alta variabilidad de los datos, utilicé un nivel de significación (α) de 0,10 para todas las pruebas de hipótesis.

Para evaluar los cambios en la composición de especies entre los dos períodos, se utilizó el análisis de correspondencia, o promedios recíprocos, una técnica de ordenación simultánea de una matriz de especies \times sitios (McCune et al. 2002). El análisis de correspondencia se basa en las distancias Chi-cuadrado entre objetos, (sitios) en un espacio n -dimensional (especies) (Legendre y Legendre 1998). Como todos los métodos de ordenación, el análisis de correspondencia consiste en la reducción de la dimensionalidad de la matriz original por medio de la extracción de gradientes o ejes que describen los patrones principales de variación y es adecuado cuando la relación entre las variables descriptoras de los sitios (e.g., abundancia de especies) y los gradientes principales es gaussiana (McCune et al. 2002). Utilicé una matriz de presencia-ausencia, donde los sitios fueron cada uno de los paisajes, evaluados en el período 98-99 y 08-09 (25 paisajes \times 2 períodos de tiempo = 50 “sitios” o filas de la matriz).

Para completar los análisis de los cambios en la composición, calculé las distancias (disimilitudes) promedio de Sorensen entre cada uno de los tipos de paisaje y el resto de los tipos, para cada uno de los períodos de tiempo. De haber un proceso de homogeneización en las comunidades de aves en la región, estas distancias promedio deberían de ser menores en el período 2008-2009 que en el período 1998-1999. En ambos análisis multivariados, para evitar la distorsión del espacio de ordenación por especies muy raras, se eliminaron aquellas que tuviesen menos de 3 presencias, fuesen estas en paisajes o períodos distintos. Se realizaron entonces los análisis multivariados con 89 especies, de una matriz original de 118 especies.

Por último y para cada especie, calculé la proporción de paisajes dentro de cada tipo en que se registró la especie, para ambos períodos. Luego calculé una medida de cambio en dichas constancias, como la diferencia entre la proporción de paisajes ocupados en el 08-09 y la proporción de paisajes ocupados en el 98-99, dividido por la constancia máxima de los dos períodos (δ/\max). Por último, grafiqué la proporción de especies que aumentaron o disminuyeron en su constancia en función de una medida independiente de la dependencia del bosque tropical, tomada de Cerezo et al. (2009), para cada tipo de paisaje. La dependencia de bosque fue cuantificada con las posiciones (i.e., puntajes o “scores”) de las especies en el eje 1 de un análisis de correspondencia. El eje representó un gradiente de bosque primario-bosque secundario ribereño-cerco vivo-pastura. Además, esta medida de dependencia de bosque estuvo positivamente correlacionada con el número de hábitats del gradiente que le especie ocupó, es decir, de su amplitud de hábitat ($r = 0,75$; $p < 0,001$).

4.3 RESULTADOS

La riqueza de especies fue significativamente distinta entre los 5 tipos de paisaje, siendo diferentes los paisajes de bosque continuo y alta cobertura (de baja y alta fragmentación) de los de cobertura media y baja (ambos de alta fragmentación), para ambos períodos de tiempo (Fig. 4.3a, Cuadro 4.1). La riqueza también estuvo positivamente asociada al tamaño medio de fragmentos de bosque en los paisajes estudiados, para ambos períodos y Fig. 4.4a y b, cuadro 4.2). La tasa de extinción también varió significativamente entre los distintos tipos de paisaje (Fig. 4.3b, cuadro 4.1), y disminuyó a medida que aumentó el tamaño medio del fragmento (Fig. 4.4c, cuadro 4.2). Las diferencias significativamente distintas de la tasa de extinción en el análisis de variancia fueron entre el paisaje de bosque continuo y el de baja cobertura y alta fragmentación (Cuadro 4.1). No hubo diferencias significativas entre tipos de paisaje en la tasa de recambio de especies, número de especies colonizadoras y riqueza relativa de especies (Cuadro 4.1, Fig. 4.3c, d y e). Sin embargo, el número de especies colonizadoras estuvo significativa y positivamente relacionado con el tamaño medio del fragmento (Fig. 4.4e, Cuadro 4.2). La tasa de recambio y la riqueza relativa de especies no estuvieron relacionados con el tamaño medio del fragmento (Fig. 4.4d y f, Cuadro 4.2).

Cuadro 4.1: Análisis de variancia, comparaciones entre paisajes de los parámetros estimados de la dinámica comunitaria. En la prueba de Tukey, las letras distintas indican diferencias significativas ($\alpha = 0,10$).

Variable	F	valor p	Prueba de Tukey				
			Bosque continuo	Cob. alta, frag. alta	Cob. alta, frag. alta	Cob. media, frag. alta	Cob.baja, frag. alta
Riqueza de especies 98-99 (N ₁)	37,3	<0,0001	a	a	a	b	b
Riqueza de especies 08-09 (N ₂)	27,0	<0,0001	a	b	a	c	c
Probabilidad de extinción (1-φ)	3,0	0,04	a	ab	a	b	b
Recambio de especies (1-γ)	1,73	0,18	a	a	a	a	a
Número de especies colonizadoras (B)	1,4	0,27	a	a	a	a	a
Riqueza de especies relativa (N ₁ /N ₂)	0,3	0,85	a	a	a	a	a
Diferencia entre períodos en el eje 3 del AC	2,79	0,05	a	ab	a	b	b

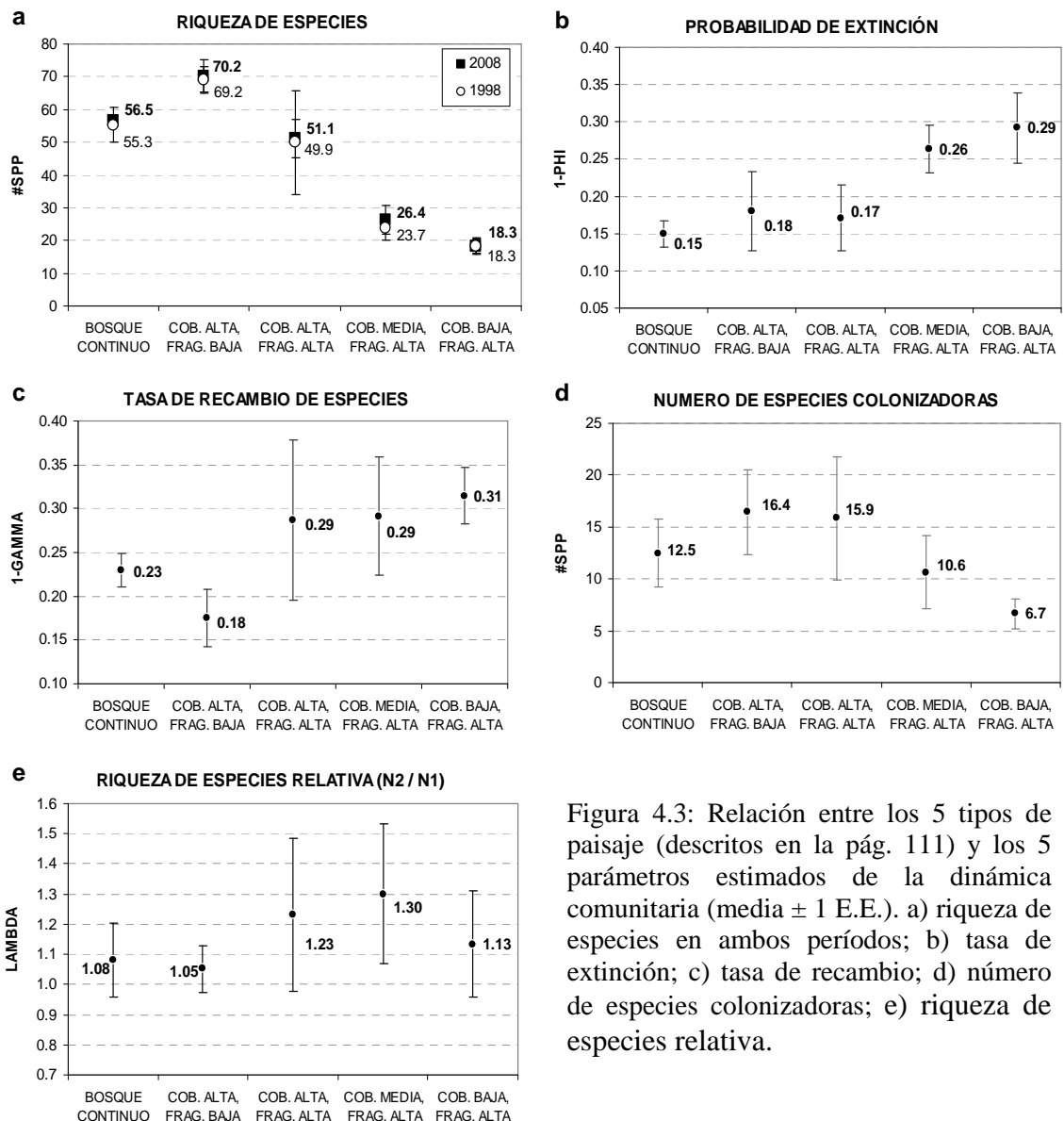


Figura 4.3: Relación entre los 5 tipos de paisaje (descritos en la pág. 111) y los 5 parámetros estimados de la dinámica comunitaria (media \pm 1 E.E.). a) riqueza de especies en ambos períodos; b) tasa de extinción; c) tasa de recambio; d) número de especies colonizadoras; e) riqueza de especies relativa.

Cuadro 4.2: Regresión lineal simple entre los parámetros estimados de la dinámica comunitaria y el tamaño medio de los fragmentos de cada paisaje.

Variable	β_1	E.E.	T	valor p
Riqueza de especies 98-99 (N_1)	0,25	0,05	4,79	0,0001
Riqueza de especies 08-09 (N_2)	0,26	0,05	5,54	<0,0001
Probabilidad de extinción ($1-\phi$)	-0,13	0,05	-2,49	0,0204
Recambio de especies ($1-\gamma$)	-0,06	0,06	-1,10	0,2808
Número de especies colonizadoras (B)	0,15	0,08	1,91	0,0692
Riqueza de especies relativa (N_1/N_2)	-0,01	0,04	-0,24	0,8101

El eje 1 del análisis de correspondencia explicó el 20% de la variación total de la matriz de paisajes \times especies, el eje 2 el 8%, y el eje 3, el 5%. El eje 1 mostró una secuencia de variación directamente relacionada a los efectos espaciales de la modificación del paisaje. En el extremo derecho se situaron 1) los sitios de bosque

continuo, seguidos por 2) paisajes con alta cobertura y baja fragmentación; 3) paisajes con alta cobertura y alta fragmentación; 4) paisajes con cobertura media y alta fragmentación; 5) paisajes con baja cobertura y alta fragmentación (Fig. 4.5).

Calculé la diferencia entre periodos de tiempo en el eje 1 ($dif = [Valor\ en\ eje\ 1]_{08/09} - [Valor\ en\ eje\ 1]_{98/99}$) para cada paisaje, para investigar una asociación entre el tipo de paisaje y cambios en la composición de especies debidos a efectos espaciales de la modificación del paisaje, entre períodos. No se observaron diferencias entre períodos en los valores del eje 1 (Fig. 4.6a).

El análisis de correspondencia mostró un fuerte efecto del arco, siendo el eje 2 el resultado de una combinación lineal cuadrática del eje 1, es decir que el eje 2 también mostró una variación asociada a los efectos espaciales de la modificación. Sin embargo, el eje 3 aparentemente mostró efectos temporales de la fragmentación: calculé las diferencias entre períodos para cada tipo de paisaje, y aquellos que mostraron una diferencia estadísticamente significativa en su composición entre períodos fueron aquellos con cobertura media y baja, y alta fragmentación, con el bosque continuo y los paisajes con alta cobertura y alta fragmentación (Fig. 4.6b, cuadro 4.1).

La distancia media de Sorensen para los distintos paisajes fue mayor para los sitios en los extremos del gradiente cobertura-fragmentación que para aquellos con coberturas intermedias, para ambos períodos de tiempo (Fig. 4.7, Cuadro 4.3). En general, los paisajes con alta cobertura mantuvieron su similitud con el bosque continuo en el tiempo, mientras que los paisajes de cobertura media y baja disminuyeron su similitud con el bosque continuo (Cuadro 4.3).

Con respecto a los relevamientos de la vegetación en los puntos de conteos de aves, el 24,0% de los sitios (30 de 125 puntos) no registraron ningún cambio en la vegetación. De los que sí cambiaron (95), el 57,9% tuvo un cambio en el tipo principal de cobertura, y el 20,0% (19 de 95) registró un cambio sustancial en la cobertura, es decir que ninguno de los dos tipos dominantes de cobertura del año 1996 estuvieron presentes en el 2004. Además, el 43,0% (40 de 95) de los cambios fueron por sucesión natural de la vegetación, registrándose aumentos en la cobertura arbórea en el 42,1% de éstos (19 de 40 puntos) y disminución de cobertura arbórea en sólo 2 puntos (en 19 los puntos restantes, hubo avances en la sucesión pero no aumentó la cobertura arbórea). En los puntos donde hubo cambios no relacionados con la sucesión natural (53 de 93 puntos), se registraron aumentos en la cobertura arbórea en el 50,1% (27 de 53 puntos), dados por el establecimiento y/o crecimiento de plantaciones forestales u otro tipo de cobertura arbórea (e.g., árboles frutales, 15 de 27 puntos, 55,6%). En total, se registraron aumentos en la cobertura arbórea en el 36,8% de los puntos (46 de 125), en el 43,2% (54 de 125 puntos) no hubo cambios en la cobertura, y sólo en el 20% se registraron reducciones en la cobertura arbórea natural o artificial.

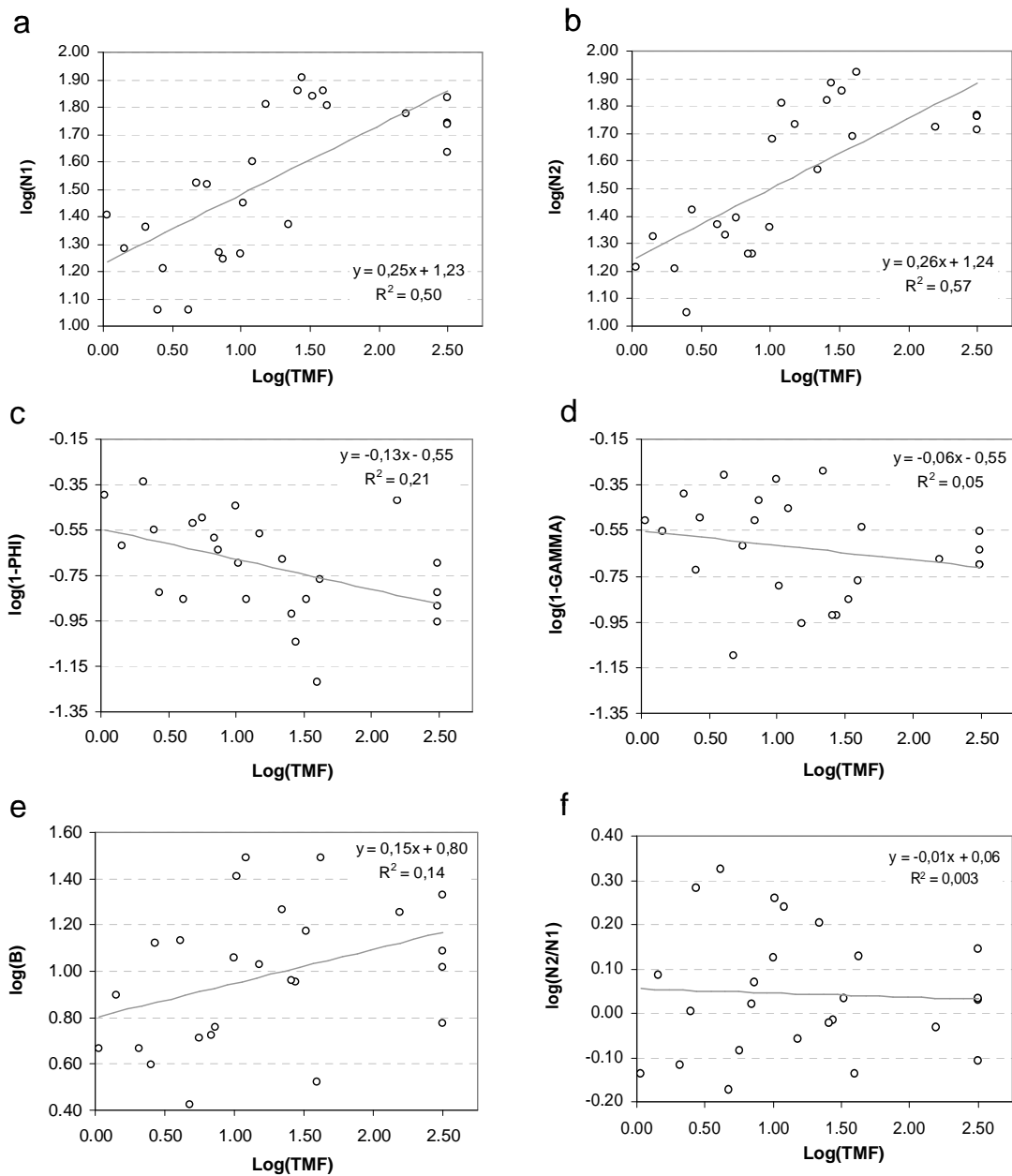


Figura 4.4: Relación entre los parámetros comunitarios estimados (a-riqueza de especies del período 98-99; b- riqueza de especies del período 08-09; c-tasa de extinción; d-tasa de recambio; e-número de especies colonizadoras; f-riqueza de especies relativa) y el tamaño medio de los fragmentos de bosque nativo (TMF).

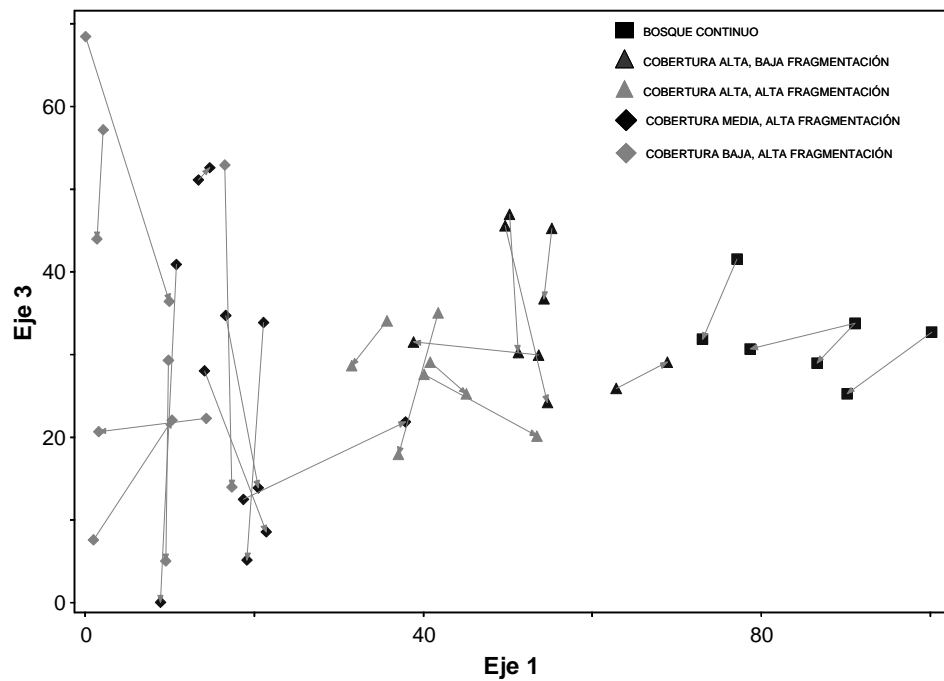
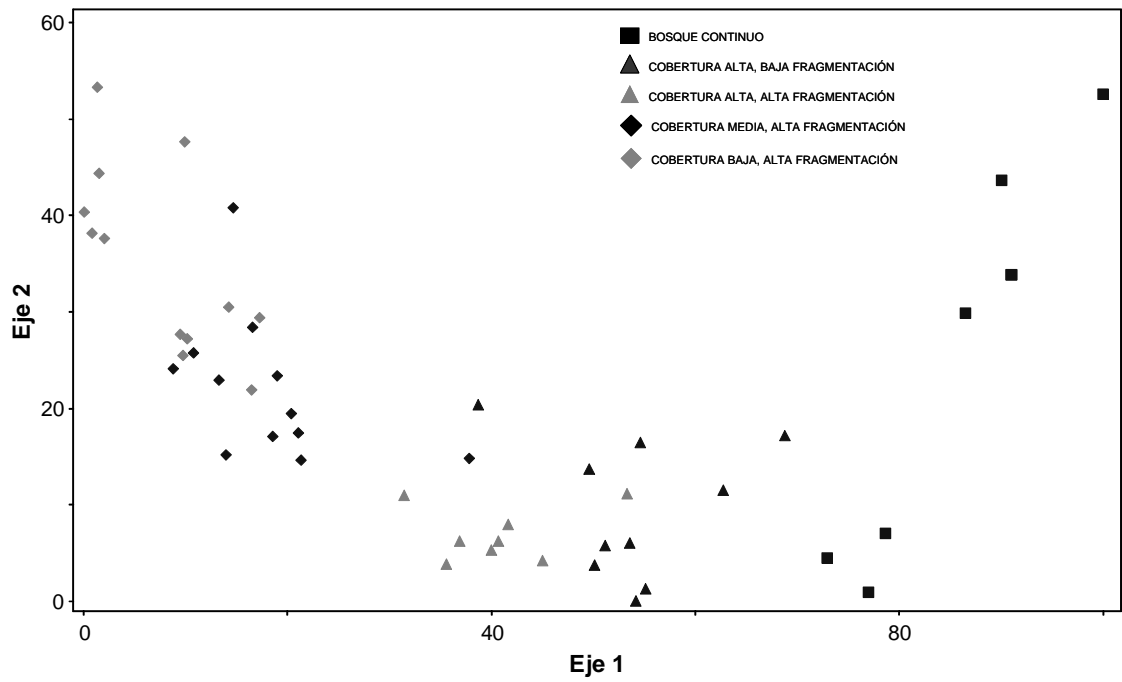


Figura 4.5: Análisis de correspondencia de la dinámica temporal en la composición de especies, para los 5 tipos de paisaje. En el gráfico inferior, Las flechas muestran la dirección de cambio entre períodos de tiempo.

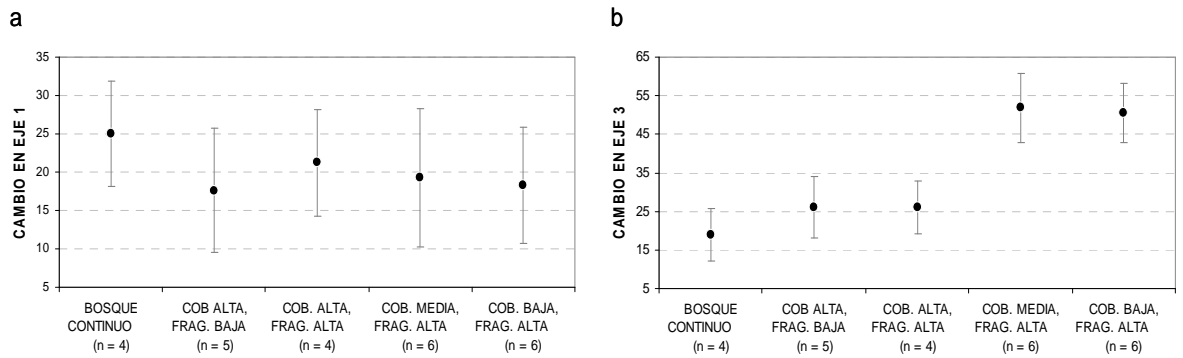


Figura 4.6: Cambio medio (± 1 . E.E.) en la composición de especies entre 1998-1999 y 2008-2009 en los 5 tipos de paisaje; no se observan grandes diferencias entre años en el eje 1 (a), mientras que se observan diferencias mayores y estadísticamente significativas en el eje 3 (b, Cuadro 4.1).

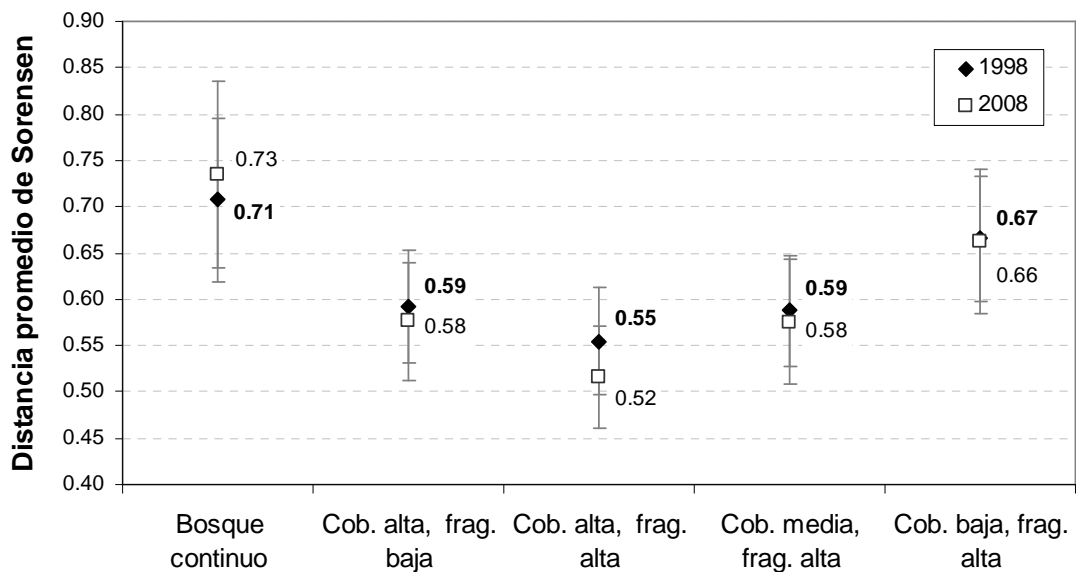


Figura 4.7: Distancia media de Sorensen (± 1 . E.E.) entre los 5 tipos de paisaje para los dos períodos de tiempo (1998-1999 y 2008-2009).

Cuadro 4.3: Distancia promedio de Sorensen entre pares de tipos de paisaje.

1998-1999	Bosque continuo	Cob. alta, frag. baja	Cob. alta, frag. alta	Cob. media, frag. alta	Cob. media, frag. alta
Bosque continuo	0.36	0.47	0.61	0.78	0.89
Cob. alta, frag. baja	0.47	0.45	0.48	0.62	0.72
Cob. alta, frag. alta	0.61	0.48	0.41	0.49	0.64
Cob. media, frag. alta	0.78	0.62	0.49	0.43	0.50
Cob. media, frag. alta	0.89	0.72	0.64	0.50	0.45

2008-2009	Bosque continuo	Cob. alta, frag. baja	Cob. alta, frag. alta	Cob. media, frag. alta	Cob. media, frag. alta
Bosque continuo	0.20	0.42	0.61	0.84	0.93
Cob. alta, frag. baja	0.42	0.28	0.42	0.60	0.73
Cob. alta, frag. alta	0.61	0.42	0.28	0.45	0.61
Cob. media, frag. alta	0.84	0.60	0.45	0.30	0.46
Cob. media, frag. alta	0.93	0.73	0.61	0.46	0.38

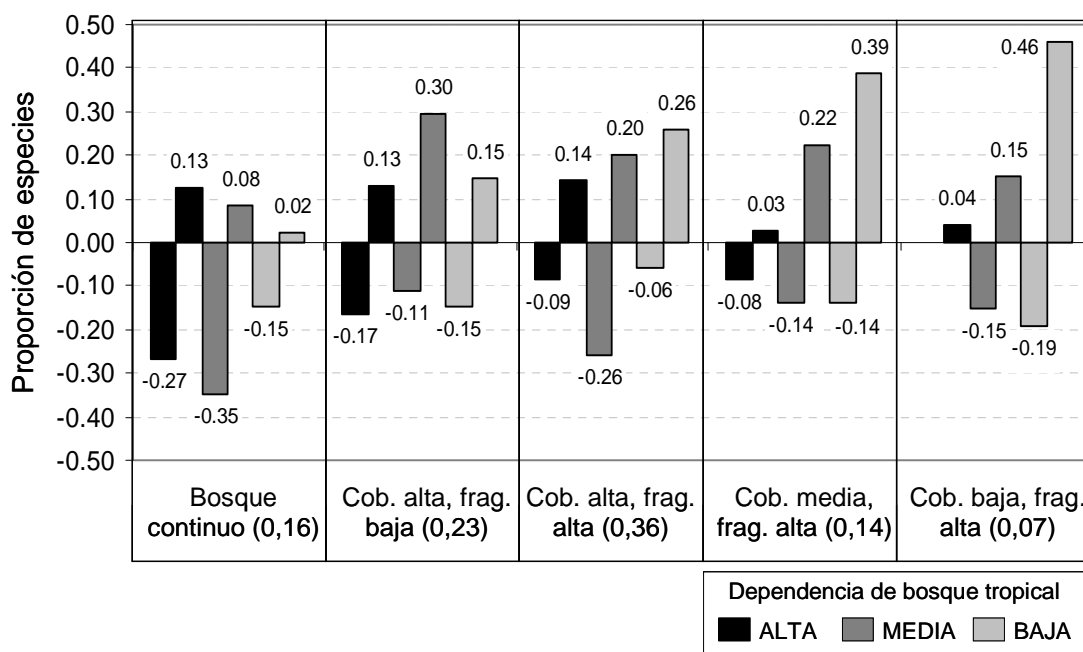


Figura 4.8: Proporción de especies que aumentaron o disminuyeron en los 5 tipos de paisajes, de acuerdo a su grado de dependencia de bosque tropical. Las extinciones o colonizaciones aparentes fueron tratadas como disminuciones o aumentos, respectivamente. La proporción de especies que no cambió en su constancia en cada tipo de paisaje (sin discriminar por su dependencia de bosque) se muestra en paréntesis.

4.4 DISCUSIÓN

En un lapso de 8 años, los paisajes estudiados mostraron un alto grado de dinamismo en los parámetros comunitarios estimados. Específicamente, encontré una menor riqueza de especies para ambos períodos de estudio y mayores tasas de extinción en paisajes con menor cobertura, mayor fragmentación y menor tamaño medio de fragmentos, tal como predicen las teorías biogeográfica de islas (MacArthur y Wilson 1967) y de metacomunidades (Liebold et al. 2004, Holyoack et al. 2005). Otros estudios han obtenido resultados similares a escala de paisaje en regiones templadas (Boulinier et al. 2001), y escala de fragmento en regiones tropicales (Stratford y Stouffer 1999, Ferraz et al. 2003, Borgella y Gavin 2005, Stouffer et al. 2009). Aunque los paisajes con alta fragmentación tuvieron en promedio mayores tasas de recambio y menor número de especies colonizadoras (Fig. 4.3c y d), estas diferencias no fueron estadísticamente significativas con los paisajes con cobertura alta y baja fragmentación o bosque continuo. Sin embargo, las diferencias muestrales son sugestivas de un mayor dinamismo comunitario, en función de las tasas de recambio y especialmente del número de especies colonizadoras, en los paisajes de cobertura alta y media, y alta fragmentación.

El número de especies colonizadoras sí estuvo significativamente relacionado a los paisajes con mayor tamaño medio de los fragmentos (Cuadro 4.2), y fue máxima en aquellos paisajes con alta cobertura que no fueron de bosque continuo (Fig. 4.4e). Además de un mayor número de especies potencialmente colonizadoras, estos paisajes tienen una mayor capacidad de retención de especies (i.e., menores tasas de extinción). Estas características se asocian con la mayor riqueza de los paisajes con alta cobertura, independientemente del grado de fragmentación. Por otro lado, en paisajes con poca cobertura y alta fragmentación (Fig. 4.3b y c) y menor tamaño medio de fragmentos (Fig. 4.4e), los números de especies colonizadoras más bajos y las tasas altas de extinción se asocian con sus niveles muy bajos de riqueza de especies dependientes de bosque. Aunque no pude evaluar el efecto independiente de la fragmentación sobre la dinámica temporal comunitaria, la cual supuestamente está asociada a mayores o menores oportunidades de colonizaciones, el (logaritmo del) tamaño medio del fragmento estuvo altamente correlacionado con la cantidad de bosque nativo y el grado de fragmentación ($r_{\text{área}} = 0,94$; $r_{\text{fragmentación}} = -0,80$), por lo que un mayor tamaño de fragmento promedio necesariamente implica que el paisaje posee mayor cobertura y está menos fragmentado. Por ende, los paisajes con mayor tamaño promedio de fragmentos podrían habilitar un mayor número de eventos exitosos de dispersión y colonización, tal como sugieren los mayores números de especies colonizadoras en paisajes de cobertura alta y media y baja fragmentación (Fig. 4.3d y Fig. 4.4e). La disimilitud promedio con el bosque continuo (cuadro 4.3), como otra medida de estabilidad composicional, se mantiene aproximadamente igual entre períodos de tiempo e incluso a disminuido entre el paisaje de cobertura alta y fragmentación baja y el bosque continuo. Por último, estos paisajes tuvieron las mayores tasas de especies que no cambiaron en su constancia (23% para los paisajes de alta cobertura y baja fragmentación y 36% para los paisajes de alta cobertura y alta fragmentación, Fig. 4.8). Estos resultados indican que los paisajes con alta cobertura, independientemente de su grado de fragmentación, poseen un alto valor de conservación, dado que sustentan una mayor riqueza de especies de bosque, tienen una mayor capacidad de retención de especies y tienen una mayor estabilidad composicional en el tiempo, que aquellos paisajes con cobertura media o baja (cuadro 4.3).

En todos los paisajes, se estimó un número de especies levemente mayor en el período 08-09 (Fig. 4.3a) y la riqueza relativa estimada fue mayor que 1 en todos los paisajes (Fig. 4.3e), pero no hubo diferencias entre los tipos de paisajes en este parámetro comunitario (Cuadro 4.2). Estos resultados podrían indicar que los paisajes estudiados han alcanzado el “equilibrio dinámico” descrito por la teoría de biogeografía de islas, donde las tasas de extinción y colonización equivalentes hacen que la riqueza de especies se mantenga constante, y simplemente se registraron variaciones (estocásticas) de este equilibrio. Sin embargo, la riqueza de especies relativa fue mucho mayor a 1 en los paisajes de cobertura alta y media y alta fragmentación, y sus altas tasas de recambio, mucho mayores que las de extinción, podrían indicar que están transitando un período de desequilibrio comunitario asociado a un efecto temporal adicional a aquel sólo determinado por el tamaño y grado de fragmentación de dichos paisajes. Tal como se mencionó en la introducción, se podrían esperar dos tipos de cambio comunitario en estos paisajes: 1) por acción de la recuperación de la vegetación, estos paisajes están siendo recolonizados por especies especialistas de bosque nativo, o; 2) que estuviesen siendo progresivamente dominados por especies generalistas, menos dependientes de bosque primario, y por lo tanto que estén sufriendo un proceso de empobrecimiento y homogeneización ecológica (Crooks et al. 2004, DeVicтор et al. 2008). En la región estudiada, las oportunidades de colonización podrían haber aumentado recientemente, debido a una recuperación de la vegetación arbórea en la región (descrita en los resultados). Varios estudios han encontrado que la riqueza de especies está aumentando en paisajes modificados: Gascón et al. (1999), Ferraz et al. (2003) y Stouffer et al. (2009) atribuyeron estos aumentos a recolonizaciones habilitadas por el crecimiento de vegetación secundaria alrededor de los fragmentos estudiados y Boulinier et al. (2001) encontraron que algunos paisajes en uno de tres estados estudiados en E.E.U.U. (Pennsylvania) tuvieron aumentos en la riqueza de especies en el tiempo, y sugirieron que estos cambios se debieron a cambios en la vegetación registrados a la escala local.

Si los paisajes estuviesen sufriendo un proceso de empobrecimiento y homogeneización biótica, entonces una porción mayor de las especies que aumentarían su proporción de paisajes ocupados (i.e., que tuviesen un $\delta/\max > 0$) deberían de tener una menor dependencia del bosque (y mayor amplitud de hábitat). En los paisajes con alta cobertura y baja fragmentación, se registraron cambios relativamente importantes en las especies de dependencia de bosque media (11% disminuyeron y 30% aumentaron, Fig. 4.8), y para los de alta cobertura y alta fragmentación, un aumento considerable en la proporción de especies con menor dependencia de bosque (6% disminuyeron y 26% aumentaron, Fig. 4.8). En los paisajes de cobertura media y baja, se registraron aumentos mucho mayores, tanto en las especies de amplitud de hábitat intermedia y particularmente en aquellas con menor dependencia del bosque tropical y más generalistas (i.e. con mayor amplitud de hábitat) (Fig. 4.8). Además, estos paisajes mostraron mayores magnitudes de cambio en su composición de especies que aquellos con cobertura alta y bosque continuo, evidenciados por las diferencias significativas en los desplazamientos a lo largo del eje 3 del análisis de correspondencia, que interpreté como indicadores de cambios asociados al tiempo. Por ende, todos los paisajes aparentemente están sujetos a efectos de la homogeneización biótica, pero los paisajes de cobertura media y baja resultan ser mucho más dinámicos y muestran una fuerte tendencia al empobrecimiento y homogeneización de su comunidad de aves de bosque, descrita por algunos autores como “descomposición ecosistémica” (Lovejoy et al. 1984, Laurance et al. 2002). La evidencia a favor de una recolonización por especies que se extinguieron durante los pagos de deuda de extinción son escasas, y se limitan a un leve

aumento en la similitud promedio de los paisajes de alta cobertura y baja fragmentación con el bosque continuo.

Tal como lo expresan Boulinier et al. (2001), cualquier estudio que involucre mediciones a escala de paisaje para inferir procesos ecológicos tiene el aspecto negativo de no ser experimental, y por lo general cuenta con muy pocas réplicas. Por lo tanto, dichos estudios en general sólo permiten inferencias débiles, con respecto a los estudios experimentales, en la escala considerada (Wiens et al. 1993, Turner et al. 2001). En este caso, el tamaño de muestra relativamente pequeño y la gran variabilidad de los datos dio poca potencia inferencial a las comparaciones estadísticas. Por otro lado, los experimentos manipulativos que evalúan los efectos de la modificación de hábitat generalmente se conducen a escalas muy pequeñas y con organismos que no corresponden a aquellos que se consideran amenazados, por lo que sus resultados son difícilmente extrapolables (a escalas mayores y a otros organismos) (Turner et al. 2001, Lindemayer y Fischer 2007). En este sentido, se rescata el valor de los experimentos mensurativos de fragmentación, que al menos son “operados” a las escalas adecuadas del fenómeno de interés, a la escala de paisaje, y a menudo con los organismos que son el foco de las preocupaciones de la conservación.

4.5 CONCLUSIONES

El presente capítulo describe los efectos del grado de modificación del paisaje sobre la dinámica temporal de la comunidad de aves tropicales. A pesar de poseer poca potencia estadística, los resultados se corresponden bien con la teoría ecológica, en términos generales: 1) Los paisajes con menor cobertura y menor tamaño medio de fragmento poseen menor riqueza de especies dependientes de hábitat en ambos períodos de estudio, como una consecuencia del menor tamaño de las poblaciones que pueden sustentar los fragmentos de menor tamaño, y tal como predicen las teorías de biogeografía de islas y metacomunidades, estos paisajes también poseen tasas mayores de extinción de especies y menores números de especies colonizadoras; 3) Los paisajes que poseen coberturas boscosas y tamaños medios de fragmento relativamente grandes ($\sim 40\%$ y ≥ 10 ha, respectivamente) poseen tasas de extinción menores y un mayor número de especies colonizadoras, por lo que sus diversidades son máximas y sus comunidades relativamente estables en su similitud al bosque continuo entre períodos; 4) En los paisajes de menor cobertura y tamaño medio de fragmento, los cambios en la composición de las especies se relacionan con grandes aumentos de especies de baja dependencia del bosque, lo que implica un fuerte proceso de empobrecimiento comunitario o “descomposición ecosistémica”. Dado el valor de estos estudios observacionales, se reconoce la necesidad de ampliar la base empírica de experimentos mensurativos cuidadosamente diseñados y basados en protocolos similares (ver por ejemplo, McGarigal et al. 2005), que midan procesos biológicos a mediano y largo plazo. Los estudios similares en paisajes tropicales proveerán un aumento necesario en el cuerpo de conocimiento en la temática y mayor potencia inferencial para describir patrones generales y descubrir los factores causales de los cambios temporales en las comunidades bióticas de paisajes modificados.

Capítulo 5:
LA RELACIÓN ENTRE LAS CARACTERÍSTICAS DE LA
HISTORIA DE VIDA DE LAS AVES DE BOSQUE TROPICAL Y EL
GRADO DE MODIFICACIÓN DEL PAISAJE EN EL
NORORIENTE DE GUATEMALA

5.1 INTRODUCCION

La pérdida y la fragmentación del bosque tropical probablemente sean las causas principales del aumento reciente en la tasa de extinción de especies en este ecosistema (Wilson y Peters 1988, Pimm y Raven 2000, Millenium Ecosystem Assessment 2005, Wright y Muller-Landau 2006). Sin embargo, la evidencia empírica indica que no todas las especies declinan hacia la extinción con la modificación de hábitat, siendo algunas especies más vulnerables que otras (Davies et al. 2000, Henle et al. 2004). Por lo tanto, el conocimiento de estas sensibilidades diferenciales tiene consecuencias de amplia importancia tanto para la teoría ecológica y evolutiva, así como para la biología de la conservación (Henle et al. 2004, Beissinger et al. 2005, Stork et al. 2009, Davies et al. 2010). Es plausible, además, que dicha sensibilidad se relacione con algunas características de la historia natural de las especies (Drapeau et al. 2000, Brashares 2003, Gehring y Swihart 2003, Cushman y McGarigal 2003, Beissinger 2005, Henle et al. 2004). Para fines teóricos y prácticos, y en función de su historia natural, las especies pueden ser asignadas a grupos o tipos funcionales, o “gremios ecológicos”, independientes de su origen evolutivo o taxonómico. Estos gremios probablemente constituyan entidades operacionales adecuadas para inferir los mecanismos ecológicos que afectan a las comunidades bióticas en paisajes modificados (Henle et al. 2004, McGill et al. 2006, Petchey y Gaston 2006; pero ver Milesi et al. 2002).

Muchas características de las especies son adaptaciones evolutivas a su ambiente, adaptaciones que aumentan su aptitud (Southwood 1988). La expresión del ciclo de vida es el resultado de la estrategia genotípica y de las tácticas fenotípicas particulares utilizadas en respuesta al ambiente, expresadas como combinaciones de características de la historia de vida (Southwood 1988, Reynolds 2003). Una táctica de historia de vida, por lo tanto, puede ser definida como el conjunto de rasgos o características que maximiza la probabilidad de supervivencia y aptitud de un organismo (Stearns 1976).

La teoría del nicho ecológico (Hutchinson 1957, Chase y Liebold 2003, Liebold y Geddes 2005) indica que las especies tienen “preferencias” ecológicas, lo que significa que se encuentran en ciertas localidades donde encuentran condiciones apropiadas para subsistir, y en cada especie han evolucionado una gama de características ecológicas y etológicas que les permiten explotar la combinación particular de recursos representadas en su nicho (Pianka 1974, Legendre et al. 1997, Jaksic y Marone 2007). Además, aquellas especies que muestren nichos realizados similares con respecto a múltiples factores ambientales deberían de comportarse de manera similar ante cambios en el ambiente (Henle et al. 2004).

Las adaptaciones, sin embargo, pueden constituir una desventaja si los organismos se encuentran súbitamente enfrentados a condiciones adversas, por no estar adaptados a las nuevas condiciones generadas por los cambios en su hábitat (Southwood 1988). Los cambios en el ambiente que reducen la adaptación general se denominan colectivamente “deterioro de nicho” (Pianka 1974). En la escala evolutiva, tales cambios producen selección direccional que resulta en la adaptación al ambiente nuevo (Pianka 1974), pero en una escala temporal corta (es decir, ecológica), en condiciones de deterioro ambiental rápido, la población no tendrá tiempo de adaptarse y se extinguirá (local, regional o globalmente). La extinción, entonces, ocurre cuando surgen amenazas novedosas que están fuera de la experiencia evolutiva de las especies, u ocurren a tasas que sobrepasan a la tasa adaptativa (Bennett y Owens 1997, Brook et al. 2009).

Desde la perspectiva del nicho ecológico, conceptualizado como un volumen hiperdimensional donde los ejes representan gradientes ambientales (Hutchinson 1957), la modificación del hábitat equivaldría a un cambio en el dominio de dichos ejes: las

posiciones en uno o varios de los ejes del nicho donde una especie particular puede existir dejan de formar parte de los nuevos dominios de los ejes y la persistencia de la especie en el hábitat modificado y novedoso estará comprometida o resultará imposible. Consecuentemente, estos ambientes nuevos sirven como filtros para genotipos, siendo eliminados aquellos menos adaptados y dichos filtros operan directamente en los rasgos o combinaciones de características de historias de vida (Keddy 1992). Las especies (vistas como combinaciones particulares de dichas características, o tácticas de historia de vida) que forman parte de la nueva comunidad son aquellas que sobreviven el filtro (Keddy 1992).

Los organismos con intervalos de tolerancia muy estrechos en alguno o varios ejes del espacio de nicho, tal como las especies especialistas altamente adaptadas, generalmente sufren mayores pérdidas en aptitud debido al deterioro ambiental que los organismos generalistas con requerimientos más flexibles, en igualdad de condiciones (Pianka 1974, Owens y Bennett 2000). Después de un proceso de pérdida y fragmentación de hábitat, las especies de hábitos muy especializados son más vulnerables, ya que la probabilidad de que sus nichos estén representados en los remanentes de hábitat es menor (Henle et al. 2004).

La comunidad natural objeto de este estudio es la de aves dependientes de bosque tropical en el nororiente de Guatemala, que ha sido fuertemente impactada por la destrucción y degradación de su hábitat. En este capítulo, exploré en profundidad la relación entre las características de la historia de vida de las aves y la modificación de hábitat a escala de paisaje. Recopilé información bibliográfica de 14 características de la historia natural de las aves, y en el cuadro 5.4 describo las posibles relaciones de cada una de estas características, y uno o varios aspectos de la modificación del bosque tropical. Es importante mencionar que poner a prueba rigurosamente cada una de estas hipótesis de manera simultánea es difícil (o imposible), y por lo tanto el presente ejercicio debe considerarse exploratorio.

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1 Área de estudio, diseño experimental y relevamiento de aves

Estas características del trabajo están descritas en el capítulo 1 (Págs. 23-29).

5.2.2 Características de historia de vida de las especies

Para todas las especies detectadas recopilé información de las características de su historia natural, a partir de tres fuentes principales: 1) la compilación de la ecología y estado de conservación de las aves neotropicales de Stotz et al. (1996), de la cual obtuve información del número de estratos utilizados por cada especie, la altura de forrajeo, el número de hábitats y regiones zoogeográficas que utilizan y el hábitat principal; 2) la “Historia natural de las aves de Centroamérica”, de Skutch (1954, 1960, 1969) y la “Guía de las aves de Costa Rica”, de Stiles y Skutch (1989), de donde obtuve información de la masa corporal, la altura y amplitud en el sitio de colocación del nido, tipo de nido, el tamaño de la puesta, el hábito social y alimento; y 3) datos propios, de los cuáles se obtuvo la condición de residencia y la abundancia relativa en la región (Cerezo et al. 2005) y algunos datos de masa corporal.

En la compilación de Stotz et al. (1996) la altura de forrajeo es una variable categórica. Esta se transformó en una variable ordinal, que varió entre 0 y 4 (0 = terrestre; 1 = sotobosque; 2 = estrato medio; 3 = dosel; 4 = aéreo). Cuando se reportó el

uso de dos o más estratos por una especie, se le asignó el valor medio de éstos. La abundancia también fue una variable categórica y también se transformó en una variable ordinal (1 = rara; 2 = poco común; 3 = relativamente común; 4 = común).

Con respecto al hábito social, a todas las especies que forman grupos intraespecíficos entre más de dos individuos hasta decenas de individuos, y a aquellas especies que forman leks, se les asignó la categoría “gregaria”. La categoría “permanente” correspondió a aquellas especies en que ambos sexos defienden territorios en forma permanente (durante todo el curso del año). Las especies solitarias fueron aquellas que solo se reúnen con individuos del sexo opuesto en la época reproductiva y defienden territorios durante la época reproductiva, o mantienen territorios de forma individual durante parte o todo el año. Las especies en la categoría “grupo de alimentación-miembro ocasional” fueron aquellas que mantienen territorios de forma permanente o solitaria, pero que se unen a grupos mixtos de forrajeo cuando éstos pasan por su territorio.

Para las características del nido y tamaño de puesta, el valor de altura de colocación del nido correspondía a la mediana del intervalo de valores para la altura del nido, y si se daba un solo valor de altura, a la amplitud en la altura de colocación del nido se le asignó un valor de “0”. Las especies que construyeron su nido en madrigueras (e.g., familia Momotidae), estructuras globulares (e.g., Tyrannidae) o bolsas colgantes (e.g., Icteridae) se les asignó la categoría “cerrado”. Aquellas especies que anidan en cavidades de árboles se les asignó la categoría “cavidad” y todas las que tienen nidos en forma de copa, plataforma o anidan en el suelo, a la categoría “abierto”. Cuando el nido y tamaño de puesta no estuvo descrito para alguna especie, se le asignó el tipo de nido del género o familia, y la altura y tamaño de puesta del promedio para el género o familia (en caso de ser monoespecífica o la única representante del género).

Con respecto al tipo de alimento, las insectívoras fueron divididas de acuerdo al sustrato de forrajeo, en a) insectívoras de corteza, b) de follaje y hojarasca y c) de percha. Las insectívoras de corteza eran aquellas que obtienen su alimento del interior (e.g., Picidae) o superficie (e.g., Dendrocolaptidae) de la corteza de los árboles. Las insectívoras de percha son aquellas que se alimentan a través de la caza al vuelo desde el estrato arbóreo y arbustivo (Lopez de Casenave 2001; en inglés, “sallying insectivores”, e.g., Tyrannidae).

5.2.3 Análisis estadístico

Para estudiar la relación estadística entre pares de características de historia de vida, utilicé tres tipos de pruebas, dependiendo del tipo de variables involucradas. Para pares de variables cuantitativas utilicé la correlación de Pearson, para relacionar una variable cuantitativa con una categórica usé el análisis de varianza no paramétrico de un factor (Kruskal-Wallis) y para pares de variables cualitativas el análisis de tablas de contingencia con el estadístico Chi-cuadrado. Dado que se realizaron 13 pruebas para cada conjunto de datos (número de características - 1), aumentando la probabilidad de error tipo I, el nivel de significación (α) para cada prueba fue fijado en 0,01.

A partir de la evaluación de las relaciones entre las características de historia de vida, se identificaron aquellas que tuvieron el mayor número de relaciones estadísticas significativas con otras características. Estas fueron las que expresaron la mayor proporción de la variabilidad de la matriz “especies \times características de historia de vida”. La (o las) característica(s) que mayor variación explicara(n) de esta matriz, es decir, que tuviera el mayor número de relaciones estadísticamente significativas con las otra

variables, se utilizaría(n) como indicadora del gremio ecológico al cual pertenece la especie.

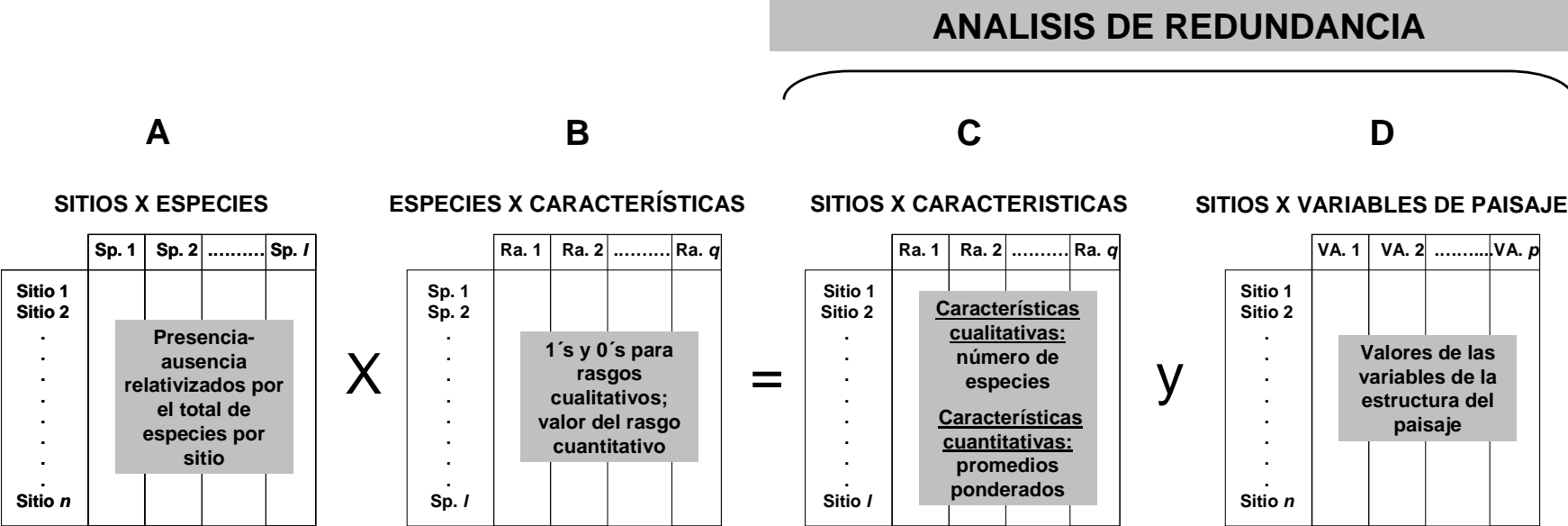
Para estudiar la relación entre la estructura del paisaje y la historia de vida de las aves utilicé la regresión Poisson (inciso 1.6.6, págs. 31-32) para la riqueza de especies de los gremios. No estudié la relación entre la abundancia de los gremios y las características del paisaje por el mal desempeño de la abundancia, por ser ésta menos sensible a los cambios en las características del paisaje (capítulo 3). Para comparar los efectos relativos del área y la configuración sobre el número de especies se utilizó la inferencia multi-modelo, o “modelos promediados” (Burnham y Anderson, 1998, 2001). Para cada grupo de especies, se obtuvieron coeficientes promedio de los modelos, ponderados por el peso de Akaike (descritos en el capítulo 1, inciso 1.6.6, págs. 34-35).

Adicionalmente, para cada gremio utilicé el análisis de redundancia (AR) para identificar cuáles características de historia de vida de las especies estuvieron relacionadas con el grado de modificación del paisaje. El análisis de redundancia es un análisis de componentes principales restringido, en el cual la proporción de la variabilidad de una matriz de sitios \times variables de respuesta (en este caso, paisajes de 1 km de radio \times características de historia de vida de las especies, denominada matriz C, Fig. 5.5.1) que expresa cada uno de los ejes de ordenación está restringida a la porción que está explicada por una matriz de sitios \times variables ambientales (siendo las últimas variables que describen la cantidad y configuración de fragmentos de bosque nativo en el paisaje) (McCune et al. 2002). Por lo tanto, tiene los mismos objetivos que el análisis de correspondencia canónico (ACC) descrito en el capítulo 2 (Pág. 46), pero a diferencia del ACC, supone una relación lineal entre las variables que describen a los sitios y las variables ambientales (el ACC supone una relación unimodal entre las variables que describen a los sitios y las variables ambientales). Siguiendo a Díaz y Cabido (1997), la matriz de sitios \times características de historias de vida (matriz C, Fig. 5.1) se obtuvo mediante la multiplicación matricial de una matriz de sitios (filas) y especies (columnas) (matriz A, Fig. 5.1) por una matriz de especies (filas) y características de historia de vida (columnas) (matriz B, Fig. 5.1). Cuando la característica de historia de vida era una variable categórica, la presencia de la característica se indicó por “1” y “0” si no la poseía (e.g., “miembro común de grupo de alimentación”), la columna resultante de la matriz C era el número de especies con dicha característica (e.g., número de especies que fueron miembros comunes de grupos de alimentación en cada sitio). Cuando la característica era cuantitativa u ordinal (e.g., “altura de forrajeo”), la columna resultante de la matriz C fue el valor promedio para las especies presentes en ese sitio (e.g., altura de forrajeo promedio de las especies presentes en el sitio). Por último, para evaluar la relación entre la estructura del paisaje representada por cada eje de ordenación y las características de historia de vida de las especies, calculé correlaciones de Pearson entre los valores de los sitios en los ejes y las características (columnas de la matriz C, Fig. 5.1).

5.3 RESULTADOS

El tipo de alimentación fue la característica que más se relacionó con las otras (es decir, que tuvo el mayor número de relaciones estadísticas significativas o marginalmente significativas con otras características, $\alpha = 0,01$; Cuadro 5.1). Consecuentemente, describo la variación en las historias de vida en función del gremio alimenticio. Los resultados de estas pruebas se resumen en el Cuadro 5.1, figuras 3 a 6 y apéndice 5.

Figura 5.1: Procedimiento descrito en los métodos para construir la matriz de sitios × características de historia de vida.



Cuadro 5.1: Relaciones entre las características de la historia de vida de las aves estudiadas. ¹ –variables cuantitativas; ² – Variables cualitativas. Los estadísticos por debajo de la diagonal son: 1) para pares de variables cuantitativas, la correlación de Pearson; 2) para variables cualitativa (factor de variación) y cuantitativa (variable de respuesta), el estadístico H de Kruskal-Wallis; para pares de variables cualitativas, el estadístico Chi-Cuadrado. Valores por arriba de la diagonal son los valores p de la prueba correspondiente, y los valores en negritas muestran correlaciones significativas (valor p < 0,01) y en itálicas, marginalmente significativas (0,01 < valor p < 0,05). “na”-no aplica. Los resultados detallados de las pruebas de Kruskal Wallis y Chi-Cuadrado se detallan en el apéndice 5.

	NUM. HABS. ¹	NUM. REG. ZOOGEOL. ¹	NUM. ESTRATOS ¹	ALTURA FORRAJEOL. ¹	ALTURA DE NIDO ¹	AMPLI. ALTURA NIDO ¹	TAMAÑO DE PUESTA ¹	PESO ¹	ABUND. REL. ¹	CONDICION ²	HABITO SOCIAL ²	ALIMENTO ²	TIPO DE NIDO ²	HAB. PRIN. ²
NUM. HABITATS ¹		0.00	0.14	<i>0.01</i>	<i>0.02</i>	0.17	<i>0.06</i>	1.00	<i>0.03</i>	0.95	0.07	<i>0.07</i>	1.00	<0.0001
NUM. REG. ZOOGEOL. ¹	0.48		0.19	0.61	0.12	0.89	0.12	0.30	0.12	0.65	0.23	0.02	1.00	0.75
NUM. DE ESTRATOS ¹	0.11	0.10		0.00	<i>0.08</i>	0.87	0.43	0.11	0.26	0.09	0.54	0.73	1.00	0.27
ALTURA DE FORRAJEOL. ¹	<i>0.19</i>	0.04	-0.23		0.00	0.00	<i>0.05</i>	0.55	0.08	0.53	0.05	<0.0001	1.00	<i>0.05</i>
ALTURA DE NIDO ¹	<i>0.18</i>	0.13	<i>-0.15</i>	0.62		0.00	0.84	0.00	0.74	na	0.26	0.00	0.00	0.67
AMPLI. ALTURA NIDO ¹	0.11	0.01	-0.01	0.26	0.53		0.33	0.42	<i>0.07</i>	na	0.02	<0.0001	0.67	0.59
TAMAÑO DE PUESTA ¹	<i>0.16</i>	-0.13	-0.07	<i>0.17</i>	-0.02	0.08		0.65	0.35	na	0.42	0.00	<0.0001	0.09
PESO ¹	0.00	0.08	-0.12	0.05	0.23	-0.07	0.04		0.13	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.00	0.84
ABUND. REL. ¹	<i>-0.16</i>	-0.11	-0.08	-0.13	0.03	<i>0.15</i>	-0.08	0.11		0.03	0.79	<i>0.10</i>	1.00	0.00
CONDICION ²	0.00	0.21	2.36	0.38	na	na	na	17.09	4.72		<0.0001	<0.0001	na	<i>0.09</i>
HABITO SOCIAL ²	8.40	5.56	2.56	9.19	5.21	11.28	3.49	29.02	1.68	25.17		<0.0001	0.39	0.01
ALIMENTO ²	13.78	18.07	4.35	33.68	28.22	34.73	19.48	89.14	13.21	103.50	100.97		<0.0001	0.68
TIPO DE NIDO ²	-99.95	-88.82	-125.01	-79.90	13.24	0.77	25.35	-7.85	-57.97	na	8.44	79.33		0.19
HAB. PRINCIPAL ²	25.67	0.57	2.14	5.87	0.80	1.03	4.26	0.35	15.90	<i>4.81</i>	20.45	12.93	6.16	

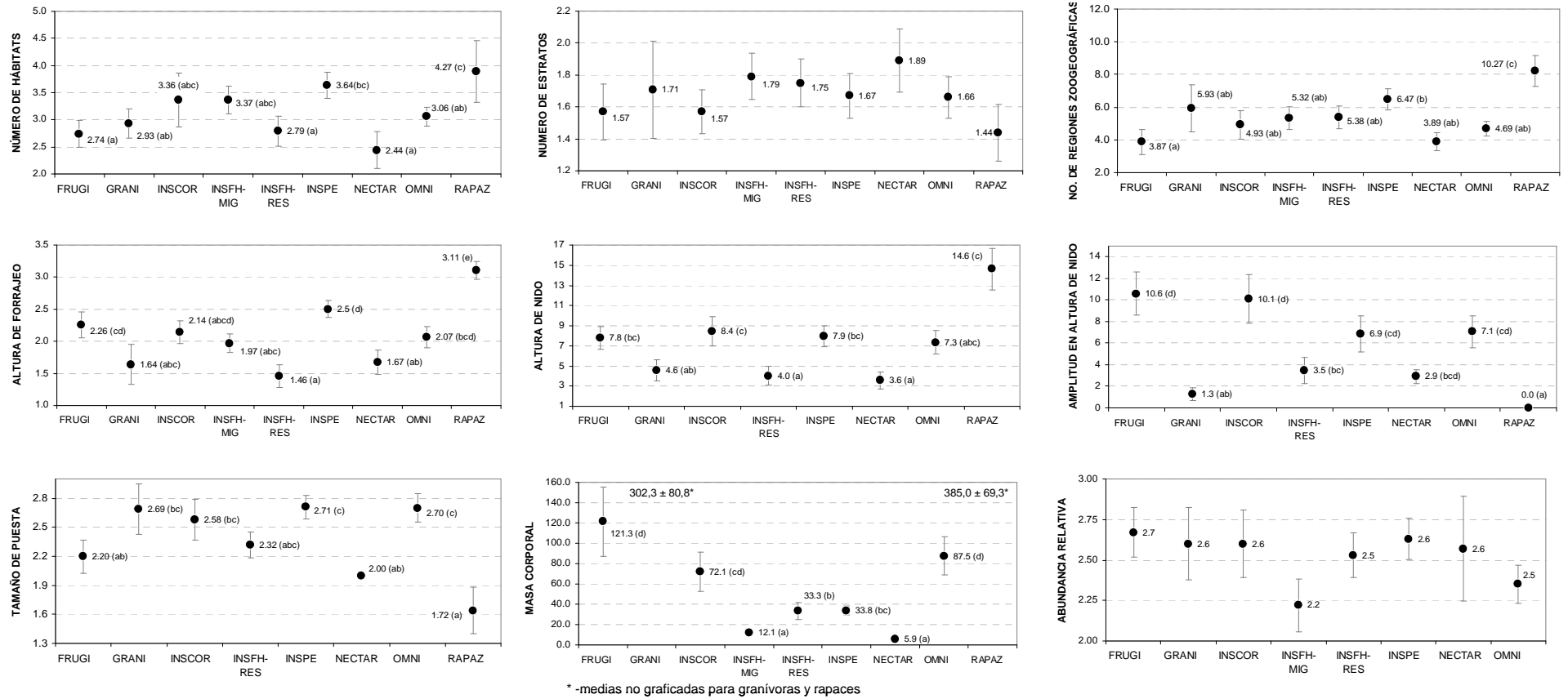


Figura 5.2: Relación entre los gremios alimenticios y las variables cuantitativas. Se muestran los promedios y sus errores estándar por gremio. Letras distintas indican diferencias significativas en la prueba *post-hoc* de Kruskal-Wallis.

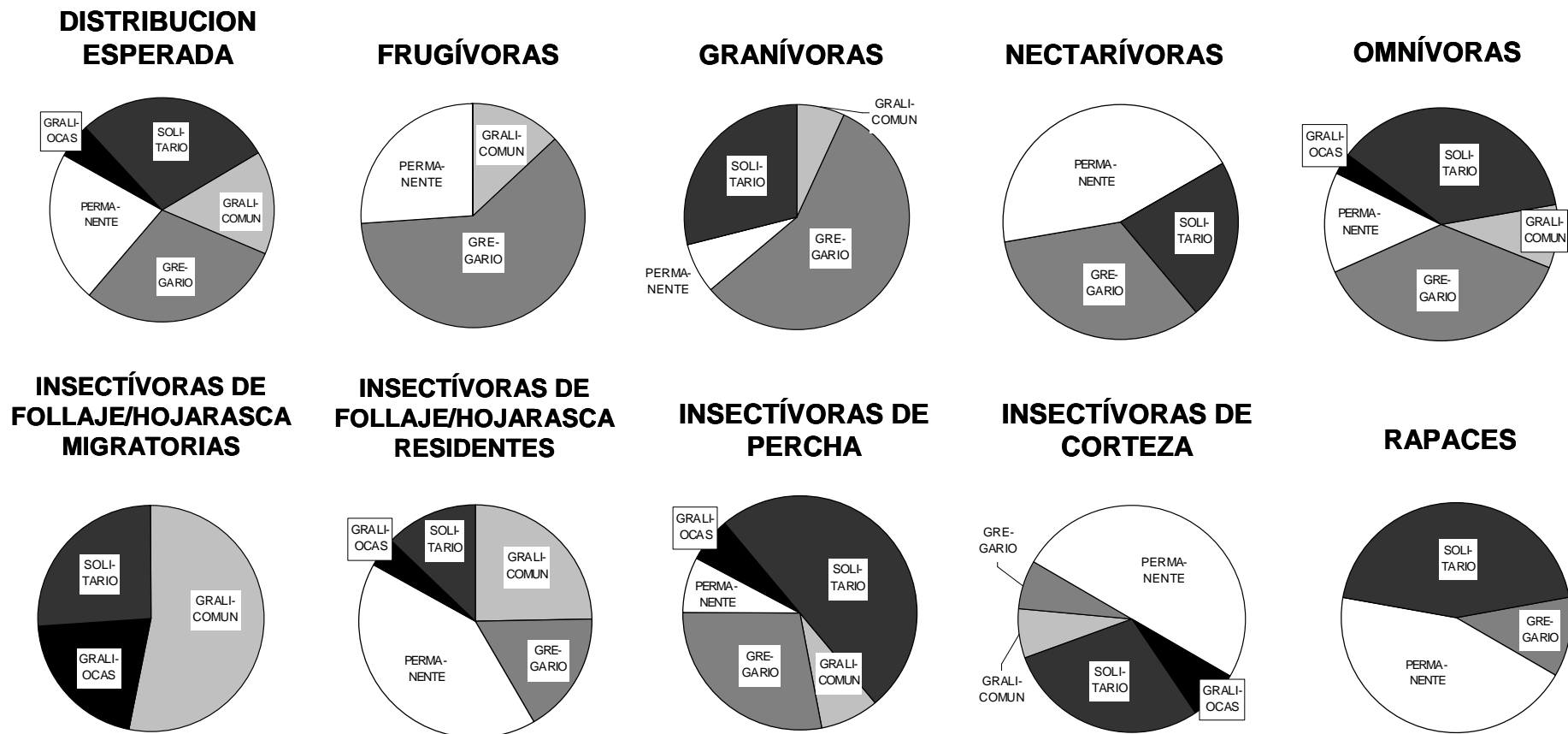
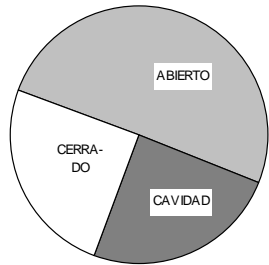
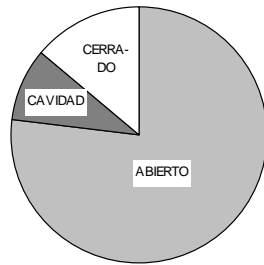


Figura 5.3: Porcentaje de las especies de cada gremio alimenticio con distintos hábitos sociales. Las variables estuvieron significativamente asociadas (no fueron independientes según la prueba de Chi-cuadrado, se muestra la distribución esperada bajo el supuesto de independencia). Leyenda: GRALI-COMÚN – miembro común de grupos de alimentación; GRALI-OCAS – miembro ocasional de grupo de alimentación.

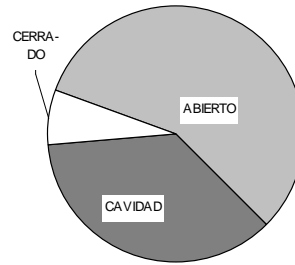
DISTRIBUCION ESPERADA



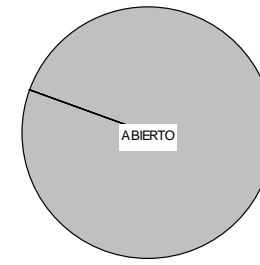
FRUGÍVORAS



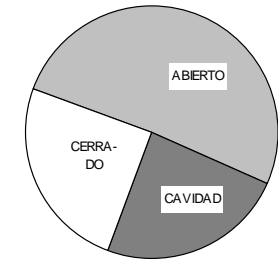
GRANÍVORAS



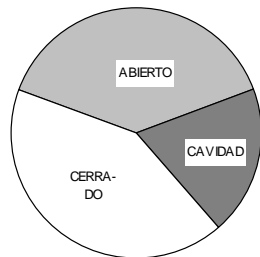
NECTARÍVORAS



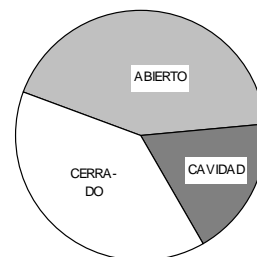
OMNÍVORAS



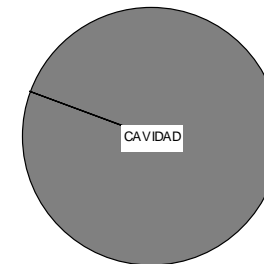
INSECTÍVORAS DE FOLLAJE/HOJARASCA RESIDENTES



INSECTÍVORAS DE PERCHA



INSECTÍVORAS DE CORTEZA



RAPACES

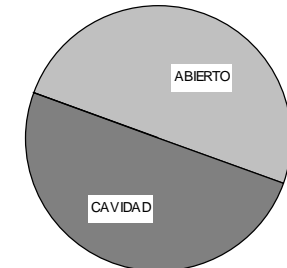


Figura 5.4: Porcentaje de las especies de cada gremio alimenticio con distintos tipos de nido. Las variables estuvieron asociadas (no fueron independientes según la prueba de Chi-cuadrado prueba estadística con Chi-cuadrado; se muestra la distribución esperada bajo el supuesto de independencia). Leyenda: GRALI-COMÚN – miembro común de grupos de alimentación; GRALI-OCAS – miembro ocasional de grupo de alimentación.

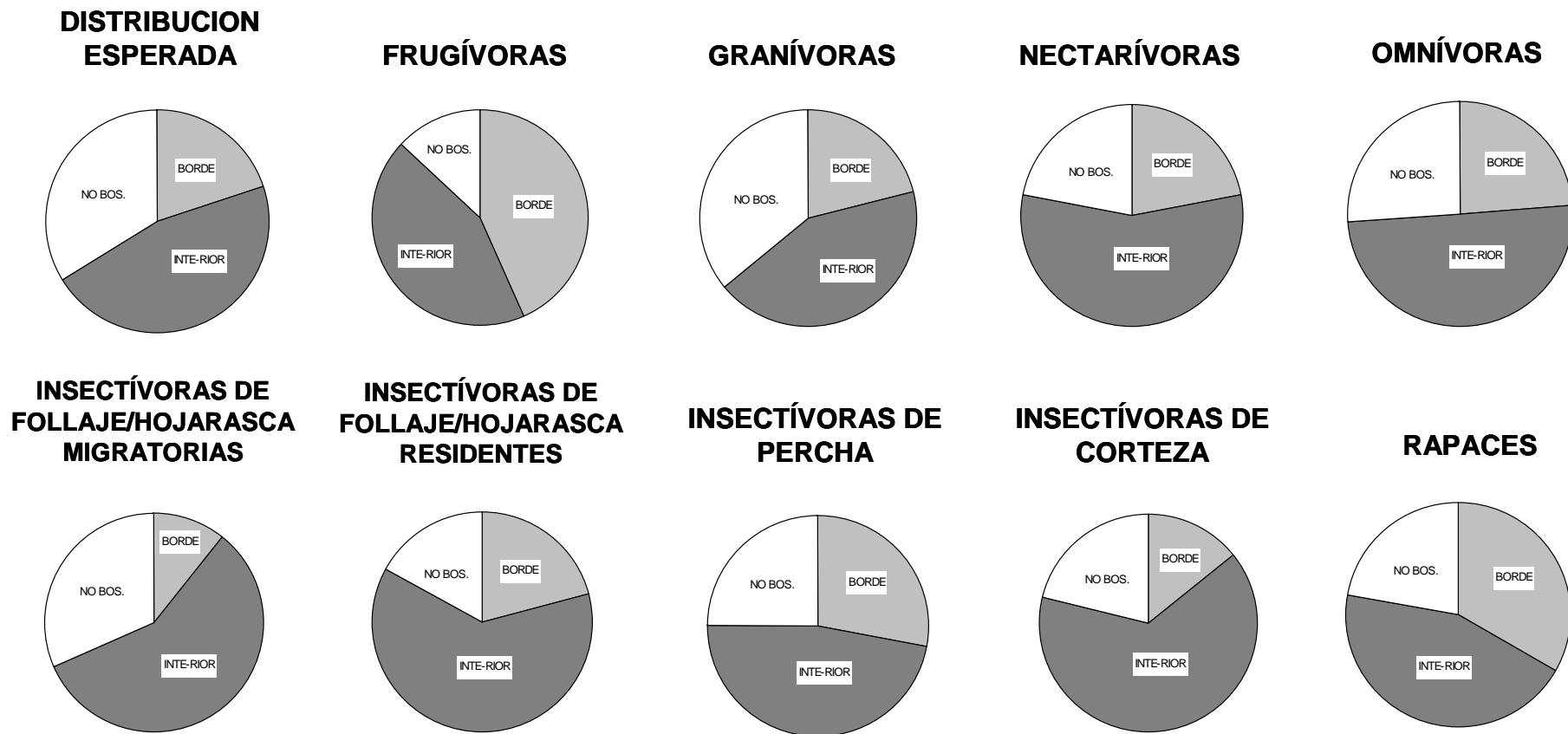


Figura 5.5: Porcentaje de las especies de cada gremio alimenticio con distintas adaptaciones al hábitat principal. Las variables no estuvieron asociadas (no se rechazó la hipótesis nula de independencia según la prueba de Chi-cuadrado; se muestra la distribución esperada bajo el supuesto de independencia).

5.3.1 Relación entre la estructura del paisaje y la riqueza de especies en cada gremio

El número de modelos en los conjuntos de confianza para los diferentes gremios alimenticios varió entre 4 para las especies omnívoras y 15 para las insectívoras de follaje y hojarasca migratorias; el promedio (± 1 D.E.) fue de $9,2 \pm 3,3$ modelos. En términos generales, los modelos con mayor evidencia a favor fueron aquellos que contenían a la cantidad de bosque como predictora (en 7 de 9 gremios), y cantidad y grado de fragmentación (en 5 de 9 gremios) (Cuadro 5.2). Los modelos con mayor evidencia a favor para las insectívoras de percha, y de follaje y hojarasca migratorias no contuvieron a la cantidad de bosque como una predictora importante (Cuadro 5.2).

El número de especies insectívoras de follaje y hojarasca residentes, nectarívoras, insectívoras de corteza, frugívoras, y granívoras, aumentó cuando se incrementó la cantidad de bosque nativo (coeficientes de área positivos, Fig. 5.6) mientras que la riqueza de rapaces disminuyó con el aumento de la cantidad de bosque (coeficientes de área negativos). Las omnívoras, insectívoras de follaje y hojarasca migratorias e insectívoras de percha no tuvieron ninguna respuesta a cambios en la cobertura (coeficientes cercanos a cero, Fig. 5.6).

Las especies insectívoras de follaje y hojarasca residentes, nectarívoras, granívoras, insectívoras de corteza y de percha, y omnívoras, disminuyeron con los aumentos en la fragmentación del paisaje (Fig. 5.6). Las frugívoras, rapaces e insectívoras de follaje y hojarasca migratorias prácticamente no respondieron al grado de fragmentación del paisaje (Fig. 5.6). La relación entre el término de interacción (entre el área y la fragmentación) fue positiva con las especies omnívoras, insectívoras de follaje y hojarasca residentes, nectarívoras y granívoras.

Las rapaces, omnívoras, e insectívoras de follaje y hojarasca migratorias tuvieron una respuesta negativa a la proporción de bosque primario, mientras que el resto de los gremios prácticamente no tuvo respuesta a esta característica del paisaje (Fig. 5.6). Con respecto a los cambios en el perímetro boscoso, las granívoras y omnívoras tuvieron una respuesta positiva a aumentos de esta variable, y la riqueza de rapaces, frugívoras, nectarívoras e insectívoras de follaje y hojarasca disminuyó con el aumento del perímetro. Las insectívoras de corteza y de percha no respondieron a cambios en el perímetro boscoso (Fig. 5.6).

En resumen, la cantidad de bosque nativo (área) tuvo el mayor efecto estadístico (en valor absoluto) sobre la riqueza de especies de los distintos gremios ($0,98 \pm 0,90$), seguida por el grado de fragmentación ($0,40 \pm 0,44$), el perímetro boscoso ($0,34 \pm 0,63$), el término de interacción entre área y fragmentación ($0,18 \pm 0,21$) y, por último, la proporción de bosque primario ($0,09 \pm 0,07$). El tamaño del efecto estadístico del perímetro fue particularmente grande para las aves rapaces ($-2,01 \pm 0,93$), pero excluyendo el valor correspondiente a este gremio del (valor absoluto del) efecto promedio, el efecto del perímetro fue mucho menor en términos generales ($0,13 \pm 0,09$).

5.3.2 Análisis de redundancia por gremio

El porcentaje de la variancia total de las matrices de sitios por características de historia de vida (matriz C, Fig. 5.1) explicado por el análisis de redundancia para los distintos gremios varió entre 12,7% para las nectarívoras y 33,5% para las insectívoras de percha (Cuadro 5.3), con un promedio de variación explicada (± 1 D.E.) de $22,7 \pm 7,4\%$. De la variación explicada por las variables de paisaje (i.e., variación restringida), el porcentaje explicado por el eje 1 varió entre 68,6% para las nectarívoras y 85,4% para

Cuadro 5.2: Conjuntos de confianza de modelos para la riqueza de especies de los distintos gremios. Frag-Fragmentación; A*F - interacción entre área y fragmentación; Peri - perímetro; Prim. - proporción de bosque primario del total de bosque nativo.

Frugívoras

#	MODELO	AICc	w_i
1	Area + Peri	85.3	0.27
2	Area	85.6	0.24
3	Area + Pprim + Peri	87.3	0.10
4	Area + Frag + Peri	87.5	0.09
5	Area + Pprim	87.7	0.08
6	Area + Frag	87.7	0.08
7	Area + Frag + F*A	89.1	0.04
8	Area + Frag + F*A + Peri	89.1	0.04
9	Area + Frag + Pprim	89.8	0.03

Granívoras

#	MODELO	AICc	w_i
1	Area + Frag	98.9	0.26
2	Area + Frag + F*A	99.8	0.17
3	Area + Frag + Peri	100.2	0.14
4	Area + Frag + Pprim	100.9	0.10
5	Area + Frag + F*A + Peri	101.2	0.08
6	Area	101.5	0.07
7	Area + Frag + F*A + Pprim	101.6	0.07
8	Area + Frag + F*A + Peri + Pprim	102.9	0.04
9	Area + Peri	103.1	0.03

Nectarívoras

#	MODELO	AICc	w_i
1	Area + Frag	96.9	0.20
2	Area	97.2	0.16
3	Area + Frag + F*A	97.4	0.15
4	Area + Frag + Peri	98.5	0.09
5	Area + Peri	98.6	0.08
6	Area + Frag + Pprim	98.8	0.07
7	Area + Frag + F*A + Peri	99.0	0.07
8	Area + Frag + F*A + Pprim	99.1	0.06
9	Area + Pprim	99.2	0.06

Omnívoras

#	MODELO	AICc	w_i
1	Area + Frag + F*A + Pprim	75.6	0.42
2	Area + Frag + F*A	76.3	0.30
3	Area + Frag + F*A + Peri + Pprim	77.8	0.14
4	Area + Frag + F*A + Peri	78.5	0.10

Insectívoras de corteza

#	MODELO	AICc	w_i
1	Area + Frag	56.3	0.30
2	Area	57.6	0.15
3	Area + Frag + Pprim	58.1	0.12
4	Area + Frag + F*A	58.4	0.10
5	Area + Frag + Peri	58.4	0.10
6	Area + Pprim	59.5	0.06
7	Area + Peri	59.7	0.05
8	Area + Frag + F*A + Pprim	60.2	0.04
9	Area + Frag + F*A + Peri	60.6	0.03

Insectívoras de follaje y hojarasca-residentes

#	MODELO	AICc	w_i
1	Area + Frag + F*A	146.2	0.26
2	Area + Frag	146.4	0.24
3	Area + Frag + F*A + Peri	147.4	0.14
4	Area + Frag + Peri	147.7	0.13
5	Area + Frag + Pprim	148.3	0.09
6	Area + Frag + F*A + Pprim	148.3	0.09

Insectívoras de follaje y hojarasca-migratorias

#	MODELO	AICc	w_i
1	Pprim	138.6	0.14
2	Frag	139.0	0.11
3	Peri	139.0	0.11
4	Area	139.3	0.10

Insectívoras de percha

#	MODELO	AICc	w_i
1	Frag	64.2	0.29
2	Frag + Peri	66.0	0.12
3	Frag + Pprim	66.3	0.10
4	Area + Frag	66.3	0.10

Cuadro 5.2 (cont.)

Insectívoras de follaje y hojarasca-migratorias

5	Area + Frag + F*A	139.8	0.07
6	Peri + Pprim	140.1	0.07
7	Frag + Pprim	140.4	0.06
8	Area + Pprim	140.6	0.05
9	Frag + Peri	140.7	0.05
10	Area + Peri	141.1	0.04
11	Area + Frag	141.1	0.04
12	Area + Frag + F*A + Peri	141.4	0.03
13	Area + Frag + F*A + Pprim	141.4	0.03
14	Frag + Peri + Pprim	141.8	0.03
15	Area + Pprim + Peri	142.1	0.02

Insectívoras de percha

5	Pprim	67.8	0.05
6	Peri	67.9	0.05
7	Area	67.9	0.05
8	Frag + Peri + Pprim	68.1	0.04
9	Area + Frag + Peri	68.2	0.04
10	Area + Frag + Pprim	68.4	0.04
11	Area + Frag + F*A	68.5	0.03
12	Peri + Pprim	69.8	0.02
13	Area + Pprim	69.9	0.02

Rapaces

#	MODELO	AICc	w_i
1	Area + Peri	117.8	0.37
2	Area + Pprim + Peri	119.4	0.16
3	Area + Frag + Peri	119.8	0.13
4	Area	120.2	0.11
5	Area + Frag	121.7	0.05
6	Area + Frag + F*A + Peri	122.0	0.04
7	Area + Pprim	122.1	0.04
8	Area + Frag + Pprim	123.6	0.02
9	Area + Frag + F*A + Peri + Pprim	123.6	0.02

las insectívoras de percha, con una media de $78,3 \pm 6,6\%$. El eje 2, en promedio, explicó un $13,0 \pm 0,04\%$ y el eje 3 un $4,8 \pm 3,3\%$. En todos los casos se observó un efecto de arco, siendo el eje 2 una combinación cuadrática del eje 1 y representando la variación en el perímetro dependiente del área. Dada la poca variabilidad explicada por el eje 3, se interpretó exclusivamente la variación del eje 1.

Este eje representó principalmente cambios en la cobertura de bosque nativo y la variación en la fragmentación y proporción de bosque primario asociada a la cobertura, para casi todos los gremios (ver correlaciones mayores a 0,6 entre los valores del eje 1 de los análisis de redundancia y la cobertura (área), fragmentación y proporción de bosque primario; Cuadro 5.3). En menor grado, pero con correlaciones altas o relativamente altas para 5 de los 9 gremios, el eje estuvo relacionado con la interacción entre la cobertura y fragmentación (AXF). El eje 1 tuvo correlaciones altas o relativamente altas con el perímetro en el caso de las rapaces (0,86) e insectívoras de follaje y hojarasca (-0,48).

Las siguientes características estuvieron positivamente asociadas a los paisajes con altas proporciones de cobertura de bosque nativo y proporción de bosque primario, y bajos niveles de fragmentación, de acuerdo la correlación de Pearson ($r \geq 0,4$; Cuadro 5.3): número de especies adaptadas al interior de bosque (INTBOS, 7 de 9 gremios), número de especies que son miembros comunes de grupos de alimentación (HA-GACO, 5 de 7 gremios), número de especies de hábitos solitarios (HS-SOLIT, 5 de 8 gremios),

número de especies que anidan en cavidades (NI-CAVI, 3 de 6 gremios), y número de especies con nidos abiertos (NI-ABI, 3 de 7 gremios).

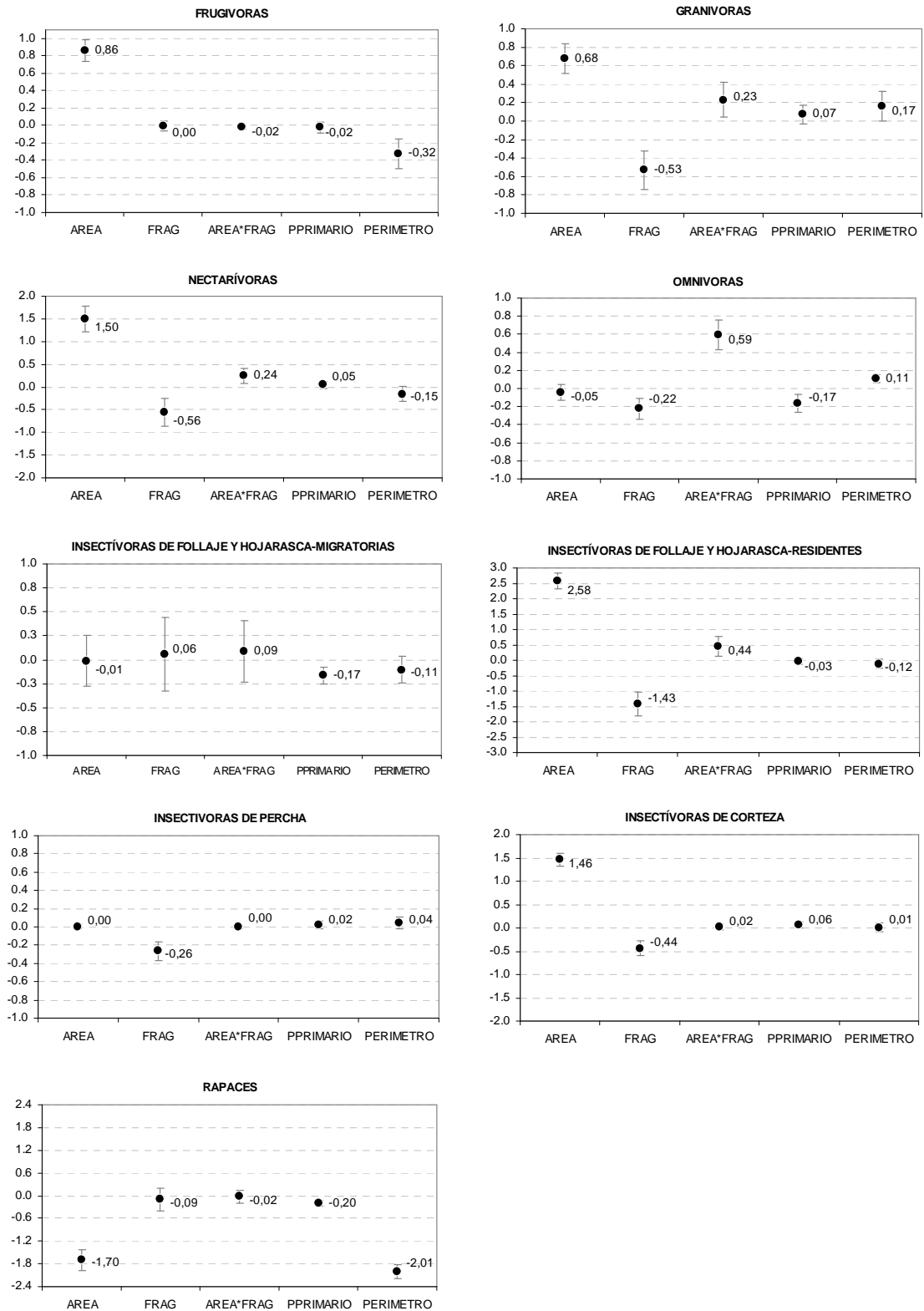


Figura 5.6: coeficientes promedio (ponderados por los pesos de Akaike de los modelos del conjunto de confianza) de las variables de paisaje, para los distintos gremios alimenticios.

Las características que estuvieron positivamente asociadas a los paisajes con bajas proporciones de cobertura de bosque nativo y proporción de bosque primario, y altos niveles de fragmentación, fueron las siguientes: número de especies no dependientes de bosque nativo (NOBOS, 6 de 9 gremios), mayor número promedio de hábitats utilizados (NUMHABS, 5 de 9 gremios), mayor altura promedio de forrajeo (ALTFORR, 5 de 9 gremios), y mayor tamaño promedio de nidada (NIDADA, 4 de 7 gremios).

Cuadro 5.3: Análisis de redundancia para los distintos gremios; r de Pearson $\geq 0,60$ en negritas, $0,40 \leq r \leq 0,60$ en itálicas.

FRUGIVORAS

Var. total:	18.00
Var. restring.:	4.72
% var. total restring.:	26.24

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Autovalor	3.71	0.80	0.11
% restringida	0.79	0.17	0.02

	AREA	FRAG	PPRI	PERI	AXF
Corr. eje 1 RA	0.95	-0.70	0.64	-0.26	-0.52

		RDA1	r
-AREA	NUMHABS	-1.86	-0.79
-PPRI	<i>NOBOS</i>	<i>-1.16</i>	<i>-0.49</i>
+FRAG	<i>ALTFORR</i>	<i>-1.04</i>	<i>-0.44</i>
	NZOO	-0.92	-0.39
	AMPLNIDO	-0.80	-0.34
	ALTNIDO	-0.68	-0.29
	BORBOS	-0.60	-0.25
	PESO	0.04	0.02
	NI.CERRA	0.15	0.06
	NUMSTRAT	0.29	0.12
	NIDADA	0.45	0.19
	ABUND	0.61	0.26
	HS.PERMA	0.89	0.38
	<i>NI.ABIER</i>	<i>1.11</i>	<i>0.47</i>
	<i>HS.GREG</i>	<i>1.14</i>	<i>0.48</i>
-FRAG	<i>NI.CAVI</i>	<i>1.21</i>	<i>0.51</i>
+PPRI	HS.GACO	1.73	0.73
+AREA	INTBOS	2.03	0.86

NECTARIVORAS

Var. total:	15.00
Var. restring.:	1.91
% var. total restring.:	12.72

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Autovalor	1.31	0.29	0.16
% restringida	0.69	0.15	0.09

GRANIVORAS

Var. total:	19.00
Var. restring.:	3.66
% var. total restring.:	19.28

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Autovalor	3.00	0.51	0.07
% restringida	0.82	0.14	0.02

	AREA	FRAG	PPRI	PERI	AXF
Corr. eje 1 RA	-0.93	0.70	-0.75	0.34	0.52

		RDA1	r
+AREA	INTBOS	-1.61	-0.65
+PPRI	HS.SOLIT	-1.46	-0.59
-FRAG	<i>PESO</i>	<i>-1.35</i>	<i>-0.55</i>
	<i>ABUND</i>	<i>-1.20</i>	<i>-0.49</i>
	<i>NI.ABIER</i>	<i>-1.20</i>	<i>-0.49</i>
	HS.PERMA	-0.22	-0.09
	HS.GACO	0.01	0.00
	AMPLNIDO	0.10	0.04
	NI.CAVI	0.16	0.06
	HS.GREG	0.23	0.09
	NZOO	0.24	0.10
	NOBOS	0.31	0.12
	NUMSTRAT	0.49	0.20
	<i>NIDADA</i>	<i>1.07</i>	<i>0.43</i>
	<i>ALTNIDO</i>	<i>1.21</i>	<i>0.49</i>
+FRAG	<i>BORBOS</i>	<i>1.23</i>	<i>0.50</i>
-PPRI	ALTFORR	1.41	0.57
-AREA	NUMHABS	1.51	0.61

OMNIVORAS

Var. total:	22.00
Var. restring.:	6.44
% var. total restring.:	29.25

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Autovalor	4.65	1.37	0.18
% restringida	0.72	0.21	0.03

Cuadro 5.3 (cont.)

	AREA	FRAG	PPRI	PERI	AXF
Corr. eje 1 RA	0.96	-0.80	0.77	-0.36	-0.58

NECTARIVORAS

		RDA1	r
-AREA	ALTFORR	-0.86	-0.30
-PPRI	NOBOS	-0.81	-0.29
+FRAG	NUMSTRAT	-0.74	-0.26
	NUMHABS	-0.65	-0.23
	HS.SOLIT	-0.52	-0.18
	ALTNIDO	-0.48	-0.17
	BORBOS	-0.39	-0.14
	AMPLNIDO	-0.32	-0.11
	NZOO	0.07	0.02
	PESO	0.43	0.15
	HS.PERMA	0.72	0.25
-FRAG	HS.GREG	0.97	0.34
+PPRI	INTBOS	1.53	0.54
+AREA	ABUND	1.56	0.55

INSECTIVORAS DE CORTEZA

Var. total:	16.00
Var. restring.:	4.50
% var. total restring.:	28.09

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Autovalor	3.82	0.50	0.14
% restringida	0.85	0.11	0.03

	AREA	FRAG	PPRI	PERI	AXF
Corr. eje 1 RA	0.96	-0.75	0.70	-0.25	-0.58

	AREA	FRAG	PPRI	PERI	AXF
Corr. eje 1 RA	0.91	-0.61	0.66	-0.36	-0.46

OMNIVORAS

		RDA1	r
-AREA	NOBOS	-1.58	-0.70
-PPRI	NUMHABS	-1.48	-0.66
+FRAG	NI.LABIER	-1.39	-0.62
	NUMSTRAT	-1.33	-0.59
	NIDADA	-1.29	-0.57
	BORBOS	-1.17	-0.52
	AMPLNIDO	-1.16	-0.52
	HS.PERMA	-1.09	-0.48
	HS.GREG	-1.02	-0.45
	ALTNIDO	-0.90	-0.40
	RES	-0.81	-0.36
	NI.CERRA	-0.58	-0.26
	HS.GAOC	-0.34	-0.15
	PESO	-0.22	-0.10
	ABUND	-0.19	-0.09
	MIG	0.42	0.19
	ALTFORR	0.44	0.20
	HS.SOLIT	0.78	0.35
	HS.GACO	0.98	0.44
-FRAG	NI.CAVI	1.03	0.46
+PPRI	NZOO	1.15	0.51
+AREA	INTBOS	1.47	0.65

INSECTIVORAS DE FOLLAJE Y HOJARASCA, MIGRATORIAS

Var. total:	13.00
Var. restring.:	1.81
% var. total restring.:	13.95

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Autovalor	1.47	0.21	0.06
% restringida	0.81	0.12	0.03

	AREA	FRAG	PPRI	PERI	AXF
Corr. eje 1 RA	0.94	-0.71	0.49	0.35	-0.37

Cuadro 5.3 (cont.)

INSECTIVORAS DE CORTEZA

		RDA1	r
-AREA	NUMHABS	-1.87	-0.79
+FRAG	ALTFORR	-1.31	-0.56
-PPRI	NOBOS	-1.23	-0.52
+AXF	NUMSTRAT	-1.07	-0.45
	NIDADA	-0.89	-0.38
	NZOO	-0.56	-0.24
	PESO	-0.26	-0.11
	ABUND	0.00	0.00
	AMPLNIDO	0.13	0.05
	BORBOS	0.68	0.29
	HS.PERMA	0.72	0.31
	ALTNIDO	0.75	0.32
-AXF	HS.GACO	1.13	0.48
+PPRI	HS.GAOC	1.67	0.71
-FRAG	HS.SOLIT	1.80	0.76
+AREA	INTBOS	1.83	0.78

INSECTIVORAS DE FOLLAJE Y HOJARASCA, RESIDENTES

Var. total:	20.00
Var. restring.:	5.05
% var. total restring.:	25.23

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Autovalor	4.17	0.38	0.26
% restringida	0.83	0.08	0.05

	AREA	FRAG	PPRI	PERI	AXF
Corr. eje 1 RA	0.94	-0.71	0.59	-0.48	-0.63

		RDA1	r
-AREA	NIDADA	-1.32	-0.61
+FRAG	NUMSTRAT	-0.76	-0.35
+AXF	AMPLNIDO	-0.62	-0.29
-PPRI	NUMHABS	-0.56	-0.26
+PERI	BORBOS	-0.31	-0.14
	ALTNIDO	-0.21	-0.10
	ALTFORR	-0.01	-0.01
	PESO	0.01	0.01
	NI.CAVI	0.13	0.06
	NOBOS	0.20	0.09
	NI.CERRA	0.68	0.32
	HS.PERMA	0.73	0.34
	HS.GAOC	0.76	0.35
	NZOO	1.00	0.46
	ABUND	1.04	0.48
-PERI	HS.SOLIT	1.07	0.49
+PPRI	HS.GREG	1.65	0.76
-AXF	HS.GACO	1.68	0.78
-FRAG	NLABIER	1.70	0.78
+AREA	INTBOS	1.74	0.81

INSECTIVORAS DE FOLLAJE Y HOJARASCA, MIGRATORIAS

		RDA1	r
-AREA	HS.GFOC	-1.47	-0.53
+FRAG	NOBOS	-1.35	-0.48
	ALTFORR	-1.29	-0.46
	ABUND	-1.22	-0.44
	HS.SOLIT	-0.35	-0.13
	NZOO	-0.18	-0.06
	HS.GREG	0.31	0.11
	INTBOS	0.49	0.18
	PESO	0.63	0.23
	HS.GACO	0.67	0.24
	BORBOS	0.76	0.27
-FRAG	NUMHABS	0.88	0.32
+AREA	NUMSTRAT	1.27	0.46

INSECTIVORAS DE PERCHA

Var. total:	21.00
Var. restring.:	7.04
% var. total restring.:	33.51

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Autovalor	6.01	0.57	0.30
% restringida	0.85	0.08	0.04

	AREA	FRAG	PPRI	PERI	AXF
Corr. eje 1 RA	-0.97	0.70	-0.72	0.17	0.45

		RDA1	r
+AREA	INTBOS	-1.49	-0.71
+PPRI	HS.SOLIT	-1.36	-0.65
-FRAG	HS.GACO	-1.14	-0.54
	MIG	-0.83	-0.39
	NI.CERRA	-0.29	-0.14
	NUMSTRAT	0.20	0.10
	PESO	0.23	0.11
	NLABIER	0.28	0.13
	BORBOS	0.30	0.14
	RES	0.30	0.14
	NI.CAVI	0.54	0.26
	HS.PERMA	0.89	0.43
	ALTFORR	1.22	0.58
	ABUND	1.30	0.62
	NOBOS	1.35	0.64
	HS.GREG	1.36	0.65
	NIDADA	1.40	0.67
	NUMHABS	1.54	0.73
+FRAG	AMPLNIDO	1.56	0.74
-PPRI	ALTNIDO	1.59	0.76
-AREA	NZOO	1.70	0.81

Cuadro 5.3 (cont.)
RAPACES

Var. total:	16.00
Var. restring.:	2.55
% var. total restring.:	15.91

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Autovalor:	1.76	0.33	0.30
% restringida:	0.69	0.13	0.12

	AREA	FRAG	PPRI	PERI	AXF
Corr. eje 1 RA	0.71	-0.62	0.16	0.86	0.00

		RDA1	r
-PERI	NI.ABIER	-1.21	-0.60
-AREA	<i>HS.GREG</i>	-0.96	-0.47
+FRAG	<i>NOBOS</i>	-0.94	-0.47
	<i>HS.PERMA</i>	-0.62	-0.31
	<i>NUMHABS</i>	-0.38	-0.19
	<i>BORBOS</i>	-0.32	-0.16
	<i>NIDADA</i>	-0.32	-0.16
	<i>NUMSTRAT</i>	-0.12	-0.06
	<i>NZOO</i>	0.07	0.04
	<i>ABUND</i>	0.16	0.08
	<i>ALTNIDO</i>	0.21	0.10
	<i>ALTFORR</i>	0.43	0.22
	<i>PESO</i>	0.62	0.31
-FRAG	<i>INTBOS</i>	0.80	0.40
+AREA	<i>HS.SOLIT</i>	0.83	0.41
+PERI	<i>NI.CAVI</i>	1.08	0.53

5.4 DISCUSION

El valor principal del concepto utilitario de gremio en ecología es que los gremios pueden ser definidos de forma más o menos objetiva, independientemente de las especies particulares que los componen (Terborgh y Robinson 1986; pero ver Lopez de Casenave 2001). En este estudio, el gremio alimenticio resultó ser particularmente sensible a la variación en otras características de la historia de vida de las aves, constituyéndose en un descriptor general muy útil de la historia de vida de las especies. Kennedy et al. (2010) también encontraron que la pertenencia al gremio alimenticio fue la variable que mejor discriminó a las aves típicas de bosque tropical jamaquino en 4 grupos de respuesta a la matriz que circundó los fragmentos de bosque estudiados (utilizando árboles de clasificación).

En general, el número de especies de los distintos gremios respondió significativamente a modificaciones en la cantidad y configuración del bosque nativo en el paisaje (Cuadro 5.2, Fig. 5.6). Las especies frugívoras, granívoras, nectarívoras, insectívoras de corteza e insectívoras de follaje y hojarasca residentes, que respondieron positivamente a los aumentos en la cantidad de bosque nativo en el paisaje, y a excepción de las frugívoras, negativamente a aumentos en la fragmentación de bosque (Fig. 5.1),

compartieron una serie de rasgos que probablemente las hacen más vulnerables a reducciones en la cantidad y a la fragmentación del bosque nativo. Estos cuatro gremios tuvieron los valores promedio más bajos del número de hábitats utilizados (o amplitud de hábitat), que podría impedirles hacer uso de la vegetación típica de la matriz modificada que rodea los fragmentos de bosque en la región, que consiste en pasturas abiertas o parcialmente arboladas y cultivos bajos, como el maíz. La incapacidad de utilizar otros hábitats para suplementar recursos o dispersarse a otros fragmentos de bosque probablemente esté relacionada con una incapacidad adaptativa (etológica) de transitar ambientes no forestados, por lo que su capacidad de dispersión y colonización de paisajes fragmentados puede verse reducida (Laurance et al. 2011).

En particular, las aves insectívoras de follaje y hojarasca residentes fueron las más afectadas por la disminución en la cobertura y proporción de bosque primario y por el aumento de la fragmentación de todos los gremios (Fig. 5.6), un resultado observado en muchos otros estudios (Stouffer y Bierregaard 1995a, Canaday 1996, Stratford y Stouffer 1999, Sekercioglu 2002, Sekercioglu et al. 2002, Martínez-Morales 2005a, b, Lees y Peres 2008). En ausencia de diferencias en la estructura de la vegetación y en la abundancia de presas entre fragmentos de bosque tropical y bosque continuo en Costa Rica, Sekercioglu et al. (2002) concluyeron que la característica de historia de vida que más influyó en la persistencia de aves insectívoras de sotobosque fue la amplitud de hábitat: aquellas especies que desaparecieron o declinaron en los fragmentos fueron las que no tuvieron la capacidad de utilizar hábitats secundarios de la matriz que circundó a los fragmentos. Asimismo, el análisis de redundancia mostró que las especies omnívoras, insectívoras de corteza, insectívoras de percha y, en menor grado, las rapaces que tuvieron una menor amplitud de hábitat estuvieron asociadas a paisajes con mayor cobertura y menor fragmentación de hábitat (Cuadro 5.3), a pesar de que dichos gremios individualmente no mostraron una respuesta marcada a la modificación del paisaje (en el caso de las insectívoras de corteza) o prácticamente no respondieron a ella (Fig. 5.6). La amplitud de hábitat, que está estrechamente relacionada con la dependencia de las especies al bosque tropical primario, podría ser por lo tanto una de las características con mayor influencia en la respuesta de las especies a la reducción de la cantidad y fragmentación del hábitat boscoso (Stouffer y Bierregaard 1995a, Gascon et al. 1999, Laurance et al. 2002, Sekercioglu et al. 2002, Lees y Peres 2008). En la amazonía brasileña, la tolerancia de los vertebrados terrestres a los hábitats de la matriz está directamente relacionada con la tolerancia a los hábitats perimetrales (i.e., hábitat de “borde”), la capacidad de atravesar pequeños claros de bosque y la flexibilidad etológica (ver citas en Laurance et al. 2011).

Las granívoras, nectarívoras e insectívoras de follaje y hojarasca residentes además forrajea y anidan en los estratos inferiores del bosque (Fig. 5.2), lo cual podría hacerlas más vulnerables a los efectos de degradación de hábitat típicos de los fragmentos perturbados por la actividad humana, que afectan especialmente al sotobosque (Laurance 1998, Laurance et al. 2002, Cochrane y Laurance 2002). La estructura del paisaje estuvo relacionada con un proceso de degradación de la vegetación en los fragmentos boscosos evaluados (i.e., se observaron cambios significativos en la estructura vertical de la vegetación dentro de los fragmentos en los paisajes más modificados, apéndice 2). A pesar de que la altura de forrajeo promedio fue mayor en las frugívoras que en los tres gremios recién mencionados, el análisis de redundancia también mostró que las frugívoras que forrajea a menores alturas se encuentran en paisajes con mayor cobertura, proporción de bosque primario y menor fragmentación (Cuadro 5.3a).

En contraste a las nectarívoras, granívoras, e insectívoras de follaje y hojarasca residentes, las insectívoras de corteza en promedio forrajearon y anidaron a mayores

alturas y tuvieron una mayor amplitud de hábitat (Fig. 5.6), pero estuvieron positivamente asociadas a paisajes con mayor cobertura, menor fragmentación y mayor proporción de bosque primario. Sin embargo, el análisis de redundancia también mostró que los paisajes con mayor cobertura boscosa y menor fragmentación estuvieron asociados a insectívoras de corteza que en promedio forrajearon a menores alturas, y que tenían menores amplitudes de hábitat y estratos de forrajeo, como para los gremios mencionados arriba. Además, su menor riqueza específica en paisajes más modificados podría estar más relacionada con una limitación en los sitios de anidación, ya que todas anidan en cavidades de árboles. Los bosques degradados (principalmente por la extracción de madera) poseen menor cantidad de árboles con las dimensiones y características adecuadas para las especies que anidan en huecos arbóreos (Cockle et al. 2008, 2010). En este estudio, los fragmentos más pequeños, en paisajes más degradados, tuvieron menor cantidad de árboles de gran diámetro, y los árboles observados fueron de menor diámetro (apéndice 2). Adicionalmente, el número de especies anidadoras de cavidades de 3 de 5 gremios que no fueron insectívoras de corteza (frugívoras, omnívoras y rapaces) también estuvo positivamente asociado a paisajes con mayor cobertura, proporción de bosque primario y menor fragmentación (Cuadro 5.3).

Con respecto a las frugívoras, una respuesta a la cobertura pero no a la fragmentación (independiente de la cantidad de bosque) podría indicar una baja sensibilidad a la disposición espacial de los fragmentos, por una alta capacidad de dispersión asociada al rastreo de la fructificación que varía de forma temporal y espacial (Martin y Karr 1986), en particular en las frugívoras típicas del dosel (Winkler y Preleuthner 2001). Luck y Daily (2003) estudiaron los cambios en la riqueza de especies, abundancia y tasa de visita de aves frugívoras en árboles que estaban en fructificación en paisajes agrícolas de Costa Rica, y encontraron que muchas frugívoras eran capaces de llegar hasta dichos árboles para alimentarse de los frutos, aunque la riqueza de especies fue menor en paisajes ubicados lejos del bosque y con agricultura intensiva, y la tasa de visita de muchas especies fue menor a mayores distancias a los fragmentos de bosque. Asimismo, las especies que utilizaron los árboles en paisajes lejos del bosque y con agricultura intensiva eran capaces de utilizar hábitats típicos de la matriz agrícola. De nuevo, la amplitud de hábitat parece ser una variable muy importante en la capacidad de las especies para utilizar paisajes modificados, y en el presente estudio el número de especies frugívoras con una mayor amplitud de hábitat estuvo positivamente correlacionado con los paisajes con menor área de bosque, proporción de bosque primario y mayor fragmentación (Cuadro 5.3).

En contraste con lo observado en este estudio, otros han encontrado que las aves nectarívoras y granívoras generalmente toleran la eliminación y fragmentación de hábitat y no declinan, e incluso aumentan, en paisajes modificados (Stouffer y Bierregaard 1995b, Laurance et al. 2002, Tschardt et al. 2008, Kennedy et al. 2010). Sin embargo, la mayoría de dichos estudios se realizaron a escala de fragmento y en paisajes con un alto nivel de cobertura boscosa (en particular los sitios del Proyecto de Fragmentación de Bosque Tropical del Amazonas; Stouffer y Bierregaard 1995b, Laurance et al. 2002, Laurance et al. 2011), condición esta última poco común en la mayoría de situaciones en el resto de los trópicos (Barlow et al. 2006, Laurance et al. 2011). La alta capacidad de dispersión de algunas especies de picaflores, como *Phaethornis longirostris* (Moore et al. 2008), probablemente contribuya a su persistencia en paisajes degradados, aunque por debajo de ciertos niveles de cobertura es esperable que las especies que dependen de recursos florísticos asociados al perímetro o interior de fragmentos de bosque declinen y que, por debajo de este umbral, no sean capaces de transitar las mayores distancias entre fragmentos. Por otro lado, las nectarívoras detectadas en mi estudio (todas de la familia

de los picaflones) forrajean y colocan sus nidos en los niveles inferiores o medios del bosque y tienen la menor amplitud de hábitat de todos los gremios (Fig. 5.2), características que estuvieron asociadas en otros gremios a paisajes menos modificados. Martínez-Morales (2005b) encontró que las especies nectarívoras de sotobosque eran sensibles a la fragmentación de bosque subtropical montano en México y Lees y Peres (2008) descubrieron que a pesar de que algunas especies de picaflones se encontraron e incluso fueron más abundantes en fragmentos con respecto al bosque continuo, la relación entre la cantidad de bosque y el número de especies de picaflones fue positiva y significativa. El análisis de redundancia también mostró que las nectarívoras que forrajearon a niveles más bajos y que tuvieron menor amplitud de hábitat estuvieron más asociadas a los paisajes con mayor cobertura de bosque nativo, proporción de bosque primario y mayor fragmentación.

El caso de las granívoras es similar al de las nectarívoras, dado que en promedio forrajean y anidan en estratos inferiores y tienen una amplitud de hábitat relativamente pequeña (Fig. 5.2). Tanto las granívoras de mayor masa corporal (como las de la familia Tinamidae y algunas especies de Psittacidae) como las que tienen nido abierto estuvieron asociadas a paisajes con mayor cobertura y proporción de bosque primario y menor fragmentación y solo en este gremio (y, en menor grado, en las rapaces) fue estuvo significativamente asociado el mayor tamaño corporal a paisajes con menor modificación (los otros gremios tuvieron muy poca variación con respecto a esta característica y tuvieron masas corporales de poca magnitud, ver cuadro 5.4). En otros estudios se ha encontrado que la abundancia de las especies granívoras en fragmentos o paisajes tropicales modificados no es distinta o es mayor en ellos que en bosque continuo (Daily et al. 2001, Sekercioglu et al. 2002, Barlow et al. 2006, Lees y Peres 2008). Sin embargo, estos estudios tomaron en cuenta todas las especies, mientras que en este estudio me limité a aquellas especies que tuvieron algún grado de dependencia de algún tipo de bosque. En los otros estudios citados, las especies granívoras que causaron los mayores aumentos fueron especies que prácticamente no tienen ninguna dependencia de ambientes forestados, como aquellas de los géneros *Sporophila* y *Volatinia* (e.g., Lees y Peres 2008).

Tal como se esperaba, y como otros estudios han descubierto, las aves omnívoras e insectívoras migratorias (que en su gran mayoría fueron de follaje y hojarasca) fueron las menos vulnerables a las modificaciones en la estructura y composición del paisaje, lo cual concuerda con los resultados de otros estudios (para migratorias, Marra y Remsen 1997, Renjifo 1999, Rodewald and Brittingham 2004, Estrada y Coates-Estrada 2005, Martínez-Morales 2005b; para omnívoras, Bierregaard y Stouffer 1997, Daily et al. 2001, Sekercioglu et al. 2002, Ribon et al. 2003, Lees y Peres 2008, Kennedy et al. 2010). Las insectívoras de follaje y hojarasca migratorias, además de que no están sujetas a las presiones de depredación de nido como las residentes, tienen una mayor amplitud de hábitat y geográfica que los gremios más susceptibles (Fig. 5.2), lo posiblemente podría indicar que su experiencia evolutiva les ha permitido adaptarse a una mayor gama de condiciones ambientales por sus hábitos migratorios y que eso las hace menos vulnerables a los efectos de la modificación del hábitat. Las especies omnívoras, además de tener mayor plasticidad en sus recursos alimenticios, tuvieron una amplitud de hábitat relativamente alta, forrajearon y colocaron su nido a mayores alturas y tuvieron una plasticidad mucho mayor en el intervalo de la altura de colocación del nido que los gremios más susceptibles (Fig. 5.2), características que probablemente les ayuden a persistir en paisajes modificados.

En teoría, las rapaces deberían disminuir a medida que se redujera la cobertura de bosque, por su gran tamaño y hábitos carnívoros, pero su riqueza específica disminuyó a

medida que aumentó la cobertura boscosa (Fig. 5.6). Sin embargo, las especies detectadas tuvieron la mayor amplitud de hábitat y distribución geográfica de todos los gremios, forrajean y colocan su nido a grandes alturas, y una mayor proporción son de ambientes no boscosos o de borde (Fig. 5.5), características que las podrían hacer menos vulnerables. Adicionalmente, las rapaces que anidaron en cavidades y fueron de interior de bosque, sí se encontraron en paisajes con mayor cobertura y menor fragmentación, tal como se predijo, pero tuvieron una relación negativa con la cantidad de borde en el paisaje (Fig. 5.6), lo cual se contradice con el efecto positivo de la reducción de bosque en el número de rapaces. Es posible que este efecto se deba a aquellas especies que sí fueron sensibles a pérdidas en la cobertura boscosa (i.e., las que anidaron en cavidades y fueron típicas de interior de bosque), pero de nuevo, el hecho de que aniden en las copas de los árboles reduciría las probabilidades de depredación de los nidos por acción de depredadores terrestres provenientes de la matriz circundante. El método de puntos de conteo se considera ineficaz para evaluar la mayoría de especies de aves rapaces (Millsap y LeFranc 1988, Hanowski y Niemi 1995), por lo que mis resultados no son conclusivos y probablemente se requieran evaluaciones específicas para este grupo, con métodos de relevamiento apropiados, como aquel realizado por Zurita y Bellocq (2007) en la Selva Paranaense argentina.

El Cuadro 5.4 sintetiza los resultados de este capítulo, con respecto a los efectos que pueden tener las modificaciones del bosque tropical a escala del paisaje sobre las aves que posean alguna categoría de cada una de las características de historia de vida. En función de estos resultados, establecí la siguiente jerarquía de 6 características que tienen más influencia en la persistencia de las aves en paisajes tropicales modificados de Guatemala, y de acuerdo a otros estudios citados, en los trópicos americanos: 1) amplitud de hábitat; 2) altura de forrajeo; 3) membresía común a grupos de alimentación; 5) hábito solitario; 4) tipo de nido; 5) altura de nido; 6) adaptación evolutiva al interior, borde de bosque tropical o a hábitat no boscosos. Tal como se mencionó anteriormente, la amplitud de hábitat es confirmada en un número cada vez mayor de estudios recientes como una característica definitoria de la vulnerabilidad de las especies a la modificación (Stouffer y Bierregaard 1995a, Gascon et al. 1999, Laurance et al. 2002, Gage et al. 2004, Henle et al. 2004, Lees and Peres 2006, Cerezo et al. 2010, Kennedy et al. 2010), y la altura de forrajeo también es identificada como importante en cuanto a la capacidad de las aves a persistir en paisajes fragmentados (Kattan et al. 1994, Stouffer y Bierregaard 1995a, Renjifo 1999, Ribon et al. 2003, Martinez-Morales 2005a, b, Lees y Peres 2008, Kennedy et al. 2010).

La membresía común a grupos mixtos de alimentación, en particular para las insectívoras de sotobosque, también ha sido identificada como una de las características que mejor explican su declinación en paisajes tropicales (Stouffer y Bierregaard 1995a, Van Houtan et al. 2006) y se ha demostrado que los grupos de alimentación evitan los claros de bosque, vegetación de baja altura (Jullien y Thiollay 1998, Borges y Stouffer 1999) o áreas abiertas tan pequeñas como carreteras de 20-40 m de ancho (Develey y Stouffer 2001, Laurance et al. 2004). A pesar de que las especies que son miembros comunes de estos grupos forrajean en áreas grandes y por ende tienen alta movilidad, son incapaces de atravesar áreas deforestadas relativamente pequeñas, lo que las hace extremadamente vulnerables a la reducción en el área boscosa, por sus mayores requerimientos de área (Terborgh et al. 1990), y a la fragmentación de bosque, por ser incapaces de atravesar áreas deforestadas para alcanzar fragmentos de mayor tamaño. En este estudio, las aves que son miembros comunes de grupos de alimentación tuvieron la menor amplitud de hábitat de todos los tipos de hábito social (apéndice 5). Por último, Ferraz et al. (2007) concluyeron que la mayoría de las especies que conformaron grupos

de alimentación (en un sistema de fragmentos que variaron en su tamaño y aislamiento en el Amazonas brasileño) tuvieron tasas mayores de extinción en los fragmentos más aislados que otros grupos de especies, independientemente del área de los fragmentos.

Por tener territorios de menor tamaño, las especies solitarias deberían ser menos sensibles a pérdidas en el área de bosque. Alternativamente, las especies insectívoras solitarias tienden a ser sedentarias y esta característica en teoría las hace pobres dispersoras y por ende, poseen mayores riesgos de extinción (Sekercioglu 2007). Asimismo, las especies solitarias de sotobosque en la Amazonía brasileña fueron incapaces de atravesar áreas deforestadas relativamente angostas (i.e., carreteras de aprox. 20 m de ancho), aún cuando éstas poseían algún tipo de vegetación (Laurance et al. 2004). En el presente estudio, la única evidencia de su alta vulnerabilidad a la modificación de hábitat a escala de paisaje, que además concuerda con la de otros grupos de especies, es que las aves solitarias detectadas en este estudio forrajeaban a muy bajas alturas (en promedio, la menor altura de forrajeo de todos los grupos de hábito social; apéndice 5) y, por lo tanto, son más vulnerables a los efectos de la degradación del hábitat de sotobosque. Por otro lado, fue el grupo de especies que en promedio tuvo la menor abundancia y, tal como se mencionó anteriormente, las poblaciones de especies solitarias de muy pocos individuos pueden ser vulnerables a la extinción si tienen poca capacidad de dispersión (i.e., poco flujo de individuos entre poblaciones fuente y destino) (Henle et al. 2004). Sin embargo, la amplitud de hábitat de las especies solitarias fue en promedio mucho mayor que la de otros grupos de hábito social (apéndice 5), lo cual contradice la hipótesis de que la amplitud de hábitat se relaciona con la capacidad de las especies de atravesar paisajes heterogéneos, y las especies con mayor amplitud tienen mayor capacidad de dispersión. Pocos estudios han comparado la respuesta de especies con hábitos solitarios o gregarios con respecto a su respuesta a la modificación del hábitat a escala de paisaje y la evidencia no es concluyente hasta el momento (Henle et al. 2004).

Las características del nido que se relacionaron con cambios en la estructura y composición del paisaje son consecuentes con las hipótesis planteadas. Se sabe que la altura y el tipo de nido son características que influyen en las tasas de depredación de nidos (Martin 1995, Fontaine et al. 2007, Young et al. 2008) y en este estudio las especies que en promedio colocan sus nidos a menores alturas y que tienen nidos abiertos estuvieron asociadas a paisajes con mayor cobertura y proporción de bosque primario y menor fragmentación. Por otro lado, el tipo de nido no estuvo asociado al hábitat principal y estuvo débilmente asociado a la amplitud de hábitat (apéndice 5), indicando una vulnerabilidad de las especies con nido abierto que es independiente de su capacidad de utilizar otros tipos de vegetación.

Cuadro 5.4: Hipótesis, predicciones y grado de confirmación de hipótesis sobre los efectos de la modificación de hábitat sobre aves con características de historia de vida particulares.

CARACTERÍSTICA DE HISTORIA DE VIDA	HIPÓTESIS	PREDICCIÓN	CONFIRMACION DE HIPÓTESIS
1. Rareza	Las poblaciones pequeñas son más vulnerables a las causas próximas de la extinción: estocasticidad demográfica y ambiental, deterioro genético y disfunción social ^a . La rareza predispone a las poblaciones o especies a la extinción ^b .	Las especies con tamaños poblaciones más pequeños tendrán mayor probabilidad de extinción a manera que disminuye la cantidad de hábitat.	No. Sólo las insectívoras de percha raras respondieron negativamente a la modificación del paisaje.
2. Rango de distribución	Las especies de mayor rango de distribución están adaptadas a una mayor gama de condiciones ambientales ^c .	Las especies con distribución geográfica restringida declinan o desaparecen a medida que el paisaje es modificado.	Sí, pero el rango de distribución está correlacionado con la amplitud de hábitat.
3. Condición de residencia	Las especies migratorias son menos vulnerables a los efectos de la modificación del paisaje por estar adaptadas a una mayor amplitud de condiciones ambientales durante el año que las residentes ^d .	Las especies residentes declinarán a tasas mucho más altas que las especies migratorias.	Sí, principalmente con las insectívoras de follaje y hojarasca migratorias.
4. Hábito social	Un mayor número de individuos que ocupan un mismo lugar necesitarán un área mayor para proveer alimentos al grupo ^e .	Las especies gregarias declinarán a tasas mayores que las especies solitarias y de territorio permanente a medida que disminuya la cantidad de área.	Parcialmente, en 2 de 8 gremios (frugívoras y nectarívoras).

a. Especies gregarias (monoespecíficas)

Cuadro 5.4 (cont.)

CARACTERÍSTICA DE HISTORIA DE VIDA	HIPÓTESIS	PREDICCIÓN	CONFIRMACION DE PREDICCIÓN
b. Especies miembros comunes de grupos de alimentación	Los grupos heteroespecíficos de alimentación requieren áreas de forrajeo muy grandes ^f .	De no tener la capacidad de atravesar áreas deforestadas, las especies que son miembros comunes u obligados de grupos de alimentación declinarán o desaparecerán a manera que disminuya el área de hábitat.	Sí, en 5 de 7 gremios (frugívoras, omnívoras, insectívoras de corteza, insectívoras de follaje y hojarasca, insectívoras de percha).
c. Especies miembros ocasionales de grupos de alimentación	Las especies que usan facultativamente a los grupos de alimentación y además defienden territorios individuales persisten más en paisajes con menor área y más fragmentados, debido a la plasticidad en su hábito social ^g . Las poblaciones pequeñas de muy pocos individuos solitarios tienen alto riesgo de extinción a menos que formen parte de una metapoblación y sean provistas de nuevos individuos de una población fuente ^h .	Las especies miembros ocasionales de grupos de alimentación no serán afectadas o tolerarán niveles mucho más altos de modificación que las especies obligatorias de grupos de alimentación.	Parcialmente, en 3 de 6 gremios. Las insectívoras de corteza y en menor grado de follaje y hojarasca residentes fueron sensibles a la modificación del paisaje, y las de follaje y hojarasca migratorias de este hábito social fueron beneficiadas por la modificación.
d. Especies solitarias	Las especies que defienden territorios en pareja son sedentarias y por lo tanto tienen baja capacidad dispersora, lo que las hace vulnerables a los efectos del aislamiento ⁱ .	Las especies solitarias con poca capacidad dispersiva serán más afectadas por la reducción del área que aquellas que tengan alta capacidad de dispersión.	Sí, en 5 de 8 gremios. Las especies solitarias tuvieron la menor abundancia de todos los grupos pero, por otro lado, tuvieron la mayor amplitud de hábitat de todos los gremios.
e. Especies con territorios permanentes	Las bajas tasas de fecundidad predisponen a la extinción, dado que a las poblaciones de baja fecundidad les toma más tiempo recuperarse si son reducidas en tamaño ^j .	Las especies con territorios permanentes serán más afectadas por la fragmentación de hábitat que por la cobertura.	Parcialmente. En 4 gremios respondieron positivamente a la modificación y en 4 negativamente.
5. Tamaño de puesta	Las bajas tasas de fecundidad predisponen a la extinción, dado que a las poblaciones de baja fecundidad les toma más tiempo recuperarse si son reducidas en tamaño ^j .	Las especies de menor tamaño de puesta serán más afectadas por la reducción de hábitat.	No. En general, los mayores tamaños de nidada estuvieron asociados a mayores niveles de modificación del paisaje.

Cuadro 5.4 (cont.)

CARACTERÍSTICA DE HISTORIA DE VIDA	HIPÓTESIS	PREDICCIÓN	CONFIRMACION DE PREDICCIÓN
6. Tamaño corporal	Las especies de mayor tamaño tienen una mayor distribución y menor abundancia local que las especies solitarias. Por lo tanto, necesitan un área de acción de mayor tamaño ^k .	Las especies de mayor masa corporal declinarán en sitios con menor cantidad de hábitat.	Parcialmente. Las granívoras y rapaces de mayor tamaño estuvieron asociadas a menores niveles de modificación.
7. Amplitud de hábitat	Las especies con una mayor amplitud de hábitat poseen menos resistencia a su movimiento a través de la matriz y pueden hacer uso de hábitats secundarios para suplementar sus necesidades usando recursos sustituibles en hábitat secundarios ^l .	Las especies con una menor amplitud de hábitat serán más afectadas por la modificación de hábitat que aquellas más generalistas.	Sí. La amplitud de hábitat estuvo altamente (5 de 9 gremios) o débilmente correlacionada (3 de 9 gremios) con mayores niveles de modificación. Las insectívoras de follaje y hojarasca migratorias con mayor amplitud estuvieron asociadas a paisajes menos modificados.
8. Estrato de forrajeo	Las aves de sotobosque son particularmente sensibles fisiológicamente a cambios en el clima y a las perturbaciones que son más frecuentes en este estrato del bosque en paisajes modificados ^m .	Las especies del sotobosque serán las más afectadas por la modificación del hábitat a escala de paisaje.	Sí, en 6 de 9 gremios las especies de estratos inferiores estuvieron asociadas a paisajes menos modificados. El estrato de forrajeo estuvo positivamente correlacionado con menores niveles de modificación en omnívoras y rapaces. La altura de forrajeo estuvo débilmente correlacionada con la amplitud de hábitat.
9. Número de estratos de forrajeo	Las especies capaces de utilizar un mayor número de estratos del bosque están adaptadas a una mayor gama de condiciones ambientales.	Las especies que utilicen una menor amplitud de estratos serán más afectadas por la modificación de hábitat.	Parcialmente. En omnívoras e insectívoras de corteza, un mayor número de estratos estuvo fuertemente asociado, y en granívoras, nectarívoras e insectívoras de follaje y hojarasca residentes, débilmente asociado, con paisajes más modificados. Un mayor número de estratos utilizados estuvo asociado con paisajes menos modificados en las insectívoras de follaje y hojarasca migratorias.

Cuadro 5.4 (cont.)

CARACTERÍSTICA DE HISTORIA DE VIDA	HIPÓTESIS	PREDICCIÓN	CONFIRMACION DE PREDICCIÓN
10. Tipo de nido	Los nidos abiertos son más depredados que los nidos cerrados o en cavidades. A su vez, las cavidades aptas para nidos son menos abundantes en paisajes modificados ⁿ .	Las especies de nido abierto declinarán más que aquellas de nido cerrado, por un efecto de mayores tasas de depredación de nidos en paisajes fragmentado. Las especies que anidan en cavidades declinarán en paisajes modificados.	Sí. Las especies con nidos abiertos y que anidan en cavidades estuvieron asociadas a paisajes menos modificados y las de nidos cerrados a paisajes más modificados.
11 y 12. Altura y amplitud en el sitio de colocación del nido	Los nidos cercanos al suelo son más depredados que los nidos a mayores alturas ^o . Las especies con mayor plasticidad en la altura de colocación del nido son menos vulnerables a los efectos de depredación esperados en fragmentos con mayor cantidad de borde ^p .	Las especies con nidos en estratos inferiores y con poca plasticidad en la altura de colocación del nido declinarán más que las que lo coloquen a mayor altura y a mayores amplitudes de altura en paisajes fragmentados.	Sí. Una mayor altura del nido estuvo fuertemente asociada a paisajes más modificados en 3 de 8 gremios, y débilmente asociada en 3 gremios. En las insectívoras de corteza estuvo positivamente asociado a paisajes menos modificados.
13. Grupo trófico			
1. Especies frugívoras	Las especies frugívoras tienen una alta capacidad de cambiar y seleccionar entre fragmentos de bosque primario y secundario ^q .	Las especies frugívoras no declinarán o serán menos vulnerables a los efectos de la reducción y fragmentación de hábitat que las de otros gremios.	Parcialmente. Fueron vulnerables a los efectos de la eliminación de hábitat pero no a la fragmentación.
2. Especies nectarívoras	Por sus hábitos alimenticios, las nectarívoras poseen alta movilidad y capacidad de uso de hábitats secundarios ^f .	Las especies nectarívoras no declinarán o serán menos vulnerables a los efectos de la reducción y fragmentación de hábitat que las de otros gremios.	No. Estuvieron asociadas a paisajes con más cobertura y menos fragmentación.
3. Especies insectívoras	Las aves insectívoras ocupan nichos muy especializados y buscan su presa en ciertos microhábitats ^s .	Las especies insectívoras especialistas declinarán a tasas mayores que especies de otros gremios por la reducción y fragmentación de hábitat.	Parcialmente. Las insectívoras de corteza y follaje y hojarasca residentes estuvieron asociadas a paisajes poco modificados, mientras que las migratorias y de percha no respondieron a la modificación.

Cuadro 5.4 (cont.)

CARACTERÍSTICA DE HISTORIA DE VIDA	HIPÓTESIS	PREDICCIÓN	CONFIRMACION DE PREDICCIÓN
4. Especies rapaces (carnívoras)	Las especies depredadoras tienen mayores requerimientos de área y energía ^t .	Las rapaces declinarán a tasas mayores que especies de otros gremios por la reducción de hábitat.	No. Respondieron positivamente a la eliminación de hábitat y negativamente a aumentos en el perímetro.
14. Adaptación evolutiva al interior o borde de bosque	Las aves adaptadas al interior de bosque son sedentarias, no se dispersan lejos del territorio natal y evitan ambientes no aptos debido a limitaciones físicas o etológicas, asociadas a las condiciones climáticas del interior del bosque. Las especies típicas del borde están adaptadas a variaciones ambientales y perturbaciones frecuentes en su hábitat ^u .	Las aves de interior declinarán o se extinguirán a tasas mayores que aquellas adaptadas al borde. Las especies de borde serán beneficiadas por disminuciones en la cobertura y consecuentes aumentos en el perímetro de los fragmentos. Las especies típicas de hábitats no boscosos serán beneficiadas por reducciones en la cobertura de bosque.	Sí. La adaptación evolutiva al interior fue la característica más asociada a paisajes poco modificados en 7 de 9 gremios. La respuesta de las especies de borde fue variable y las especies adaptadas a ambientes no boscosos estuvieron asociadas a paisajes más modificados.

^a Soulé y Simberloff 1986, Lande 1993, Woodsworth et al. 2002, Henle et al. 2004 ; ^b Lawton et al. 1994, Henle et al. 2004 ; ^c Beissinger 2005, Payne y Finnegan 2007; ^d Karr y Freemark 1983, Hubbell y Foster 1986, Marra y Remsen 1997, Lindell et al. 2007, Stratford y Robinson 2005; ^e Woodroffe y Ginsberg 1998, Henle et al. 2004; ^f Van Houtan et al. 2006; ^g Van Houtan et al. 2006; ^h Henle et al. 2004; ⁱ Hanski y Ovaskainen 2000, Stutchbury y Morton 2001, Stratford y Robinson 2005; ^j Bennett y Owens 1997, Reynolds 2003; ^k Woodroffe y Ginsberg 1998, Van Houtan et al. 2006; ^l Dunning et al. 1992, Stouffer y Bierregaard 1995a, Gascon et al., 1999; ^m Karr y Freemark 1983, Sekercioglu et al. 2002, Laurance et al. 2002, Watson et al. 2004; ⁿ Martin 1995, Fontaine et al. 2007, Cockle et al. 2008, 2010, Laurance et al. 2000, Laurance et al. 2006; ^o Martin 1995, Fontaine et al. 2007; ^p Murcia 1995, Ries et al. 2004; ^q Martin y Karr 1986; ^r Feinsinger 1978, Stiles y Skutch 1989, Stouffer and Bierregaard 1995b; ^s Morton 1973, Martin y Karr 1986, Sekercioglu et al. 2002; ^t Holt 1996, Laurance et al. 2002 ; ^u Stouffer y Bierregaard 1995, Sohdi et al. 2004, Stratford y Robinson 2005, Van Houtan et al. 2007.

5.5 CONCLUSIONES

Se identificaron una serie de características que, de acuerdo a los presentes resultados, aumentan la vulnerabilidad y probabilidades de extinción de las aves del bosque tropical del oriente guatemalteco: 1) una limitada capacidad de utilizar hábitat alternativos, que posiblemente les impide a las especies hacer uso de recursos en hábitat aledaños a los fragmentos de bosque tropical o restringe su capacidad de dispersión a otros fragmentos; 2) la alimentación y anidación en los estratos inferiores del bosque, particularmente en nidos abiertos, hace a las especies más vulnerables a los efectos de degradación de hábitat que acompañan al proceso de fragmentación a escala de paisaje, como las mayores tasas de depredación en los estratos inferiores. Adicionalmente, algunos grupos de especies con hábitos sociales particulares, como las especies que son miembros comunes de grupos de alimentación, también son particularmente vulnerables. Se considera que el enfoque empleado para evaluar los efectos de la modificación del paisaje sobre las especies en función de sus características de historia de vida, es extremadamente útil no solo para identificar las causas más comunes de la extinción de especies en paisajes modificados, sino para restringirlas a un conjunto de posibles mecanismos los cuales se pueden poner a prueba con series de experimentos independientes. La aplicación de un enfoque mecanístico de los efectos de las modificaciones del paisaje sobre las comunidades bióticas, basado en las características de historia de vida de las especies, sin duda será muy útil para entender el proceso de declinación de especies en paisajes fragmentados, proveyendo herramientas y lineamientos para una ecología de la conservación más precisa.

Capítulo 6
DISCUSION Y CONCLUSIONES GENERALES

6.1 INTRODUCCION

La perspectiva de paisaje es esencial para entender los ecosistemas boscosos tropicales modificados, porque en algún punto en su ciclo de vida las especies, particularmente los vertebrados, experimentan su ambiente a escalas espaciales mayores que la de su territorio y son comunes los flujos biológicos entre y dentro de áreas de bosque y la matriz que las rodea (Gardner et al. 2009). Los estudios realizados a la escala de fragmento, si bien resultan valiosos para estudiar los efectos del tamaño, grado de aislamiento o conectividad del fragmento sobre una comunidad biótica, no son útiles para evaluar el efecto de la fragmentación del hábitat propiamente dicho (Metzger 2000, Prugh et al. 2008). Esta práctica sin duda es una herencia de la teoría biogeográfica de islas de MacArthur y Wilson (1967) (Haila 2002). Por el contrario, la teoría de metapoblaciones ha aportado al estudio de los efectos de la fragmentación de hábitat poniendo énfasis en un conjunto de fragmentos y en el estado de una gran población compuesta por las subpoblaciones de cada fragmento (Hanski y Gilpin 1991, Hanski 1998). En este sentido, uno de los aportes principales del presente trabajo es su contribución a una base empírica escasa acerca de los efectos de la modificación del paisaje, y en particular de la fragmentación de hábitat, sobre las comunidades bióticas en los trópicos. Tal como se describe a continuación, este estudio ha confirmado algunos patrones relativamente generales de estudios similares de zonas templadas, principalmente boreales (Fahrig 2003), pero también ha encontrado diferencias importantes.

Por otro lado, este estudio también aporta en aspectos vinculados a los posibles mecanismos que explican la respuesta de distintas especies a la modificación de hábitat a escala de paisaje, aspectos directamente vinculados con lo que definitivamente constituye la tesis central del trabajo: dicha respuesta está determinada por la historia de vida de las especies, en particular, por aquellas adaptaciones que las favorecen o condenan en un contexto de cambios dramáticos de su hábitat. Por supuesto que esto no constituye una novedad completa (en particular, ver Henle et al. 2004), pero sí es novedosa la consideración explícita de los mecanismos ecológicos asociados a la respuesta de las aves de bosque tropical en función de cada una de las características de la historia de vida, así como la consideración de las combinaciones de características de historia de vida (“tácticas de historia de vida” sensu Stearns 1976, o “gremios ecológicos”) como “tipos de respuesta” más o menos vulnerables a la modificación de hábitat a escala de paisaje. Los resultados y conclusiones más relevantes del trabajo de tesis son discutidos a continuación.

6.2 RESPUESTAS DE LA COMUNIDAD DE AVES A LA MODIFICACIÓN DEL PAISAJE: COBERTURA VS. FRAGMENTACIÓN

Los resultados del capítulo 2 mostraron una respuesta de las especies de aves mucho más fuerte a la pérdida y fragmentación en la escala de 1000 m que en las escalas de 200 y 500 m. La escala de respuesta es sin duda un aspecto muy importante en la evaluación de los efectos de la modificación de hábitat (Dunning et al. 1995, Orrock et al. 2000), y la escala de 1000 m también ha sido asociada con la presencia y abundancia de las aves en Norteamérica (Drapeau et al. 2000, Betts et al. 2006a). Este es un resultado particularmente importante, porque recientemente se ha señalado que la respuesta a cambios en el hábitat es especie-específica y depende de las características particulares de cada especie (Debinski y Holt 2000, Ewers y Didham 2005,

Lindenmayer y Fischer 2006). Esta concepción sin duda se deriva del concepto mismo del nicho ecológico (Hutchinson 1957, en Pianka 1974 y Jaksic y Marone 2001), que afirma que cada especie “ocupa” un nicho particular en ausencia de competencia con otras especies (el “nicho fundamental”, Milesi y López de Casenave 2005). Sin embargo, la caracterización de los requerimientos y tolerancias de cada una de las especies es al menos difícil o directamente imposible (Lindenmayer y Fischer 2006), en particular en las regiones tropicales (Chase 2005, Harcourt 2006). Asimismo, la generación de recomendaciones de manejo para cada especie individual o cada proceso ecológico presenta un reto extremadamente difícil para la biología aplicada de conservación de especies (Lindenmayer y Fischer 2006). Por lo tanto, el hecho de que la mayoría de las especies estudiadas, particularmente aquellas con mayor dependencia de bosque, respondan a la misma escala es un resultado importante que permite cierto grado de generalización, tanto en el sentido ecológico como para el manejo y conservación de estas especies. Este resultado es aún más relevante dado que las especies que respondieron a esta escala tienen historias de vida muy distintas, a excepción de su dependencia de bosque tropical siempreverde (Cáp. 2, Cuadro 2.1; Cerezo et al. 2010). Adicionalmente, y también en función de este resultado, concluyo que la cantidad y grado de fragmentación del bosque en el paisaje circundante es un factor de gran importancia en la ocupación de un sitio en particular. Por lo tanto, la persistencia de las especies estudiadas en los paisajes fragmentados probablemente dependa de factores que operan más allá de la escala de territorio, como la dispersión de individuos.

Con respecto a la importancia relativa de la cobertura de bosque y la fragmentación en determinar la presencia de las especies estudiadas, en general la cobertura fue más importante, siendo éste un resultado que concuerda con estudios previos. Sin embargo, también hay fuerte evidencia de una respuesta lineal de las aves a la fragmentación de hábitat, y en menor grado, y de respuestas no lineales de la fragmentación, particularmente para las especies de interior de bosque (Cap. 3, Fig. 3.7a) y las especies granívoras, nectarívoras, e insectívoras residentes de follaje y hojarasca (Cap. 5, Fig. 5.7), que a la vez fueron las especies con menor amplitud de hábitat y que habitan los estratos inferiores del bosque (Cap. 5, Fig. 5.2, apéndice 5). Una respuesta no lineal a la fragmentación de estas especies indica que posiblemente exista un umbral de cobertura por debajo del cual los efectos de la fragmentación son más importantes (Cap. 5, Fig. 5.6). Estos resultados concuerdan con varias investigaciones teóricas que han predicho efectos no lineales de la subdivisión de hábitat (Andrén 1994b, Fahrig 1998), y estos efectos fueron más pronunciados que para las especies de Norteamérica estudiadas en latitudes boreales. Sin embargo, es muy importante mencionar que los efectos de la fragmentación se manifestaron en todos los niveles de cobertura para las especies de interior de bosque (Cap. 3, Fig. 3.4a), y por lo tanto debe priorizarse la conservación de aquellos paisajes que tengan el menor grado de fragmentación posible. Por último, vale decir que ante la poca cantidad de estudios empíricos que explícitamente evalúan un efecto de la fragmentación que sólo se manifiesta por debajo de un umbral de cobertura, estos resultados se deberán contrastar con futuros estudios en los trópicos así como en regiones extra-tropicales.

Los efectos de la fragmentación fueron relativamente pequeños con respecto a los efectos de la cobertura cuando se consideraron todas las especies de interior de bosque (Cap. 3, Fig. 3.7), pero los efectos lineales y no lineales de la fragmentación fueron mucho más grandes para las especies granívoras, nectarívoras, e insectívoras residentes de follaje y hojarasca (Cap. 5, Fig. 5.6). Esto era esperable, dado que hay mucha variación en la respuesta a la fragmentación dentro del grupo de las especies de interior,

siendo algunas especies más o menos sensibles, y algunas insensibles a la fragmentación (Cap. 2 y Cap. 5). Sin embargo, si este grupo se descompone en gremios ecológicos (siendo el tipo de alimento una categoría y no indicación de mayor o menor vulnerabilidad a la modificación de hábitat), los efectos son mucho más marcados para los grupos arriba mencionados. Por lo tanto, los resultados asociados al conjunto de especies de interior probablemente constituyan una respuesta “media” que enmascara la mayor vulnerabilidad de algunos grupos de especies de interior.

De acuerdo a la tesis central de este trabajo, propuse la hipótesis de que la habilidad de las especies de moverse a través de la matriz del paisaje fragmentado depende de su amplitud de hábitat (Cap. 2) y de su afinidad al borde o interior de bosque (Cap. 3). Aquellas especies con una mayor dependencia del bosque tropical serían más afectadas por una reducción en la cobertura boscosa y un aumento en la fragmentación. Hubo fuertes diferencias en la respuesta a modificaciones en el paisaje entre especies de interior y de borde de bosque, siendo las primeras mucho más sensibles a la modificación de la estructura del bosque a escala de paisaje (Cap. 3, Fig. 3.7). Por último, la dependencia de bosque tropical de las especies estuvo asociada a los cambios en la dinámica temporal de la variación comunitaria en paisajes con distinto grado de modificación (Cap. 4, Fig. 4.8).

Un punto importante con respecto a la comparación de los efectos de la cobertura y la fragmentación se relaciona con la metodología estadística, específicamente, del uso de la regresión parcial (Legendre y Legendre 1998) para la obtención de medidas de la variación en la estructura del paisaje que sean independientes de la cobertura (McGarigal y McComb 1995, Trzcinski et al. 1999, Villard et al. 1999, Westphal et al. 2003). Esta aproximación ha sido cuestionada recientemente (Koper et al. 2007, Smith et al. 2009). Los autores critican el hecho de que la magnitud del coeficiente estimado de la variable residual o indicadora de la fragmentación sólo indica el efecto *aditivo* de ésta al efecto de la cobertura (Koper et al. 2007). Sin embargo, la ventaja de esta práctica es que sí muestra la existencia de un efecto *exclusivo* (aunque parcial, ver Graham 2003) de la variable indicadora de fragmentación, el cual puede ser comparado con el efecto de la cobertura y con otras variables incluidas en el modelo.

Sin duda es importante tomar en cuenta estas observaciones y críticas. Sin embargo, considero que esta aproximación estadística (que incluye el uso del análisis de componentes principales para obtener variables indicadoras de la estructura del paisaje que no estén correlacionadas entre sí, ver por ejemplo Trzcinski et al. 1999) posiblemente sea la única forma de evaluar los efectos independientes de las variables de configuración sobre las características de las comunidades bióticas en estudios mensurativos de fragmentación, por la relación intrínseca entre las variables del paisaje, particularmente entre la cobertura y la fragmentación, debido a que no puede existir fragmentación sin eliminación de hábitat.

6.3 LOS EFECTOS DEL PERÍMETRO Y LA PROPORCIÓN DE BOSQUE PRIMARIO EN EL PAISAJE CON RESPECTO A AQUELLOS DE LA COBERTURA Y LA FRAGMENTACIÓN

En términos generales, los efectos del perímetro y la proporción de bosque primario sobre la presencia de especies particulares, el número y abundancia de especies, y la riqueza de especies de distintos gremios ecológicos, fueron lógicamente mucho menores que aquellos de la cobertura, pero también menores que los efectos asociados a la fragmentación. En particular, el perímetro total tuvo un efecto importante y negativo en la riqueza de especies de interior de bosque (Fig. 3.7, Cap. 3) y en la riqueza de especies

frugívoras (Fig. 5.7, Cap. 5), y un efecto pequeño pero negativo en la riqueza de especies nectarívoras, insectívoras residentes de follaje y hojarasca. Para las especies de interior, el efecto observado puede estar asociado a una disminución en el área efectiva de hábitat por los efectos físicos de borde (Saunders et al. 1991, Harrison y Bruna 1999, Laurance et al. 2002) o un aumento en las tasas de depredación de nidos por depredadores que ingresan desde la matriz o están asociados a los bordes (Murcia 1995, Chalfoun et al. 2002). Los resultados del análisis por gremios ecológicos indican que ambos mecanismos podrían estar actuando simultáneamente: las especies con menor amplitud de hábitat estuvieron asociadas a mayores efectos negativos del borde (frugívoras, nectarívoras e insectívoras residentes de follaje y hojarasca), y las especies que anidaron cerca del suelo y tuvieron nidos abiertos también disminuyeron en paisajes con mayor perímetro, independientemente de su amplitud de hábitat (la amplitud no estuvo asociada al tipo de nido y estuvo débilmente correlacionada con la altura de colocación del nido, Cuadro 5.1, Cap. 5; apéndice 5). Aunque se desconoce con detalle la identidad de los depredadores de nidos en las regiones neotropicales, se especula y afirma a partir de la poca evidencia empírica que son serpientes y mamíferos terrestres y aves asociadas a los bordes (Gibbs et al. 1991, Robinson et al. 2005), lo cual hace más plausible un efecto de dichos depredadores en nidos abiertos colocados cerca del suelo.

En contraste, la proporción de bosque primario fue la característica del paisaje que menos afectó a la comunidad de aves estudiada, aunque algunos resultados mostraron un efecto relativamente importante de esta variable del paisaje sobre algunas especies (e.g., *X. flavigaster*, Fig. 2.5, Cap. 2) y la composición de especies (Cuadro 3.3, Cap. 3). Sin embargo, en el último caso, la relación no es exclusiva entre la proporción de bosque primario (en el análisis de correspondencia canónica, el término de interacción entre el área y la fragmentación también está asociado a la variación expresada por el eje 3). En el análisis basado en los gremios ecológicos, ningún grupo es afectado por esta variable. Aunque resulta lógico que la cantidad de un tipo de hábitat que se considera secundario para las especies dependientes de bosque, particularmente para las de interior, tenga algún efecto, la ausencia de dicho efecto podría estar relacionada con la poca variación independiente de las otras variables del paisaje que presenta la proporción de bosque primario (apéndice 1). En la obtención de las variables indicadoras (i.e., residuales) por medio de la regresión parcial, impuse una jerarquía que sin duda afectaría la importancia que adquirirían las variables en los modelos: la fragmentación expresada en la variable indicadora fue la variación en la fragmentación independiente de la cobertura; la del borde, aquella que fue independiente de la cobertura y la fragmentación, y la de la proporción de bosque primario, la variación independiente de las tres variables. Por último, la mayoría de las especies, a pesar de ser dependientes de bosque primario, no están totalmente restringidas a éste y por ende la proporción de bosque primario posiblemente no sea una variable determinante de su presencia o abundancia.

6.4 LA IMPORTANCIA DE INCORPORAR LA HISTORIA NATURAL DE LAS ESPECIES AL ESTUDIO DE SUS RELACIONES CON LA ESTRUCTURA DEL PAISAJE

Los primeros dos capítulos toman dos aproximaciones extremas en el estudio de los efectos de la modificación del paisaje: el primero explora las relaciones en la distribución especie-específica de 10 especies con respecto a los cambios en hábitat a escala de paisaje, y el segundo estudia el impacto de dichos cambios sobre tres parámetros comunitarios (riqueza, abundancia y composición). El análisis de los

cambios en la composición con respecto a los gradientes de modificación del paisaje complementa dichas aproximaciones porque toma en cuenta tanto la identidad como la riqueza y la abundancia relativa de las especies. Sin embargo, estos tres abordajes dan información muy limitada acerca de cuáles son los mecanismos asociados a reducciones en cualquiera de los parámetros comunitarios o especie-específicos estudiados. Dado que las variables del paisaje están correlacionadas entre sí, es difícil atribuirle a la variable “cobertura”, por ejemplo, un efecto exclusivo de la reducción en el área disponible de hábitat, porque otras variables del paisaje, que están asociadas a diferentes efectos (e.g. la subdivisión del hábitat, una mayor cantidad de borde) están correlacionadas al área de bosque. Es decir que el efecto de la “cobertura” puede estar asociado a diferentes mecanismos ecológicos.

En el capítulo 5 en particular, pero también en otras porciones del trabajo, propuse una aproximación al estudio de la respuesta de las comunidades de aves a la modificación del paisaje desde su historia de vida: si los efectos de las variables estructurales del paisaje no pueden ser asociados a los mecanismos ecológicos por medio de asociaciones correlativas, posiblemente se pueda obtener mayor información acerca de los mecanismos ecológicos, explicitando cuáles mecanismos (asociados a la modificación del hábitat a escala de paisaje) podrían afectar a características particulares de las especies, para luego evaluar las relaciones entre dichas características y la cantidad y configuración del hábitat boscoso en el paisaje.

Por medio de este método, pude identificar y jerarquizar las características que hacen que ciertas especies sean más vulnerables a los efectos de la modificación del paisaje. Estas son, en orden de importancia: 1) la amplitud de hábitat; 2) la altura de forrajeo; 3) la membresía común a grupos de alimentación; 4) el hábito solitario; 5) el tipo de nido; 6) la altura de nido; 7) la adaptación evolutiva al interior, borde de bosque tropical o a hábitat no boscosos. Las especies más vulnerables son, entonces: aquellas especies con una limitada capacidad de utilizar hábitats alternativos, lo cual posiblemente les impida hacer uso de recursos en hábitat aledaños a los fragmentos de bosque tropical, y/o restrinja su capacidad de dispersión a otros fragmentos; especies que forrajean y anidan en los estratos inferiores del bosque y construyen nidos abiertos, hábitos que las hacen potencialmente más vulnerables a los efectos de degradación de hábitat que acompañan al proceso de fragmentación a escala de paisaje, como las mayores tasas de depredación por el efecto de la liberación de mesodepredadores (Crooks y Soulé 1999, Young et al. 2008).

Adicionalmente, algunos grupos de especies con hábitos sociales particulares, como las especies que son miembros comunes de grupos de alimentación, también son particularmente vulnerables, por mayores requerimientos de área (siendo éstas por lo tanto vulnerables al tamaño de los fragmentos que habitan), y menor amplitud de hábitat (posiblemente siendo incapaces de suplementar recursos de otros tipos de vegetación de la matriz y de dispersarse a través de la misma para alcanzar otros fragmentos). El enfoque empleado para evaluar los efectos de la modificación del paisaje sobre las especies, en función de sus características de historia de vida, resultó extremadamente útil no sólo para identificar las causas más probables de la extinción de especies en paisajes modificados, sino de restringirlas a un conjunto de posibles mecanismos que pueden ser puestos a prueba independientemente. Es importante por lo tanto reconocer que esta aproximación es un primer paso hacia la identificación certera de los mecanismos principales que afectan la persistencia de las comunidades de aves en paisajes tropicales modificados. En ningún caso fue imposible identificar con certeza un solo mecanismo asociado a una sola característica del paisaje boscoso.

6.5 DINÁMICA TEMPORAL DE LAS COMUNIDADES BIÓTICAS EN PAISAJES TROPICALES MODIFICADOS

Uno de los avances recientes en la literatura de fragmentación ha sido el reconocimiento de que los efectos de la modificación de los paisajes pueden ser artificialmente enmascarados o aumentados por factores que operan a escalas temporales mayores a las abarcadas por las investigaciones (Ewers y Didham 2005). Los procesos comunitarios de extinción y colonización se refieren explícitamente a cambios que se dan con el paso del tiempo. El presente trabajo evaluó los cambios en las comunidades de aves asociadas a paisajes con distinto grado de modificación, y en líneas generales, los resultados concordaron con las teorías ecológicas relevantes (biogeográfica de islas, metapoblaciones y metacomunidades), a pesar de que el lapso entre períodos de tiempo en que se compararon las comunidades fue relativamente corto (8 años). Los resultados indicaron que: 1) Los paisajes con menor cobertura y menor tamaño medio de fragmento poseen menor riqueza de especies dependientes de hábitat, como una consecuencia del menor tamaño de las poblaciones que pueden sustentar los fragmentos de menor tamaño; 2) tal como predicen las teorías de biogeografía de islas y metapoblaciones, estos paisajes también poseen tasas mayores de extinción de especies; 3) Adicionalmente, se registra un leve ascenso en el número de especies en los distintos paisajes, posiblemente asociado a procesos de recolonización habilitados por una recuperación de la vegetación arbórea (registrada a escala local); 4) los paisajes que poseen coberturas boscosas y tamaños medios de fragmento relativamente altos (>40% y >10 ha, respectivamente) poseen tasas de extinción menores y un mayor número de especies colonizadoras. Por ende, sustentan en el mediano plazo una biota muy similar a la del bosque continuo, además de un alto número de especies menos susceptibles a la modificación que aquellas especialistas de hábitat, por lo que sus diversidades son máximas y sus comunidades relativamente estables; 5) en los paisajes de menor cobertura y tamaño medio de fragmento, los cambios en la composición de las especies se relacionan con aumentos de especies con una menor dependencia de bosque tropical, posiblemente dando indicios de un proceso de empobrecimiento comunitario. Estos resultados también concuerdan con investigaciones realizadas en los trópicos a escala de fragmento (Brooks et al. 1999, Ferraz et al. 2003) y en regiones templadas, a escala de paisaje (Boulinier et al. 2001).

6.6 PERSPECTIVAS DE MANEJO QUE SURGEN DE LOS RESULTADOS DEL ESTUDIO

Los resultados generales de este estudio indican que la relación entre el grado de modificación del paisaje y las comunidades de aves es variada en magnitud y es relativamente compleja, e involucra tanto la cobertura de bosque como a la fragmentación (sea como relación lineal o no lineal) y en algunos casos, también al perímetro de bosque nativo. En consecuencia, la elaboración de recomendaciones de manejo se vuelve más compleja debido al número de factores involucrados y a sus posibles interacciones, por lo que debe establecerse un orden jerárquico en dichas recomendaciones, considerando la magnitud de las relaciones. Se pueden imaginar dos escenarios principales de manejo: 1) un paisaje o una porción de éste que está completamente ocupado por bosque nativo está por ser modificado para un aprovechamiento ganadero, agrícola o forestal (en el último caso, me refiero al

reemplazo de bosque nativo por una reforestación, y no al aprovechamiento selectivo de madera dentro del bosque nativo, que probablemente ocurra antes del reemplazo); 2) existe la posibilidad de conservar varias porciones de hábitat en diferentes condiciones con respecto al grado de modificación del paisaje, pero no se pueden conservar todas, sino que debe seleccionarse un subconjunto, o en casos reales, una sola de estas porciones de hábitat.

Ante un posible escenario 1, la recomendación principal es indudablemente evitar la fragmentación de la porción de bosque que no será reemplazada por otro uso. Esto no es tan simple como parece, porque la remoción de bosque primario generalmente no es un proceso que ocurre al azar, y en regiones tropicales ocurre en zonas bajas, de poca pendiente y de productividad alta, mientras que las áreas con las características contrarias son las que en general se preservan (Lindenmayer y Fischer 2006, Laurance 2008). Si se lograra mantener en un solo remanente el bosque que no será eliminado, entonces la eliminación de hábitat debe proceder de tal forma que el fragmento tenga la menor cantidad de perímetro posible, es decir, se debe tratar de reducir al mínimo la relación perímetro-área. Ante un escenario 2, claramente deben seleccionarse los sitios que no estén fragmentados o tengan el menor grado de subdivisión del bosque. Si después de esta selección, existen alternativas, debe seleccionarse el sitio (o los sitios) que posea(n) la menor cantidad de perímetro por área.

Algunas recomendaciones de manejo provienen también de la relación observada entre la historia natural de las especies y la estructura del paisaje. Tal como se mencionó anteriormente, las especies asociadas al sotobosque, independientemente de otras características de historia de vida, son más vulnerables a la modificación de hábitat a escala de paisaje (porque este proceso a su vez está asociado a una degradación de hábitat dentro de los fragmentos), y por lo tanto se debe hacer énfasis en el mantenimiento de las condiciones originales dentro de los fragmentos de bosque. Estas serán garantizadas por una baja relación perímetro-área, pero también por el ingreso limitado o prohibido de personas y animales domésticos dentro de los fragmentos.

Por último, los paisajes con una cobertura superior al 40%, sin importar el grado de fragmentación, tuvieron comunidades con tasas de extinción bajas, similares al bosque continuo, y un alto número estimado de especies colonizadoras (Cap. 5). Asimismo, tuvieron alta similitud de Sorensen con el bosque continuo entre períodos de tiempo, indicando que se mantiene en buena medida la composición comunitaria (de las especies comunes y relativamente comunes), y por lo tanto, los paisajes que mantengan niveles de cobertura superiores al 40% probablemente conserven, al menos en el mediano plazo, la estructura comunitaria típica del bosque continuo.

BIBLIOGRAFIA

- Agresti, A., 1996. *Categorical data analysis*. John Wiley and Sons, New York, NY, USA, 290 pp.
- Allison, P.D., 1999. *Logistic Regression Using the SAS System*. SAS Institute, Cary, NC, USA, 288 pp.
- Anderson, D.R., Burnham, K.P., Thompson, W.L., 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *J. Wildl. Manage.* 64, 912-923.
- Anderson, D.R., Burnham, K.P., White, G.C., 2001. Kullback-Leibler information in resolving natural resource conflicts when definitive data exist. *Wild. Soc. Bull.* 29, 1260-1270.
- Anderson, G.S., Danielson, B.J., 1997. The effects of landscape composition and physiognomy on metapopulation size: the role of corridors. *Landscape Ecol.* 12, 261-271.
- Andrén, H., 1994a. Can one use nested subset pattern to reject the random sample hypothesis? Examples from boreal bird communities. *Oikos* 70, 489-491.
- Andrén, H. 1994b. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71, 355-366.
- Arango-Vélez, N., Kattan, G.H., 1997. Effects of forest fragmentation on experimental nest predation in Andean cloud forest. *Biol. Conserv.* 81, 137-143.
- Askins, R.A., Lynch, J.F., Greenberg, R., 1990. Population declines in migratory birds in eastern North America. *Curr. Ornithol.* 7, 1-57.
- Aubad, J., Aragón, P., Rodríguez, M.Á., 2010. Human access and landscape structure effects on Andean forest bird richness. *Acta Oecol.* 36, 396-402.
- Awade, M., Metzger, J.P., 2008. Using gap-crossing capacity to evaluate functional connectivity of two Atlantic rainforest birds and their response to fragmentation. *Austral Ecol.* 33, 863-871.
- Barker, R.J., Sauer, J.R., 1995. Statistical aspects of point count sampling. In: Ralph, C. J., Sauer, J. R., Droege, S. (eds.), *Monitoring bird populations by point counts*. Forest Service, U.S. Department of Agriculture. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-129. Albany, CA, USA, pp. 125-130.
- Barlow, J., Peres, C.A., Henriques, L.M.P., Stouffer, P.C. Wunderle, J.M., 2006. The responses of understorey birds to forest fragmentation, logging and wildfires: an Amazonian synthesis. *Biol. Conserv.* 128, 182-192.
- Bart, J., Hofschén, M., Peterjohn, B.G., 1995. Reliability of the Breeding Bird Survey: effects of restricting surveys to road. *Auk* 112, 758-761.
- Beier, P., Van Drielen, M., Kankam, B.O., 2002. Avifaunal collapse in West African forest fragments. *Conserv. Biol.* 16, 1097-1111.
- Beissinger, S.R., 2005. Ecological mechanisms of extinction. *Nature.* 97, 11688-11689.
- Bender, D.J., Contreras, T.A., Fahrig, L., 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79, 517-533.

- Bennett, P.M., Owens, I.P.F., 1997. Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition? *Proc. Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 1380, 401-408.
- Bennett, A.F., Radford, J.Q., Haslem, A., 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biol. Conserv.* 133, 250-264.
- Bent, A. C., 1953. *Life Histories of North American Wood Warblers.* Bull. 203, U.S. National Museum, Washington D.C., USA, 734 pp.
- Betts, M.G., Diamond, A.W., Forbes, G.J., Villard, M.A., Gunn, J.S., 2006a. The importance of spatial autocorrelation, extent and resolution in predicting forest bird occurrence. *Ecol. Model.* 191, 197-224.
- Betts, M.G., Forbes, G.J., Diamond, A.W., Taylor, P.D., 2006b. Independent effects of fragmentation on forest songbirds: an organism-based approach. *Ecol. Appl.* 16, 1076-1089.
- Bierregard Jr., R.O., Stouffer, P.C., 1997. Understory birds and dynamic habitat mosaics in Amazonian rainforests. En: Laurance, W.F., Bierregard Jr, R.O. (eds.), *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities.* University of Chicago Press. USA, pp. 138-155.
- Borgella, Jr., R., Gavin, T.A., 2005. Avian community dynamics in a fragmented tropical landscape. *Ecol. Appl.* 15, 1062-1073.
- Borges, S., Stouffer, P.C., 1999. Bird communities in two types of anthropogenic successional vegetation in central Amazonia. *Condor* 191, 529-536.
- Boscolo, D., Candia-Gallardo, C., Awade, M., Metzger, J.P., 2008. Importance of interhabitat gaps and stepping-stones for Lesser Woodcreepers (*Xiphorhynchus fuscus*) in the Atlantic Forest, Brazil. *Biotropica* 40, 273-276.
- Boulinier, T., Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J.R., Flather, C.H., Pollock, K.H., 1998a. Higher temporal variability of forest bird communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 95, 7497-7501.
- Boulinier, T., Nichols, J.D., Sauer, J. R., Hines, J.E., Pollock, K.H., 1998b. Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* 79, 1018-1028.
- Boulinier, T., Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J. R., Flather, C.H. Pollock, K.H., 2001. Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology* 82, 1159-1169.
- Bowman, J., 2003. Is dispersal distance of birds proportional to territory size? *Can. J. Zool.* 81, 195-202.
- Brashares, J.S., 2003. Ecological, behavioral, and life-history correlates of mammal extinctions in West Africa. *Conserv. Biol.* 17, 733-743.
- Brook, B.W., Sodhi, N.S., Bradshaw, C.J.A., 2009. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol. Evol.* 23, 453-460.
- Brooks, T.M., Pimm, S.L., Oyugi, J.O., 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conserv. Biol.* 13, 1140-1150.

- Burke D.M., Nol, E., 2000. Landscape and fragment size effects on reproductive success of forest-breeding birds in Ontario. *Ecol. Appl.* 10, 1749-1761.
- Burkey, T.V., 1993. Edge effects in seed and egg predation at two neotropical rainforest sites. *Biol. Conserv.* 66, 139-143.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 1998. *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, New York, NY, USA, 349 pp.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2001. Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildl. Res.* 28, 111-119.
- Burnham, K. P., Overton, W. S., 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60, 927-936.
- Cam, E., Nichols, J. D., Sauer, J. R., Hines, J. E., 2002. On the estimation of species richness based on the accumulation of previously unrecorded species. *Ecography* 25, 102-108.
- Canaday, C., 1996. Loss of insectivorous birds along a gradient of human impact in Amazonia. *Biol. Conserv.* 77, 63-77.
- Carl, G., Kühn, I., 2007. Analyzing spatial autocorrelation in species distributions using gaussian and logit models. *Ecol. Model.* 207, 159-170.
- Cerezo, A., Ramírez, M., Enríquez, H., Weber, D., Bucklin, J., 2005. Listado de campo de las aves de Cerro San Gil y alrededores. Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación (FUNDAECO). Ciudad de Guatemala. 65 pp.
- 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.
- Cerezo, A., Perelman, S., Robbins, C.S., 2010. Landscape-level impact of tropical forest loss and fragmentation on bird occurrence in eastern Guatemala. *Ecol. Model.* 221, 512-526.
- Chalfoun, A.D., Thompson III, F.R., Ratnaswamy, M.J., 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conserv. Biol.* 16, 306-318.
- Chamberlin, T.C., 1965. The method of multiple working hypotheses. Reprinted in *Science* 148, 754-759.
- Chase, J.M., 2005. Towards a really unified theory for metacommunities. *Funct. Ecol.* 19, 182-186.
- Chase, J.M., Liebold, M.A., 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press. 221 pp.
- Christiansen, M.B., Pitter, E., 1997. Species loss in a forest bird community near Lagoa Santa in Southeastern Brazil. *Biol. Conserv.* 80, 23-32.
- Cochrane, M.A., Laurance, W.F., 2002. Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *J. Tropical Ecol.* 18, 311-325.
- Cockle, K.L., Martin, K., Wiebe, K., 2008. Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic forest, Argentina. *Ornitol. Neotrop.* 19 (suppl.), 269-278.

- Cockle, K.L., Martin, K., Drever, M.C., 2010. Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biol. Conserv.* 143, 2851-2857.
- Codesido, M., Fischer, C.G., Bilenca, D., 2008. Asociaciones entre diferentes patrones de uso de la tierra y ensambles de aves en agroecosistemas de la región pampeana, Argentina. *Ornitol. Neotrop.* 19 (supl.), 575-585.
- Colwell, R.K., Coddington, J.A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 345, 101-118.
- Cooper, D.S., Francis, C.M., 1998. Nest predation in a Malaysian lowland rain forest. *Biol. Conserv.* 85, 199-202.
- Crooks, K.R., Soulé, M.E., 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400, 563-566.
- Crooks, K.R., Suarez, A.V., Bolger, D.T., 2004. Avian assemblages along a gradient of urbanization in a highly fragmented landscape. *Biol. Conserv.* 115, 451-462.
- Cross, P.C., Beissinger, S.R., 2001. Using logistic regression to analyze the sensitivity of PVA models: a comparison of methods based on African wild dog models. *Conserv. Biol.* 15, 1335-1346.
- Cushman, S.A. McGarigal, K., 2003. Landscape-level patterns of avian diversity in the Oregon coast range. *Ecol. Monog.* 73, 259-281.
- Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Sánchez-Azofeifa, A., 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecol. Appl.* 11, 1-13.
- Davies, K.F., Margules, C.R., Lawrence, J.F., 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* 81, 1450-1461.
- Davies, K.F., Melbourne, B.A., James, C.D., Cunningham, R.B., 2010. Using traits of species to understand responses to land use change: birds and livestock grazing in the Australian arid zone. *Biol. Conserv.* 143, 78-85.
- Debinski, D.M., Holt, R.D., 2000. A survey an overview of habitat fragmentation experiments. *Conserv. Biol.* 14, 343-355.
- D'Eon, R.G., Glenn, S.M., Parfitt, I., Fortin, M.J., 2002. Landscape connectivity as a function of scale and organism vagility in a real forested landscape. *Conserv. Ecol.* 6 (online URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss2/art10>).
- Develey, P.F., Stouffer, P.C., 2001. Effects of roads on movements by understory birds in mixed-species flocks in Central Amazonian Brazil. *Conserv. Biol.* 15, 1416-1422.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecol. Biogeogr.* 17, 252-261.
- Diamond, J. M., Bishop, K.D., Van Balen, S., 1987. Bird survival in an isolated Javan woodland: island or mirror? *Conserv. Biol.* 1, 132-142.
- Díaz, S., Cabido, M., 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *J. Veg. Sci.* 8, 463-474.

- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W.D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P.R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F.M., Wilson, R., 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30, 609–628.
- dos Anjos, L., 2001. Bird communities in five Atlantic Forest fragments in Southern Brazil. *Ornit. Neotrop.* 12, 11-27.
- dos Anjos, L., 2006. Bird species sensitivity in a fragmented landscape of the Atlantic forest in southern Brazil. *Biotropica* 38, 229-234.
- Drapeau, P., Leduc, A., Giroux, J.F., Savard, J.P., Bergeron, Y., Vickery, W.L., 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecol. Monogr.* 70, 423–444.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169-175.
- Dunning, J.B., Stewart, D.J., Danielson, B.J., Noon, B.R., Root, T.L., Lamberson, R.H., Stevens, E.E., 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecol. Appl.* 5, 3-11.
- Dutilleul, P., Clifford, P., Richardson, S., Hemon, D., 1993. Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 49, 305-314.
- Ernault, A., Tremauville, Y., Cellier, D., Margerie, P., Langlois, E., Alard, D., 2006. Potential landscape drivers of biodiversity components in a floodplain: past or present patterns? *Biol. Conserv.* 127, 1–17.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., Meritt, Jr., D.A., 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 6, 19-43.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., 2005. Diversity of Neotropical migratory landbird species assemblages in forest fragments and man-made vegetation in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 14, 1719-1734.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2005. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.* 81, 117-142.
- Fahrig, L., 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecol. Model.* 105, 273-292.
- Fahrig, L., 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecol. Appl.* 12, 346-353.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *An. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487-515.
- Food & Agriculture Organization of the United Nations (FAO), 2011. *State of the World's Forests*. FAO. Roma. 176 pp.
- Farnsworth, G.L., Pollock, K.H., Nichols, J.D., Simons, T.R., Hines, J.E., Sauer, J.R., 2002. A removal model for estimating detection probabilities from point-count surveys. *Auk* 119, 414-425.

- Feinsinger, P., 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecol. Monogr.* 48, 269-287.
- Ferraz, G., Russell, G.J., Stouffer, P.C., Bierrgaard, Jr., R.O., Pimm, S.L., Lovejoy, T.E., 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proc. Natl. Acad. Sci. B.* 100, 14 069-14 073.
- Ferraz, G., Nichols, J.D., Hines, J.E., Stouffer, P.C., Bierregaard, R.O., Jr., Lovejoy, T.E., 2007. A large-scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science* 315, 238–241.
- Fischer, J., Lindemayer, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecol. Biogeogr.* 16, 265-280.
- Flaspohler, D.J., Giardina, C.P., Asner, G.P., Hart, P., Price, J., Lyons, C.K., Castaneda, X., 2010. Long-term effects of fragmentation and fragment properties on bird species richness in Hawaiian forests. *Biol. Conserv.* 143, 280-288.
- Flather, C. H., Bevers, M., 2002. Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *Am. Nat.* 159, 40-56.
- Flather, C.H., Sauer, J.R., 1996. Using landscape ecology to test hypotheses about large-scale abundance patterns in migratory birds. *Ecology* 77, 28-35.
- Fontaine, J.J., Martel, M., Markland, J.H., Niklison, A.M., Decker, K.L. Martin, T.E., 2007. Testing ecological and behavioral correlates of nest predation. *Oikos* 116, 1887-1894.
- Forman, R.T.T., 1995a. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecol.* 10, 133-142.
- Forman, R.T.T., 1995b. *Land Mosaics. The ecology of landscapes and regions.* Cambridge University Press, Cambridge, MA, USA, 632 pp.
- Forman, R., Godron, y M., 1986. *Landscape ecology.* John Wiley and Sons, New York, USA, 619 pp.
- Fortin, M.J., Dale, M., 2005. *Spatial analysis: A Guide for Ecologists.* Cambridge University Press, Cambridge, UK, 365 pp.
- Franklin, A.B., Noon, B.R., George, T.L., 2002. What is habitat fragmentation? *Stud. Avian. Biol.* 25, 20-29.
- Freemark, K. E., Dunning, J.B., Hejl, S.J., Probst, J.R., 1995. A landscape ecology perspective for research, conservation, and management. En Martin, T.E. Finch, D.M. (eds.), *Ecology and management of neotropical migratory birds.* Oxford University Press, New York, New York, USA, pp. 381-427.
- Gage, G.S., Brooke, M. de L., Symonds, M.R.E., Wege, D., 2004. Ecological correlates of the threat of extinction in Neotropical bird species. *Anim.Conserv.* 7, 161-168.
- Galbusera, P., Lens, L., Schenck, T., Waiyaki, E., Matthysen, E., 2004. Genetic variability and gene flow in the globally, critically-endangered Taita thrush. *Conserv. Genet.* 1, 45-55.

- Galbusera, P., Githiru, M., Lens, L., Matthysen, E., 2004. Genetic equilibrium despite habitat fragmentation in an Afrotropical bird. *Mol. Ecol.* 13, 1409-1421.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.* 12, 561-582.
- Gascon C., Lovejoy, T.E., Bierregaard Jr., R.O., 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. *Biol. Conserv.* 91, 223-229.
- Gehring, T.M., Swihart, R.K., 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. *Biol. Conserv.* 109, 283-295.
- Gibbs, J.P., 1991. Avian nest predation in tropical wet forest: an experimental study. *Oikos* 60, 155-161.
- Gillies, C.S., Cassady St. Clair, C., 2008. Riparian corridors enhance movement of a forest specialist bird in fragmented tropical forest. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 105, 19.774-19.779.
- González, A., 2000. Community relaxation in fragmented landscapes: the relation between species richness, area and age. *Ecol. Lett.* 3, 441-448.
- Gonzalez, A., Loreau, M., 2009. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 393-414.
- Graham, M.H., 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84, 2809-2815.
- Graham, C.H., Blake, J.G., 2001. Influence of patch- and landscape-level factors on bird assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecol. Appl.* 11, 1709-1721.
- Gu, W., Swihart, R.K., 2004. Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biol. Conserv.* 116, 195-203.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135, 147-186.
- Guisan, A., Edwards, T.C., Hastie, T., 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecol. Model.* 157, 89-100.
- Gustafson, E.J., Parker, G.R., 1992. Relationships between land cover proportion and indices of landscape spatial pattern. *Landscape Ecol.* 7, 101-110.
- Haddad, N.M., Baum, K.A., 1999. An experimental test of corridor effects on butterfly densities. *Ecol. Appl.* 9, 623-633.
- Hadley, A.S., Betts, M.G., 2009. Tropical deforestation alters hummingbird movement patterns. *Biol. Lett.* 5, 207-210.
- Haila, Y., 1983. Land birds on northern islands: a sampling metaphor for insular colonization. *Oikos* 41, 334-351.

- Haila, Y., 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecol. Appl.* 12, 321-334.
- Hanowski, J.M., Niemi, G.J., 1995. Experimental design considerations for establishing an off-road habitat-specific bird monitoring program using point-counts. en Ralph, C.J. (ed.). *Monitoring Bird Populations by Point Counts*. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-149, Albany, CA, USA, pp. 145-150.
- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature*. 396, 41-49.
- Hanski, I., Gilpin, M., 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 3-16.
- Hanski, I., Ovaskainen, O., 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404, 755-758.
- Hanski, I., Ovaskainen, O., 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conserv. Biol.* 16, 666-673.
- Harcourt, A.H., 2006. Rarity in the tropics: biogeography and macroecology of the primates. *J. Biogeogr.* 33, 2077-2087.
- Harper, K.A., MacDonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brososke, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Esseen, P., 2005. *Conserv. Biol.* 19, 768-782.
- Harris, G.M., Pimm, S.L., 2004. Bird species' tolerance of secondary forest habitats and its effects on extinction. *Conserv. Biol.* 18, 1607-1616.
- Harrison, S., Bruna, E., 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* 22, 225-232.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C., Settele, J., 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodivers. Conserv.* 13, 207-251.
- Hines, J.E., Boulonier, T., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Pollock, K.H., 1999. COMDYN: software to study the dynamics of animal communities using a capture-recapture approach. *Bird Study* 46 (suppl.), S209-217.
- Holdridge, L.R., 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 206 pp.
- Holt, J.D., 1996. Food webs in space: an island biogeographic perspective. En: Polis, G., Winemiller, K. (eds.), *Food webs: contemporary perspectives*. Chapman and Hall, London, UK, pp. 313-323.
- Holyoak, M., Leibold, M.A., Holt, R.D (eds.), 2005. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. The University of Chicago Press. Chicago, IL, USA, 520 pp.
- Hosmer, D.W., Lemeshow, S., 1989. *Applied Logistic Regression*. John Wiley and Sons Inc., Hoboken, NJ, USA, 322 pp.
- Howell, S.N.G., Webb, S., 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, Oxford, UK, 851 pp.

- Hubbell, S. P., Foster, R. B., 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. En: Diamond, J., Case, T.J. (eds.), *Community Ecology*. Harper & Row, New York, NY, USA, pp. 314-329.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22, 415-427.
- INSIVUMEH, 2005. Datos climáticos para el intervalo 1990-2003. Instituto Guatemalteco de Vulcanología, Meteorología e Hidrología (INSIVUMEH). Guatemala. www.insivumeh.gob.gt.
- Jaeger, J.A.G., 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecol.* 15, 115-130.
- Jaksic, F., Marone, L., 2007. *Ecología de Comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile, 336 pp.
- Jiang, L., 2007. Density compensation can cause no effect of biodiversity on ecosystem functioning. *Oikos* 116,: 324-334.
- Johnson, J.B., Omland, K.S., 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 192., 101-108.
- Jongman, R.H.G, Ter Braak, C.J.F., Van Tongeren, O.F.R., 1995. *Data analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press. Cambridge. UK, 299 pp.
- Jullien, M., Thiollay, J.M., 1998. Multi-species territoriality and dynamics of Neotropical forest understory bird flocks. *J. Anim. Ecol.* 67, 227-252.
- Kaimowitz, D., 1996. Livestock and deforestation, Central America in the 1980s and 1990s: A policy perspective. Center for International Forestry Research Special Publication. Jakarta, Indonesia, 88 pp.
- Karr, J.R., Freemark, K.E., 1983. Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the "stable" tropics. *Ecology* 64, 1481-1494.
- Kattan, G.H., Alvarez-López, H., Giraldo, M., 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conserv. Biol.* 8, 138-146.
- Kattan, G.H., Franco, Y.P., 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecol. Biogeogr.* 13, 451-458.
- Keddy, P.A., 1999. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3, 157-164.
- Keller, C.M.E., Scallan, J.T., 1999. Potential roadside biases due to habitat changes along breeding bird survey routes. *Condor* 101, 50-57.
- Kennedy, C.M., Marra, P.P., Fagan, W.F., Neel, M.C., 2010. Landscape matrix and species traits mediate responses of Neotropical resident birds to forest fragmentation in Jamaica. *Ecol. Monogr.* 80, 651-669.
- Koper, N., Schmiegelow, F.K.A., Merrill, E.H., 2007. Residuals cannot distinguish between ecological effects of habitat amount and fragmentation: implications for the debate. *Landscape Ecol.* 22, 811-820.

- Kremsater, L., Bunnell, F.L., 1999. Edge effects: theory, evidence and implications to management of western North American forests. En: Rochelle, J.A., Lehmann, L.A., Wisniewski, J. (eds.), *Forest Fragmentation: Wildlife and Management Implications*. Brill Academic Publishers, Boston, MA, USA, pp. 117-153.
- Kunin, W.E., 1998. Biodiversity at the edge: a test of the importance of spatial “mass effects” in the Rothamsted park grass experiments. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 95, 207-212.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodá, R., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. Steffan-Dewenter, I., 2010. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.* 24, 564-571.
- Lande, R., 1993. Environmental stochasticity and random catastrophes. *Am. Nat.* 142, 911-927.
- Lahti, D.C., 2001. The “edge effect on nest predation” hypothesis after twenty years. *Biol. Conserv.* 99, 365-374.
- Laurance, W.F., 1998. A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change. *Trends Ecol. Evol.* 13, 411–415.
- Laurance, W.F., 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends Ecol. Evol.* 15, 134-135.
- Laurance, W.F., 2008. Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biol. Conserv.* 141, 1731-1744.
- Laurance, S.G.W., Stouffer, P.C., Laurance, W.F., 2004. Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. *Conserv. Biol.* 18, 1099-1109.
- Laurance, S.G.W., Gomez, M.S., 2005. Clearing width and movements of understory rainforest birds. *Biotropica* 37, 149-152.
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didha, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv. Biol.* 16, 605-618.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ribeiro, J.E.L.S., Giraldo, J.P., Lovejoy, T.E., Condit, R., Chave, J., Harms, K.E., D’Angelo, S., 2006. Rapid decay of tree community composition in Amazonian forest fragments. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 103, 19 010-19 014.
- Laurance, W.F., Camargo, J.L.C., Luizao, R.C.C., Laurance, S.G., Pimm, S.L., Bruna, E.M., Stouffer, P.C., Williamson, G.B., Benítez-Malvido, J., Vasconcelos, H.L., Van Houtan, K.S., Zartman, C.E., Boyle, S.A., Didham, R.K, Andrade, A., Lovejoy, T.E., 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biol. Conserv.* 144, 56-67.
- Lawton, J.H., Daily, G., Newton, I., 1994. Population dynamic principles. *Philos. T. R. Soc. B.* 344, 61-68.
- Leck, C.F., 1979. Avian extinctions in an isolated tropical wet-forest preserve, Ecuador. *Auk*, 343-352.
- Lees, A.C., Peres, C.A., 2006. Rapid avifaunal collapse along the Amazonian deforestation frontier. *Biol. Conserv.* 133, 198-211.

- Lees, A.C., Peres, C.A., 2008. Avian life-history determinants of local extinction risk in a hyper-fragmented Neotropical forest landscape. *Anim. Conserv.* 11, 128-137.
- Lees, A.C., Peres, C.A., 2009. Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos* 118, 280-290.
- Legendre, P., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M.L., 1997. Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78, 547-562.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam, Holland. 853 pp.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hooper, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7, 601-603.
- Leibold, M.A., Geddes, P., 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecol. Austral* 15, 117-129.
- Lichstein, T.W., Simons, T.R., Franzreb, K.E., 2002. Landscape effects on breeding songbird abundance in managed forests. *Ecol. Appl.* 12, 836-857.
- Lindell, C.A., Riffell, S.K., Kaiser, S.A., Battin, A.L., Smith, M.L., Sisk, T., 2007. Edge responses of tropical and temperate birds. *Wilson J. Ornithol.* 119, 205-220.
- Lindenmayer, D.B., Fischer, J., 2006. *Habitat Fragmentation and Landscape Change. An Ecological and Conservation Synthesis*. Island Press, Wash. D.C., USA, 328 pp.
- Lockwood, J.L., Brooks, T.M., Mckinney, M.L., 2000. Taxonomic homogenization of the global avifauna. *Anim. Conserv.* 3, 27-35.
- Loiselle, B.A., Hoppes, W.G., 1983. Nest predation in insular and mainland lowland rainforest in Panama. *Condor* 85, 93-95.
- Lomolino, M.V., 2000. A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecol. Biogeogr.* 9, 1-6.
- López de Casenave, J., 2001. Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Lovejoy, T.E., Rankin, J.M., Bierregaard Jr., R.O., Brown, K.S., Emmons, L.H., Van der Voort, M.E., 1984. Ecosystem decay of Amazon forest remnants. En Nitecki, M. H. (ed.), *Extinctions*. University of Chicago Press, Chicago, USA, pp. 295-325.
- Luck, G.W., Daily, G.C., 2003. Tropical countryside bird assemblages: richness, composition and foraging differ by landscape context. *Ecol. Appl.* 13, 235-247.
- Luoto, M., Virkkala, R., Heikkinen, R.K., Rainio, K., 2004. Predicting bird species richness using remote sensing in Boreal agricultural-forest mosaics. *Ecol. Appl.* 14, 1946-1962.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, USA. 224 pp.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83, 2248-2255.

- Maina, G.G., Jackson, W.M., 2003. Effects of fragmentation on artificial nest predation in a tropical forest in Kenya. *Biol. Conserv.* 111, 161-169.
- Manu, S., Peach, W., Cresswell, W., 2007. The effects of edge, fragment size and degree of isolation on avian species richness in highly fragmented forest in West Africa. *Ibis* 149, 287-297.
- Marra, P.P., Remsen, Jr., J.V., 1997. Insights into the maintenance of high species diversity in the Neotropics: habitat selection and foraging behavior in the understory birds of tropical and temperate forests. *Ornithol. Monogr.* 48, 445-483.
- 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. *Biol. Conserv.* 141, 2184-2192.
- Martin, T.E., 1995. Avian life-history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65, 101-127.
- Martin, T.E., Karr, J.R., 1986. Temporal dynamics of Neotropical birds with special reference to frugivores in second-growth woods. *Wilson Bull.* 98, 38-60.
- Martínez-Morales, M.A., 2005a. Nested species assemblages as a tool to detect sensitivity to forest fragmentation: the case of cloud forest birds. *Oikos* 108, 634-642.
- Martínez-Morales, M.A., 2005b. Landscape patterns influencing bird assemblages in a fragmented neotropical cloud forest. *Biol. Conserv.* 121, 117-126.
- McCallum, D.A., 2005. A conceptual guide to detection probability for point counts and other count-based survey methods. En: Ralph, C.J., Rich, T.D. (eds.), *Bird conservation implementation and integration in the Americas: Proceedings of the Third International Partners in Flight Conference*, General Technical Report PSW-GTR-191. Albany, CA, USA, pp. 754-761.
- McCarthy, M.A., Burgman, M.A., Ferson, S., 1995. Sensitivity analysis for models of population viability. *Biol. Conserv.* 73, 93-100.
- McCune, B., Grace, J.B., Urban, D.L., 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR, USA, 300 pp.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecol. Appl.* 12, 335-345.
- McGarigal, K., Marks, B.J., 1995. FRAGSTATS- Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. U.S. Forest Service Technical Report PNW 351. Corvallis, OR, USA, 134 pp.
- McGarigal, K., McComb, W.C., 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecol. Monogr.* 65, 235-260.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 178-185.
- Metzger, J.P., 2000. Tree functional group and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecol. Appl.* 10, 1147-1161.

- Metzger, J.P., Martensen, A.C., Dixo, M., Bernacci, L.C., Ribeiro, M.C. Godoy Teixeira, A.M., Pardini, R., 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biol. Conserv.* 142, 1166-1177.
- Milesi, F.A., López de Casenave, J., 2005. El concepto de nicho en ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecol. Austr.* 15, 131-148.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Wash., DC, USA, 137 pp.
- Millsap, B.A., LeFranc, Jr., M.N., 1988. Road transect counts for raptors: how reliable are they? *J. Raptor Res.* 22, 8-16.
- Moilanen, A., Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79, 2503-2515.
- Moore, R.P., Robinson, W.D., Lovette, I.J., Robinson, T.R., 2008. Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds. *Ecol. Lett.* 11, 960-968.
- Morton, E.S., 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *Am. Nat.* 107, 8-22.
- Mouquet, N., Loreau, M., 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *Am. Nat.* 159, 420-426.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation *Trends Ecol. Evol.* 10, 58-62.
- Nelder, J.A., Wedderburn, R.W.M., 1972. Generalized linear models. *J. R. Stat. Soc.* 135, 370-384.
- Newmark, W.D. 1991. Tropical forest fragmentation and the local extinction of understory birds in the Eastern Usambara mountains, Tanzania. *Conserv. Biol.* 5, 67-68.
- Newton, I., Brockie, K., 1998. Habitat fragments and metapopulations. En: Newton, I. (ed.), *Population Limitation in Birds*. Academic Press, San Diego, CA, USA, pp. 123-142.
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A.L., Escobar, F., Favila, M., Vulinec, K., The Scarabeinae Research Network, 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biol. Conserv.* 137, 1-19.
- Nichols, J.D., Boulinier, T., Hines, J.E., Pollock, K.H., Sauer, J.R., 1998a. Estimating rates of local species extinction, colonization, and turnover in animal communities. *Ecol. Appl.* 8, 1213-1225.
- Nichols, J.D., Boulinier, T., Hines, J.E., Pollock, K.H., Sauer, J.R., 1998b. Inference methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Conserv. Biol.* 12, 1390-1398.
- Norris, D.R., Stutchbury, B.J.M., 2001. Extraterritorial movements of a forest songbird in a fragmented landscape. *Conserv. Biol.* 15, 729-736.
- Olden, J.D., 2006. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *J. Biogeogr.* 33, 2027-2039.

- Oloff, H., Ritchie, M.E., 2002. Fragmented nature: consequences for biodiversity. *Landscape Urban Plan.* 58, 83–92.
- Opdam, P., 1991. Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies. *Landscape Ecol.* 5, 93-106.
- Orrock, J.L., Pagels, J.F., McShea, W.J., Harper, E.K., 2000. Predicting presence and abundance of a small mammal species: the effect of scale and resolution. *Ecol. Appl.* 10, 1356-1366.
- Owens, I.P.F., Bennett, P.M., 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proc. Natl. Acad. Sci. B.* 97, 12 144-12 148.
- Payne, J.L., Finnegan, S., 2007. The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci. B.* 104, 10 506-10 511.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9, 741-458.
- Pianka, E.R., 1974. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row, New York, NY, USA, 356 pp.
- Pimm, S.L., Raven, P., 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403, 843-845.
- Pino, J., Rodà, F., Ribas, J., Pons, X., 2000. Landscape structure and bird species richness: implications for conservation in rural areas between natural parks. *Landscape Urban Plan.* 49, 35-48.
- Prugh, L.R., Hodges, K.E., Sinclair, A.R.E., Brashares, J.S., 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. B.* 105, 20 770-20 775.
- Pulliam, H.R., 1988. Sources, sinks and population regulation. *Am. Nat.* 132, 652-661.
- Pulliam, H.R., Danielson, B.J., 1991. Sources, sinks and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *Am. Nat.* 100, 65-75.
- Radford, J.Q., Bennett, A.F., Cheers, G.J., 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biol. Conserv.* 124, 317–337.
- 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*. U.S. Forest Service, United States Department of Agriculture. Albany, CA, USA, 44 pp.
- Renjifo, L.M., 1999. Composition changes in a Subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conserv. Biol.* 13, 1124-1139.
- Reynolds, J.D., 2003. Life histories and extinction risk. En: Blackburn, T.M., Gaston, K.J. (eds.) *Macroecology*. Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 195-217.
- Ribon, R., Simon, J.E., de Matos, G.T., 2003. Bird extinctions in Atlantic forest fragments of the Viçosa region, southeastern Brazil. *Conserv. Biol.* 17, 1827-1839.
- Ricketts, T.H., 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *Am. Nat.* 158, 87-99.
- Ricklefs, R. 1969. The nesting cycle of songbirds in tropical and temperate regions. *Living Bird* 8, 1-48.

- Ries, L., Fletcher, Jr., R.J., Battin, J., Sisk, T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 491–522.
- Robbins, C.S., Dawson, D.K., Dowell, B., 1989. Habitat area requirements of breeding forest birds of the middle Atlantic states. *Wildl. Monogr.* 103, 1-34.
- Robbins, C.S., Dowell, B.A., Dawson, D.K., Colón, J.A., Estrada, R., Sutton, A., Sutton R., Weyer, D., 1992. Comparison of Neotropical migrant landbird populations wintering in tropical forest, isolated forest fragments, and agricultural habitats. En: J.M Hagan III, Johnston, D. (eds.), *Ecology and conservation of Neotropical migrant landbirds*. Smithsonian Institution, Wash. D.C., USA, pp. 207-220.
- Roberts, D.L., 2007. Effects of tropical forest fragmentation on ecology and conservation of migrant and resident birds in lowland Costa Rica. PhD thesis, University of Idaho, 113pp.
- Robinson, D.W., 1999. Long-term changes in the avifauna of Barro Colorado island, Panama, a tropical forest isolate. *Conserv. Biol.* 13, 85-97.
- Robinson, D.W., 2001. Changes in abundance of birds in a Neotropical forest fragment over 25 years: a review. *Anim. Biodiv. Conserv.* 24, 51-65.
- Robinson, S.K., Terborgh, J., 1997. Bird community dynamics along a primary successional gradient of an Amazonian whitewater river. *Ornithol. Monogr.* 48, 637-668.
- Robinson, W.D., Robinson, S.K., Brawn, J.D., 2000. Structure and organization of a Panamanian forest bird community. *Ecol. Monogr.* 70, 209-236.
- Robinson, W.D., Rompré, G., Robinson, T., 2005. Videography of Panama bird nests show snakes are principal predators. *Ornitol. Neotrop.* 16, 187-195.
- Rodewald, A. D., Yahner, R.H. 2001. Influence of landscape composition on avian community structure and associated mechanisms. *Ecology* 82: 3493-3504.
- Rodewald, P. G., Brittingham, M.C., 2004. Stopover habitats of landbirds during fall: use of edge-dominated and early-successional forests. *Auk* 121, 1040–1055.
- Rolstadt, J., 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 149-163.
- Rosenberg, M. S. 2001. *PASSAGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis*. version 1.0. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ, USA, 141 pp.
- Rotenberg, J.A., 2007. Ecological role of a tree (*Gmelina arborea*) plantation in Guatemala: an assessment of an alternative land use for tropical avian conservation. *Auk* 124, 316-330.
- Royle, J. A., Nichols, J.D., 2003. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology* 84, 777-790.
- Saab, V., Petit, D.R., 1992. Impact of pasture development on winter bird communities in Belize, Central America. *Condor* 94, 66-71.
- Saunders, D. A., Hobbs, R.J., Margules, C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5, 18-32.

- Saura, S., Martínez-Millán, J., 2000. Landscape patterns simulation with a modified random clusters method. *Landscape Ecol.* 15, 61-678.
- Schmida, A.L., Wilson, M.V., 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.* 12, 1-20.
- 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.
- Sekercioglu, C.H., 2002. Forest fragmentation hits insectivorous birds hard. *Dir. Sci.* 1, 62-64.
- Sekercioglu, C.H., 2007. Conservation ecology: area trumps mobility in fragment bird extinctions. *Curr. Biol.* 17, 283-286.
- Sekercioglu, C.H., Ehrlich, P.R., Daily, G.C., Aygen, D., Goehring, D., Sandi, R.F.S., 2002. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 263-267.
- Sieving, K.E., 1992. Nest predation and differential insular extinction among selected forest birds of Central Panama. *Ecology* 73, 2310-2328.
- Sigel, B.J., Sherry, T.W., B.E. Young, Avian community response to lowland tropical rainforest isolation: 40 years of change at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Conserv. Biol.* 20, 111-121.
- Sigel, B.J., Robinson, W.D., Sherry, T.W., 2010. Comparing bird community responses to forest fragmentation in two lowland Central American reserves. *Biol. Conserv.* 143, 340-350.
- Simberloff, D.S., 1974. Equilibrium Theory of Island Biogeography and Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 5, 161-182.
- Skutch, A.F., 1954. Life Histories of Central American Birds. *Pacific Coast Avifauna*. No. 31. Cooper Ornithological Society, Berkeley, CA, USA, 448 pp.
- Skutch, A. F. 1960. Life histories of Central American birds. *Pacific Coast Avifauna* No. 34, Cooper Ornithological Society, Berkeley, CA, USA, 593 pp.
- Skutch, A. F. 1969. Life histories of Central American birds. *Pacific Coast Avifauna* No.35, Cooper Ornithological Society, Berkeley, CA, USA, 580 pp.
- Smith, A.L., Salgado Ortiz, J., Robertson, R.J., 2001. Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forests of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 33, 153-170.
- Smith, A.C., Koper, N., Francis, C.M., Fahrig, L., 2009. Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecol.* 24, 1271-1285.
- Sodhi, N.S., Liow, L.H., Bazzaz, F.A., 2004. Avian extinctions from tropical and subtropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 323-345.
- Sodhi, N.S., Lee, T.M., Koh, L.P., Dunn, R.R., 2005. A century of avifaunal turnover in a small tropical rainforest fragment. *Anim. Conserv.* 8, 217-222.
- Soulé, M., Simberloff, D., 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biol. Conserv.* 35, 19-40.

- Southwood, T.R.E., 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52, 3-18.
- Stiles, F.G., Skutch, A.F., 1989. *A Guide to the Birds of Costa Rica*. Cornell University. Ithaca, NY, USA, 511 pp.
- Stork, N.E., Coddington, J. A., Colwell, R.K., Chazdon, R.L., Dick, C.W., Peres, C.A., Sloan, S., Willis, K., 2009. Vulnerability and resilience of tropical forest species to land-use change. *Conserv. Biol.* 23, 1438-1447.
- Stotz, D.F., Fitzpatrick, J.W., Parker III, T.A., Moskovits, D.K., 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago, Chicago, IL, USA, 478 pp.
- Stouffer, P.C., Bierregard, R.O., 1995a. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76, 2129-2145.
- Stouffer, P.C. & R.O. Bierregaard, Jr., 1995b. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conserv. Biol.* 9, 1085-109.
- Stouffer, P.C., Bierregaard Jr., R.O., Strong, C., Lovejoy, T.E., 2006. Long-term landscape change and bird abundance in Amazonian rainforest fragments. *Conserv. Biol.* 20, 1212-1223.
- Stouffer, P.C., Strong, C., Naka, L.N., 2009. Twenty years of understory bird extinctions from Amazonian rain forest fragments: consistent trends and landscape-mediated dynamics. *Divers. Distrib.* 15, 88-97.
- Stearns, S.C., 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51, 3-47.
- 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.
- Stratford, J.A., Stouffer, P.C., 1999. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil. *Conserv. Biol.* 13, 1416-1423.
- Stutchbury, B.J.M., Morton, E.S., 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. Academic Press, London, UK, 165 pp.
- Suarez-Rubio, M., Thomlinson, J.R., 2009. Landscape and match-level factors influence bird communities in an urbanized tropical island. 142, 1311-1321.
- Sutherland, G.D., Harestad, A.S., Price, K., Lertzman, K.P., 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conserv. Ecol.* 4 (online URL: <http://www.consecol.org/vol4/iss1/art16>).
- Ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, 1167-1179.
- Terborgh, J., Robinson, S., 1986. Guilds and their utility in ecology. En: Kikkawa, J., Anderson, D.J. (eds.), *Community Ecology. Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, Carlton, Victoria, Australia, PP. 65-90.
- Terborgh, J., Robinson, S.K., Parker III, T.A., Munn, C.A., Pierpont, N., 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecol. Monogr.* 60, 213-238.

- Thiollay, J.M., 1994. Structure, density and rarity in an Amazonian rainforest bird community. *J. Trop. Ecol.* 10, 449-481.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65-66.
- Trexler, J.C., Travis, J., 1993. Nontraditional regression analyses. *Ecology* 74, 1629-1637.
- Trzcinski, M.K., Fahrig, L., Merriam, G., 1999. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecol. Appl.* 9, 586-593.
- Tscharntke, T., Sekercioglu, C. H., Dietsch, T.V., Sodhi, N.S., Hoehn P., Tylianakis, J.M., 2008. Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology* 89, 944-951.
- Turner, M.G., 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20, 171-197.
- Turner, I.M., 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J. Appl. Ecol.* 33, 200-209.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'Neill, R.V., 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice. Pattern and Process.* Springer, New York, NY, USA, 401 pp.
- Turner, M.G., 2005. Landscape ecology: what is the state of the science? *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36, 319-344.
- Uezu, A., Metzger, J.P., Vielliard, J.M.E., 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biol. Conserv.* 123, 507-519.
- Van Houtan, K.S., Pimm, S.L., Bierregaard, R.O., Jr., Lovejoy, T.E., Stouffer, P.C., 2006. Local extinctions in flocking birds in Amazonian forest fragments. *Evol. Ecol. Res.* 8, 129-148.
- Van Houtan, K.S., Pimm, S.L., Hadley, J.M., Bierregaard, R.O., Jr., Lovejoy, T.E., 2007. Dispersal of Amazonian birds in continuous and fragmented forest. *Ecol. Lett.* 10, 219-229.
- 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.
- Vincent, P.J., Haworth, J.M., 1983. Poisson regression models of species abundance. *J. Biogeogr.* 10, 153-160.
- Walther, B.A., Moore, J.L., 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28, 815-829.
- Watson, J.E.M., Whittaker, R.J., Dawson, T.P., 2004. Habitat structure and proximity to forest edge affect the abundance and distribution of forest-dependent birds in tropical coastal forests of southeastern Madagascar. *Biol. Conserv.* 120, 311-327.
- Western, D., 2001. Human-modified ecosystems and future evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. B.* 98, 5458-5465.

- Westphal, M.I., Field, S.A., Tyre, A.J., Paton, D., Possingham, H.P., 2003. Effects of landscape pattern on bird species distribution in the Mt. Lofty Ranges, South Australia. *Landscape Ecol.* 18, 413-426.
- Wethered, R., Lawes, M.J., 2003. Matrix effects on bird assemblages in fragmented afro-montane forests in South Africa. *Biol. Conserv.* 114, 327-340.
- Wiegand, T., Revilla, E. Moloney, K.A., 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conserv. Biol.* 19, 108-121.
- Wiens, J.A., Stenseth, N.C., Van Horne, B., Ims, R.A., 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66, 369-380.
- Wilcove, D.S., 1985. Nest predation and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66, 1211-1214.
- Wilson, D.S., 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73, 1984-2000.
- Wilson, E.O., Peter, F.M. (eds.), 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Wash. D.C., USA, 521 pp.
- Winkler, H., Preleuthner, M., 2001. Behaviour and ecology of birds in tropical rain forest canopies. *Plant Ecol.* 153, 193-202.
- With, K. A., King, A.W., 1999. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conserv. Biol.* 13: 314-326.
- Woodroffe, R., Ginsberg, J.R., 1998. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280, 2126-2128.
- Woodsworth, L.M., Montgomery, M.E., Briscoe, D.A., Frankham, R., 2002. Rapid genetic deterioration in captive populations: causes and conservation implications. *Conserv. Genet.* 3, 277-288.
- Worthen, W.B., 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos* 76, 417-426.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica* 38, 287-301.
- Young, B.E., Sherry, T.W., Sigel, B.J., Woltmann, S., 2008. Nesting success of Costa Rican lowland rain forest birds in response to edge and isolation effects. *Biotropica* 40, 615-622.
- Zurita, G.A., Bellocq, M.I., 2007. Pérdida y fragmentación de la selva paranaense: efectos sobre las aves rapaces diurnas. *Hornero* 22, 141-147.
- Zurita, G.A., Bellocq, M.I., 2010. Spatial patterns of bird community similarity: bird responses to landscape composition and configuration in the Atlantic forest. *Landscape Ecol.* 25, 147-158.

APENDICES

Apéndice 1: Relaciones entre las variables de paisaje.

Las variables de paisaje medidas en las 123 unidades experimentales (i.e., “mini-paisajes” de 1 km. de radio) estuvieron fuertemente correlacionadas (Fig. 1). Mediante el procedimiento de la regresión parcial descrito en el capítulo 1, obtuve índices de las variables de configuración y composición que expresaran variación independiente de la cobertura de bosque, y de todas las otras variables utilizadas en los análisis.

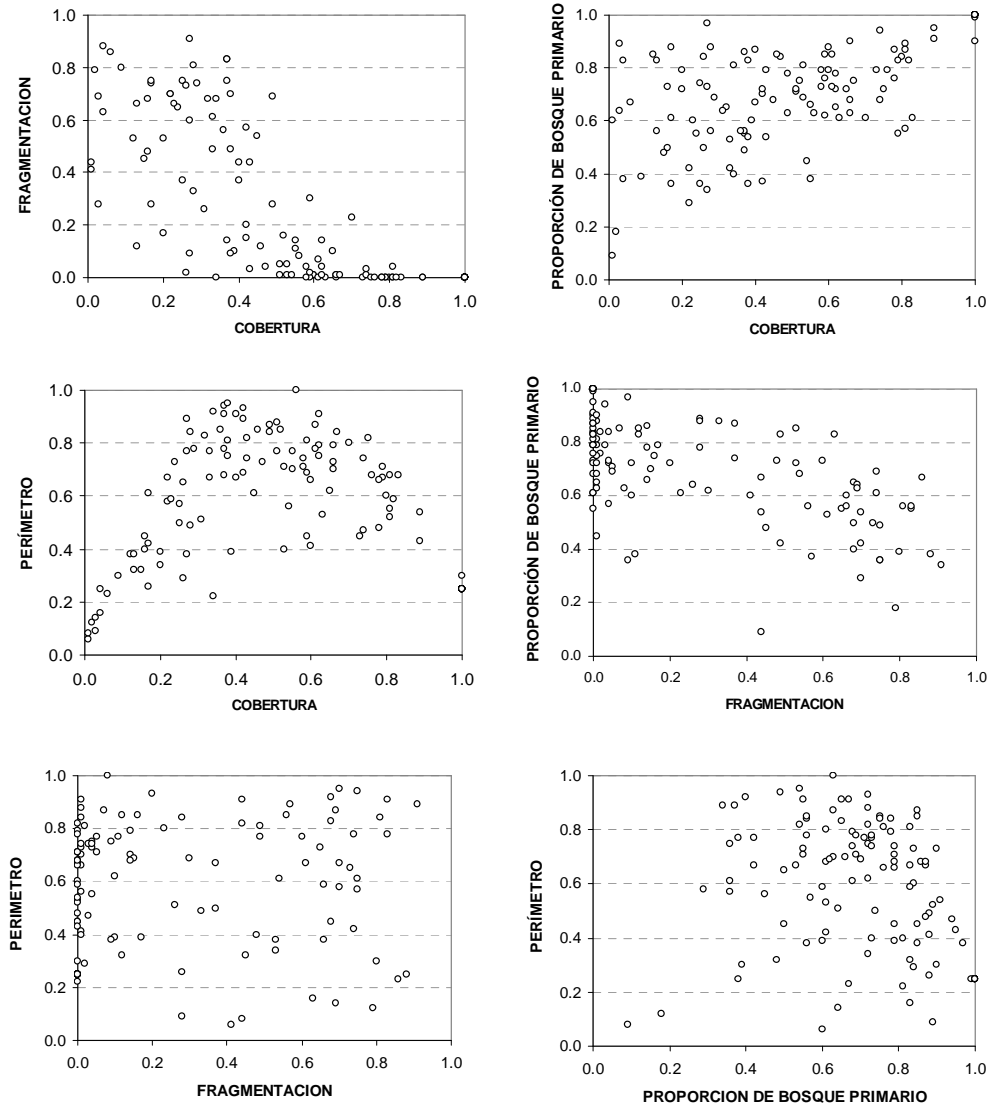


Figura A.1: Relaciones entre las variables de paisaje.

Este procedimiento se realizó en tres pasos, y para cada paso, muestro las correlaciones de Pearson entre todas las variables (cuadro 1). No fue posible producir variables indicadoras que tuvieran una correlación nula, pero las correlaciones distintas de cero fueron muy bajas ($< 0,20$).

Cuadro A.1: Coeficientes de correlación de Pearson entre las variables de paisaje en cada paso del análisis de regresión parcial.

Paso 1

	Cobertura	Fragmentación	Prop. primario	Perímetro	Cob. × Frag.
Cobertura	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00
Fragmentación	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
Prop. primario	0,00	-0,32	1,00	0,00	0,01
Perímetro	0,00	0,54	-0,32	1,00	0,00
Cob. × Frag.	-0,36	0,69	-0,22	0,46	1,00

Paso 2

	Cobertura	Fragmentación	Prop. primario	Perímetro	Cob. × Frag.
Cobertura	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00
Fragmentación	0,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Prop. primario	0,00	0,00	1,00	0,04	1,00
Perímetro	0,00	0,00	-0,19	1,00	0,14
Cob. × Frag.	-0,49	0,00	0,00	0,13	1,00

Paso 3

	Cobertura	Fragmentación	Prop. primario	Perímetro	Cob. × Frag.
Cobertura	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Fragmentación	0,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Prop. primario	0,00	0,00	1,00	0,04	1,00
Perímetro	0,00	0,00	-0,19	1,00	0,09
Cob. × Frag.	0,00	0,00	0,00	0,15	1,00

Apéndice 2: Evaluaciones de la vegetación en 80 fragmentos, localizados en paisajes con distinto grado de modificación.

Evaluamos la estructura de la vegetación de 80 fragmentos de bosque tropical primario y secundario, mediante conteos (de individuos de árboles y arbustos) e inspecciones visuales de la vegetación. Dentro de cada paisaje, 3 fragmentos fueron seleccionados al azar, y dependiendo de la accesibilidad, se muestreó el más accesible desde carreteras secundarias. En los paisajes más modificados (con menos del 15% de cobertura boscosa), no fue posible seleccionar el fragmento al azar, y se muestreó el fragmento que fuera más accesible.

Cuadro A.2: Variables de vegetación medidas en 80 fragmentos de bosque tropical.

VARIABLE	DESCRIPCION DE LA VARIABLE
ALT3	Altura promedio de los tres árboles más altos
ARCOB	Porcentaje de cobertura de la capa arbustiva
ARDEN	Densidad de la capa arbustiva (%)
DA35	Número de árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) entre 10 y 50 cm. (mediana =35 cm.)
DA50	Número de árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 50 cm.
DAARB	Dominancia de árboles de la capa arbustiva (%)
DACOH	Dominancia de <i>Attalea cohune</i> en la capa arbustiva (%)
DAOTR	Dominancia de otros tipos de vegetación de la capa arbustiva (%)
DAPAL	Dominancia de palmas de la capa arbustiva (%)
DC35	Número de individuos de <i>Attalea cohune</i> con diámetro a la altura del pecho (DAP) entre 10 y 50 cm.
DPARB	Dominancia de árboles del dosel primario (%)
DPCOB	Porcentaje de cobertura del dosel primario
DPCOH	Porcentaje de cobertura de <i>Attalea cohune</i> en el dosel primario
DPDEN	Densidad del dosel primario (%)
DPPAL	Dominancia de palmas del dosel primario (%)
DPOTR	Dominancia de otros tipos de vegetación del dosel primario (%)
DSARB	Dominancia de árboles del dosel secundario (%)
DSCOB	Porcentaje de cobertura del dosel secundario
DSCOH	Porcentaje de cobertura de <i>Attalea cohune</i> en el dosel secundario
DSDEN	Densidad del dosel secundario (%)
DSOTR	Dominancia de otros tipos de vegetación del dosel secundario (%)
DSPAL	Dominancia de palmas del dosel secundario (%)
SSUELO	Porcentaje de cobertura de suelo desnudo o material no vegetal (rocas, etc.)
SVMUERT	Porcentaje de cobertura del suelo de vegetación muerta
SVVIVA	Porcentaje de cobertura del suelo de vegetación viva

En los paisajes de cobertura boscosa alta (> 35%), desde el punto de ingreso a la porción de bosque evaluada, seleccionamos con una tabla de números al azar una distancia (medida en número de pasos sobre el sendero) para localizar la parcela que sería evaluada, siendo esta distancia sumada a 50 pasos del borde del bosque. Los muestreos fueron realizados por dos personas (A. Cerezo y M. Ramírez). Para las variables que fueron medidas por inspección visual (cobertura, densidad y dominancia), se tomó nota del promedio concertado entre los dos evaluadores.

La parcela consistió en un círculo de 50 metros de radio, dentro del cual medimos 25 características de la vegetación (cuadro 1). Asimismo, designamos al fragmento a una de cuatro categorías de bosque: bosque primario, bosque primario perturbado, bosque secundario, y bosque secundario dominado por *Attalea cohune*, una especie de palma

típica de bosques muy perturbados o secundarios. Los valores de cobertura son porcentajes de la superficie de la parcela cubierta por la vegetación de cada estrato del bosque (dosel primario, dosel secundario y capa arbustiva). En cuanto a la densidad, estimamos visualmente el volumen ocupado por vegetación de cada estrato. Adicionalmente, medimos el porcentaje de cobertura de la vegetación del suelo en tres clases (cuadro A.2).

Utilicé el análisis de redundancia (RDA) para estudiar la relación entre la estructura interna de la vegetación de los fragmentos con la estructura del paisaje (el RDA está descrito en la sección de métodos del capítulo 4). Las variables de paisaje explicaron el 33% de la variación total de la matriz de fragmentos x variables de la vegetación (variación restringida, cuadro A.3.1). Los tres primeros ejes en total explicaron el 84% del total de la variancia restringida (cuadro A.3.1).

Cuadro A.3.1: Análisis de redundancia de la estructura de la vegetación de los fragmentos y la estructura del paisaje circundante.

Variación total	25,00		
Variación restringida	5,64		
% explicado de variación total	23%		
	EJE 1	EJE 2	EJE 3
Autovalor	3,15	1,17	0,42
% de variancia restringida	56%	21%	8%
% acumulado de variancia restringida	56%	77%	84%

Cuadro A.3.2: Correlaciones de Pearson entre los valores de los fragmentos en los tres primeros ejes del RDA con las variables estructurales de los paisajes que contenían a los fragmentos; $r \geq 0,6$ en negritas, $0,3 \leq r \leq 0,6$ en itálicas.

	Cobertura (prop.)	Fragmentación (prop.)	Número de fragmentos	Tamaño medio de fragmentos (ha)	Coef. de variación del tamaño de fragmentos (ha)	Borde total (m)	Borde medio de fragmentos (m)	Índice medio de forma
EJE 1	0,91	-0,68	-0,68	0,90	-0,66	-0,09	0,66	0,23
EJE 2	-0,19	<i>0,40</i>	0,29	0,17	-0,17	<i>-0,38</i>	-0,24	<i>-0,52</i>
EJE 3	0,10	0,17	<i>0,33</i>	0,25	-0,13	-0,02	<i>0,34</i>	0,27

El eje 1 explicó el 56% de la variancia restringida, y estuvo altamente correlacionado con la cobertura y el tamaño medio de los fragmentos ($r > 0,9$), y muy relacionado con la fragmentación, el número de fragmentos, el coeficiente de variación en el tamaño de los fragmentos, y el borde medio de los fragmentos (cuadro A.3.2). El eje 2 estuvo débilmente asociado a la fragmentación, el borde total y el índice medio de forma, y el eje 3, al número de fragmentos y borde medio de los fragmentos.

De acuerdo a las correlaciones de Pearson de las variables de vegetación y los valores de los sitios en el eje 1 (cuadro A.4), los fragmentos que se encontraron en paisajes con alta cobertura y gran tamaño medio de fragmentos, y baja fragmentación, número de fragmentos, bajo coeficiente de variación en el tamaño de los fragmentos y bajo borde medio de los fragmentos, tuvieron una alta densidad y cobertura en el dosel primario (DPCOB y DPDEN, respectivamente), y un alto promedio de los tres árboles más altos.

Adicionalmente, estos fragmentos tuvieron alta densidad en el sotobosque de otras formas de vida, como lianas, epífitas y trepadoras (DSOTR), y el número de árboles con diámetro a la altura de pecho mayor a 50 cm. (DA50). Los fragmentos en el otro extremo de este eje, con baja cobertura y tamaño medio de fragmento, y alta fragmentación, número de fragmentos, alto coeficiente de variación en el tamaño de los fragmentos y alto borde medio de los fragmentos, estuvieron débilmente asociados a un alto número de individuos de *A. cohune* con D.A.P. > 35 cm. (DC35) y altos porcentajes de cobertura del dosel secundario (DSCOB).

Cuadro A.4: Correlaciones de los ejes del RDA con las variables medidas en los fragmentos de vegetación.

EJE 1		EJE 2		EJE 3	
<i>VARIABLE</i>	<i>r</i>	<i>VARIABLE</i>	<i>r</i>	<i>VARIABLE</i>	<i>r</i>
DC35	-0.34	DA35	-0.45	ARCOB	-0.26
DSCOH	-0.32	DSCOB	-0.37	DPPAL	-0.20
SVVIVA	-0.28	DSDEN	-0.36	DPCOB	-0.16
DACOH	-0.26	DAARB	-0.31	DAARB	-0.15
DPCOH	-0.25	DSARB	-0.26	DSARB	-0.14
DSPAL	-0.23	SVVIVA	-0.17	DA50	-0.10
ARDEN	-0.22	ARDEN	-0.16	ARDEN	-0.09
DAARB	-0.19	DPARB	-0.12	PDOTR	-0.08
SSUELO	-0.11	SVMUERT	-0.09	DPARB	-0.06
DPPAL	-0.05	DSOTR	-0.09	DPDEN	-0.04
ARCOB	0.00	ARCOB	-0.02	SVMUERT	-0.04
DSCOB	0.23	DPPAL	0.01	DPCOH	-0.02
DSDEN	0.24	DAOTR	0.02	DC35	-0.01
DA35	0.25	DA50	0.03	ALT3	0.00
DPARB	0.30	PDOTR	0.08	SVVIVA	0.00
PDOTR	0.31	DPCOH	0.10	DAPAL	0.01
DAOTR	0.31	DACOH	0.12	DSDEN	0.01
DSARB	0.33	DSCOH	0.13	DSCOB	0.04
SVMUERT	0.33	DC35	0.13	DACOH	0.04
DAPAL	0.36	ALT3	0.13	SSUELO	0.05
DA50	0.50	DPDEN	0.24	DSCOH	0.06
DSOTR	0.50	DPCOB	0.26	DSPAL	0.06
ALT3	0.58	DSPAL	0.26	DA35	0.14
DPCOB	0.66	SSUELO	0.30	DSOTR	0.21
DPDEN	0.70	DAPAL	0.30	DAOTR	0.38

Según las correlaciones de Pearson (*r*) entre las variables de vegetación y los valores en el eje 2 de los fragmentos estudiados (cuadro 3), aquellos que se encontraron en paisajes con menor fragmentación y número de fragmentos y mayor índice medio de forma, borde total, borde medio de fragmentos y (en mucho menor grado) cobertura, tuvieron mayor número de árboles con D.A.P. entre 10 y 50 cm y alta cobertura y densidad del dosel secundario. El eje 3 sólo explicó el 8% de la variabilidad restringida (cuadro 2a), por lo que no se considera necesario interpretarlo.

Apéndice 3 (cuadro A.5): Estadísticos de ajuste y selección de modelos para los modelos construidos para las tres escalas, capítulo 2 (200, 500 y 1000 m).

SPECIES	MODEL	Scale	LRT	HL	# β	Dev.	d.f.	AICc	w_i	AUC
			p-value	p-value						
<i>P. nigrirostris</i>	AREA + COHR + INT	1000	<0.01	0.74	4	86.87	108	95.24	0.43	0.76
	AREA + COHR	1000	<0.05	0.75	3	90.72	109	96.94	0.19	0.69
	AREA	1000	0.08	0.05	2	93.63	110	97.74	0.12	0.67
	AREA	500	0.43	0.04	2	94.36	110	98.47	0.09	0.67
	COHR	1000	0.05	0.09	2	95.82	110	99.93	0.04	0.65
	AREA + COHR	500	0.08	0.73	3	93.76	109	99.98	0.04	0.67
	AREA	200	0.09	0.42	2	95.96	110	100.07	0.04	0.48
	AREA + COHR + INT	500	0.15	0.54	4	93.48	108	101.85	0.02	0.67
	AREA + COHR	200	0.24	0.48	3	95.92	109	102.14	0.01	0.47
	COHR	500	0.45	0.31	2	98.19	110	102.30	0.01	0.53
	COHR	200	0.91	0.57	2	98.74	110	102.85	0.01	0.58
<i>T. melanocephalus</i>	COHR	500	0.19	0.36	2	147.39	110	151.50	0.25	0.57
	AREA	1000	0.14	0.13	2	147.93	110	152.04	0.19	0.59
	AREA + COHR	500	0.33	0.96	3	147.11	109	153.33	0.10	0.60
	AREA + COHR	1000	0.27	0.27	3	147.49	109	153.72	0.08	0.60
	COHR	1000	0.52	0.07	2	149.66	110	153.77	0.08	0.52
	AREA	500	0.49	0.33	2	149.83	110	153.94	0.07	0.55
	COHR	200	0.64	0.09	2	149.86	110	153.97	0.07	0.50
	AREA	200	0.81	0.56	2	150.02	110	154.13	0.07	0.53
	AREA + COHR + INT	1000	0.32	0.01	4	146.56	108	154.94	0.04	0.61
	AREA + COHR + INT	500	0.48	0.81	4	147.63	108	156.00	0.03	0.59
	AREA + COHR	200	0.88	0.38	3	149.83	109	156.05	0.03	0.51
<i>M. momota</i>	AREA	1000	<0.001	0.63	2	108.23	110	112.34	0.63	0.79
	AREA + COHR	1000	<0.001	0.96	3	107.97	109	114.19	0.25	0.79
	AREA + COHR + INT	1000	<0.001	0.48	4	107.56	108	115.94	0.10	0.79
	AREA	500	<0.001	0.68	2	116.44	110	120.55	0.01	0.72
	AREA + COHR	500	<0.005	0.40	3	115.70	109	121.92	0.01	0.72
	AREA + COHR + INT	500	<0.005	0.61	4	118.68	108	127.05	0.00	0.72
	AREA + COHR	200	0.02	0.54	3	124.00	109	130.23	0.00	0.68
	AREA	200	0.02	0.74	2	126.82	110	130.93	0.00	0.65
	COHR	200	0.23	0.03	2	130.71	110	134.82	0.00	0.50
	COHR	500	0.45	0.90	2	131.48	110	135.59	0.00	0.55
	COHR	1000	0.54	0.17	2	131.75	110	135.86	0.00	0.56
<i>R. sulphuratus</i>	AREA + COHR	1000	<0.001	0.17	3	102.18	109	108.40	0.61	0.81
	AREA + COHR + INT	1000	<0.001	0.14	4	102.07	108	110.44	0.22	0.82
	AREA	1000	<0.001	0.02	2	107.24	110	111.35	0.14	0.78
	AREA + COHR	200	<0.001	0.54	3	108.58	109	114.81	0.02	0.76
	AREA + COHR	500	0.03	0.01	3	112.39	109	118.61	0.00	0.67
	AREA	500	0.03	0.82	2	117.11	110	121.22	0.00	0.65
	COHR	200	<0.005	0.27	2	117.91	110	122.02	0.00	0.64
	AREA	200	0.03	0.52	2	123.20	110	127.31	0.00	0.64

Apéndice 3 (cont.)

SPECIES	MODEL	Scale	LRT	HL	# β	Dev.	d.f.	AICc	w_i	AUC
			p-value	p-value						
<i>R. sulphuratus</i>	COHR	500	0.13	0.25	2	123.89	110	128.00	0.00	0.58
	COHR	1000	0.07	0.02	2	124.83	110	128.94	0.00	0.61
	AREA + COHR + INT	500	0.07	0.00	4	121.01	108	129.39	0.00	0.68
<i>X. flavigaster</i>	AREA + COHR	1000	<0.01	0.10	3	120.48	109	126.70	0.34	0.69
	AREA	1000	<0.01	0.36	2	122.66	110	126.77	0.32	0.67
	AREA + COHR + INT	1000	<0.05	0.46	4	120.44	108	128.81	0.12	0.69
	AREA	500	0.05	0.75	2	125.16	110	129.27	0.09	0.63
	AREA + COHR	500	0.10	0.19	3	124.72	109	130.94	0.04	0.63
	COHR	1000	0.14	0.16	2	127.99	110	132.10	0.02	0.58
	AREA	200	0.15	0.63	2	128.06	110	132.17	0.02	0.60
	AREA + COHR + INT	500	0.10	0.53	4	123.89	108	132.26	0.02	0.64
	COHR	500	0.40	0.22	2	129.77	110	133.88	0.01	0.53
	AREA + COHR	200	0.34	0.35	3	128.01	109	134.23	0.01	0.59
	COHR	200	0.99	0.48	2	130.17	110	134.28	0.01	0.50
	<i>H. decurtatus</i>	AREA	1000	<0.001	0.72	2	83.76	110	87.87	0.57
AREA + COHR		1000	<0.001	0.65	3	83.31	109	89.54	0.25	0.79
AREA + COHR + INT		1000	<0.001	0.87	4	82.30	108	90.67	0.14	0.80
AREA		500	<0.001	0.36	2	90.38	110	94.49	0.02	0.72
AREA + COHR		500	<0.005	0.30	3	89.64	109	95.86	0.01	0.73
AREA + COHR		200	<0.01	0.07	3	91.56	109	97.78	0.00	0.72
AREA + COHR + INT		500	<0.01	0.93	4	89.57	108	97.94	0.00	0.73
AREA		200	0.01	0.24	2	95.37	110	99.48	0.00	0.71
COHR		200	0.20	0.12	2	100.34	110	104.45	0.00	0.55
COHR		1000	0.39	0.09	2	101.25	110	105.36	0.00	0.59
COHR		500	0.41	0.05	2	101.33	110	105.44	0.00	0.56
<i>T. maculipectus</i>		AREA	1000	<0.001	0.23	2	135.83	110	139.94	0.43
	AREA + COHR	1000	<0.001	0.56	3	134.96	109	141.18	0.23	0.72
	AREA + COHR + INT	1000	<0.001	0.64	4	133.62	108	142.00	0.15	0.73
	AREA + COHR	200	<0.005	0.12	3	136.90	109	143.12	0.09	0.70
	AREA	500	<0.001	0.48	2	140.43	110	144.54	0.04	0.70
	AREA + COHR + INT	500	<0.005	0.60	4	137.01	108	145.39	0.03	0.70
	AREA + COHR	500	<0.005	0.48	3	140.28	109	146.51	0.02	0.70
	AREA	200	0.01	0.12	2	143.59	110	147.70	0.01	0.66
	COHR	200	0.04	0.96	2	145.79	110	149.90	0.00	0.59
	COHR	1000	0.40	0.35	2	149.38	110	153.49	0.00	0.56
	COHR	500	0.99	0.72	2	149.98	110	154.09	0.00	0.50
	<i>D. magnolia</i>	AREA	200	0.12	0.56	2	144.65	110	148.76	0.28
AREA		500	0.46	0.70	2	146.32	110	150.43	0.12	0.55
COHR		1000	0.45	0.85	2	146.56	110	150.67	0.11	0.54
AREA		1000	0.53	0.29	2	146.73	110	150.84	0.10	0.54
AREA + COHR		200	0.29	0.59	3	144.65	109	150.87	0.10	0.58
COHR		500	0.77	0.58	2	147.07	110	151.18	0.08	0.50
COHR		200	0.85	0.42	2	147.10	110	151.21	0.08	0.49
AREA + COHR		1000	0.61	0.21	3	146.15	109	152.38	0.05	0.56
AREA + COHR		500	0.73	0.63	3	146.26	109	152.48	0.04	0.54
AREA + COHR + INT		1000	0.52	0.11	4	144.85	108	153.23	0.03	0.59
AREA + COHR + INT		500	0.89	0.85	4	146.50	108	154.87	0.01	0.54

Apéndice 3 (cont.)

SPECIES	MODEL	Scale	LRT	HL	# β	Dev.	d.f.	AICc	w_i	AUC
			p-value	p-value						
<i>S. atriceps</i>	AREA + COHR + INT	1000	<0.05	0.70	4	143.91	108	152.28	0.45	0.67
	AREA	1000	<0.05	0.33	2	150.03	110	154.14	0.18	0.58
	AREA	500	0.20	0.38	2	151.23	110	155.34	0.10	0.58
	AREA + COHR	1000	0.06	0.43	3	149.19	109	155.41	0.09	0.63
	AREA	200	0.23	0.97	2	153.25	110	157.36	0.04	0.56
	AREA + COHR	500	0.44	0.38	3	151.18	109	157.40	0.03	0.59
	COHR	200	0.25	0.05	2	153.35	110	157.46	0.03	0.52
	AREA + COHR	200	0.19	0.38	3	151.39	109	157.61	0.03	0.59
	COHR	1000	0.37	0.15	2	153.89	110	158.00	0.03	0.56
	COHR	500	0.99	0.50	2	154.65	110	158.76	0.02	0.50
	AREA + COHR + INT	500	0.65	0.35	4	153.06	108	161.43	0.00	0.59
	<i>P. montezuma</i>	AREA	1000	<0.01	0.34	2	144.29	110	148.40	0.48
AREA + COHR		1000	<0.01	0.32	3	143.73	109	149.95	0.22	0.69
AREA + COHR + INT		1000	<0.01	0.58	4	142.35	108	150.73	0.15	0.70
AREA		500	0.01	0.17	2	147.81	110	151.92	0.08	0.65
AREA + COHR		500	0.04	0.38	3	147.60	109	153.82	0.03	0.66
AREA + COHR + INT		500	0.08	0.31	4	147.98	108	156.36	0.01	0.66
AREA		200	0.21	0.48	2	153.13	110	157.24	0.01	0.57
COHR		1000	0.46	0.02	2	154.14	110	158.25	0.00	0.57
COHR		500	0.57	0.75	2	154.53	110	158.64	0.00	0.48
COHR		200	0.97	0.10	2	154.69	110	158.80	0.00	0.47
AREA + COHR		200	0.45	0.39	3	153.08	109	159.30	0.00	0.56

Apéndice 4: Comparación de estimaciones puntuales y error estándar de los para los modelos que suponen independencia espacial entre las observaciones y que no suponen independencia espacial.

Comparé estadísticamente las estimaciones de los parámetros y sus errores estándar de entre los modelos donde se asumió independencia espacial entre las observaciones y aquellos que no asumieron independencia espacial (ver “Análisis estadístico”, Pág. 53, Capítulo 2). Teóricamente, las estimaciones puntuales de los parámetros no deberían estar sesgadas, pero sí las estimaciones de sus errores estándar (Dormann et al. 2007). Por lo tanto, puse a prueba la hipótesis nula de no diferencia entre las estimaciones de los parámetros y sus errores para cada tipo de modelo con una prueba t para muestras apareadas (n = 10 especies para todas las pruebas).

Con respecto a las estimaciones puntuales de los parámetros, no hubo diferencias significativas en términos generales, y las diferencias significativas para los modelos de las escala de 1000 m, que fueron los de mejor ajuste, fueron entre 5 y 7 % (Cuadro A.6). Con respecto a los errores estándar, y tal como se esperaba, hubo mayores tasas de diferencias significativas. En general, las mayores diferencias en las estimaciones de los errores de los parámetros fueron para el intercepto (Cuadro A.6).

También evalué las diferencias en las estimaciones puntuales (del intercepto y coeficientes de cobertura y coherencia) y sus errores estándar con respecto a los valores promedio de Akaike (w_i ; valores promediados para las 10 especies por tipo de modelo y escala), como medida de ajuste general de los modelos. En general, las diferencias en las estimaciones fueron mucho más pequeñas en los modelos de mejor ajuste (Fig. A.2).

Cuadro A.6: Comparaciones estadísticas entre los parámetros y sus errores estándar para los modelos que asumen y que no asumen independencia estadística. Modelo: ARFR-Cobertura/Fragmentación; AREA-modelo de área; FRAG-modelo de fragmentación; INTE: modelo de interacción. Dif. Prop.-diferencia proporcional entre la estimación del parámetro que no asume independencia en las observaciones y que sí asume independencia (con respecto al valor máximo de las dos estimaciones).

Escala	Modelo	Parámetro	Estimación puntual			Estimación del error		
			Dif. prop.	t	valor p	Dif. prop.	t	valor p
200	ARFR	Intercepto	-0.03	-0.57	0.58	-0.23	-3.23	0.01
200	ARFR	Área	0.11	1.29	0.23	0.23	2.32	0.05
200	ARFR	Fragmentación	0.21	2.82	0.02	0.17	2.17	0.06
200	AREA	Intercepto	-0.04	-0.7	0.50	-0.29	-4.64	0.00
200	AREA	Área	0.17	1.43	0.19	0.27	2.54	0.03
200	FRAG	Intercepto	0.05	2.34	0.04	-0.46	-4.86	0.00
200	FRAG	Fragmentación	0.30	2.92	0.02	0.23	2.82	0.02
500	INTE	Intercepto	-0.02	-0.88	0.40	-0.29	-3.09	0.01
500	INTE	Área	0.05	1.25	0.24	-0.02	-0.34	0.74
500	INTE	Fragmentación	0.23	2.16	0.06	0.13	1.25	0.24
500	INTE	Interacción	-0.22	-1.24	0.25	0.11	0.96	0.36
500	ARFR	Intercepto	-0.02	-0.9	0.39	-0.28	-4.04	0.00
500	ARFR	Área	0.06	1.58	0.15	-0.02	-0.14	0.89
500	ARFR	Fragmentación	0.22	2.23	0.05	0.18	2.47	0.04
500	AREA	Intercepto	-0.02	-0.74	0.48	-0.30	-4.63	0.00
500	AREA	Área	0.06	1.38	0.20	0.02	0.19	0.85
500	FRAG	Intercepto	0.07	2.69	0.03	-0.49	-5.28	0.00
500	FRAG	Fragmentación	0.71	4.07	0.00	0.17	2.22	0.05

Cuadro A.6 (cont.)

1000	INTE	Intercepto	-0.03	-2.26	0.05	-0.21	-2.9	0.02
1000	INTE	Área	0.06	2.99	0.02	-0.02	-0.3	0.77
1000	INTE	Fragmentación	0.19	0.66	0.52	0.24	3.14	0.01
1000	INTE	Interacción	0.34	1.2	0.26	0.30	3.31	0.01
1000	ARFR	Intercepto	-0.02	-1.35	0.21	-0.21	-2.1	0.07
1000	ARFR	Área	0.05	2.33	0.04	-0.04	-0.4	0.70
1000	ARFR	Fragmentación	0.22	0.71	0.50	0.16	2.34	0.04
1000	AREA	Intercepto	-0.02	-0.98	0.35	-0.22	-2.66	0.03
1000	AREA	Área	0.04	1.56	0.15	-0.03	-0.25	0.81
1000	FRAG	Intercepto	0.07	2.85	0.02	-0.50	-5.36	0.00
1000	FRAG	Fragmentación	0.34	1.94	0.08	0.03	0.4	0.70

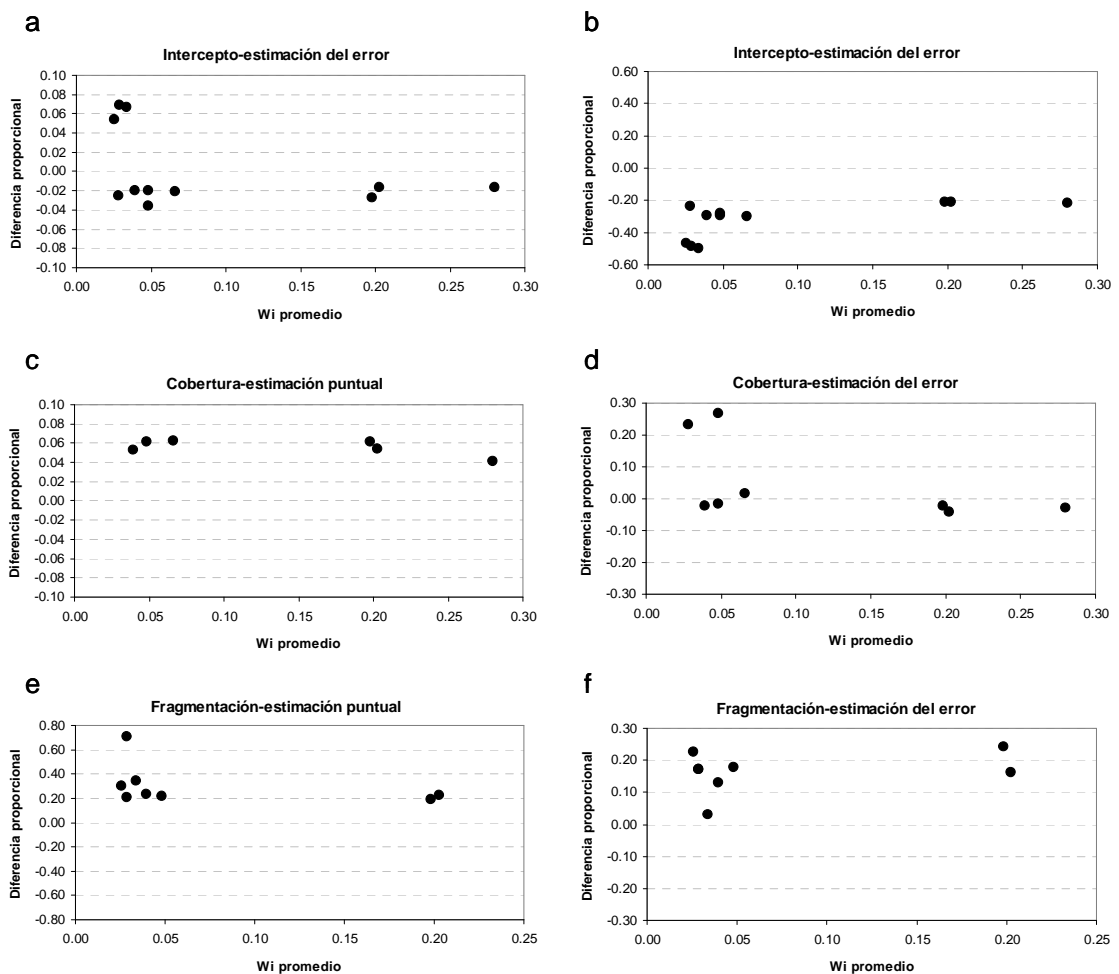


Figura A.2: Diferencia proporcional entre los coeficientes de modelos (a, c y e) y sus errores estándar (b, d y f) que asumen y no asumen independencia espacial de las observaciones.

En conclusión, las diferencias entre las estimaciones puntuales de los parámetros fueron pequeñas y no significativas, particularmente para los modelos de mejor ajuste, que son los que utilicé para hacer inferencia. Con respecto a las estimaciones de los errores estándar de los parámetros, las diferencias fueron mayores y en una mayor proporción

significativas, particularmente para los modelos de las escalas de 200 y 500 m, que a su vez fueron los que tuvieron peor ajuste. Hubo pocas diferencias significativas para la escala de 1000 m, y hubo una tendencia de los modelos que no tomaron en cuenta la dependencia espacial de las observaciones a subestimar los errores estándar del intercepto y la cobertura (Fig. A.2.d).

Apéndice 5: Descripción de los resultados (y salidas del programa INFOSTAT) de las pruebas estadísticas que evaluaron las relaciones entre características de historia de vida.

Las especies frugívoras, en promedio, fueron más abundantes que las especies de otros gremios, forrajearon y colocaron su nido en estratos más altos del bosque, y tuvieron una mayor amplitud en el sitio de colocación del nido (Fig. 5.2). Alternativamente, en promedio utilizaron un menor número de estratos, tuvieron una nidada más pequeña, utilizaron un menor número de tipos de vegetación y ocuparon un menor número de regiones zoogeográficas (Fig. 5.2). Fueron principalmente residentes (96%), gregarias (Fig. 5.3), y de nido abierto (Fig. 5.4). Por último, fueron en proporciones iguales especialistas de borde e interior de bosque (Fig. 5.5).

Las especies granívoras, en promedio, fueron más abundantes y de mayor tamaño que las de otros gremios, pero tuvieron menores alturas de forrajeo y colocación del nido, y menor amplitud en el sitio de colocación del nido, número de estratos, tamaño de nidada y número de hábitats (Fig. 5.2). Fueron todas residentes y en una alta proporción gregarias (Fig. 5.3), de nido abierto (Fig. 5.4) y especialistas de interior de bosque (Fig. 5.5).

Las insectívoras de corteza fueron en promedio más abundantes, colocaron su nido a alturas y en amplitudes mayores, y utilizaron un mayor número de estratos y tipos de vegetación (Fig. 5.2). Tuvieron en promedio menores tamaños de nidada y masa corporal (Fig. 5.2). Fueron todas residentes y mantuvieron en un alto porcentaje territorios permanentes o fueron solitarias (Fig. 5.3). Todas anidaron en cavidades (Fig. 5.4) y fueron principalmente especialistas de interior de bosque (Fig. 5.5).

Las insectívoras de follaje y hojarasca fueron en porcentajes parecidos residentes (56%) y migratorias (44%), y dado que estos porcentajes fueron casi iguales y se esperaban grandes diferencias en la respuesta a la modificación de hábitat entre residentes y migratorias, éstas se consideraron por separado en todos los análisis subsecuentes. Las insectívoras de follaje y hojarasca residentes tuvieron en promedio menor altura de forrajeo, nido y número de hábitats (Fig. 5.2). Tuvieron en su mayoría territorios permanentes (Fig. 5.3). Tuvieron en porcentajes similares nidos cerrados y abiertos (Fig. 5.4) y fueron en mayor porcentaje especialistas de interior (Fig. 5.5). Las migratorias tuvieron en promedio un mayor número de hábitats y regiones zoogeográficas, y masa corporal muy baja (Fig. 5.2). Fueron en un alto porcentaje miembros comunes de grupos de alimentación (Fig. 5.3). En su mayoría fueron especialistas de interior de bosque (Fig. 5.5).

Las insectívoras de percha forrajearon en promedio en estratos más altos, utilizaron un mayor número de hábitats, tuvieron masa corporal menor y utilizaron un menor número de estratos (Fig. 5.2). Fueron en su gran mayoría residentes (86%) y un alto porcentaje fue de hábito social solitario (Fig. 5.3). Tuvieron nidos cerrados y abiertos en proporciones similares (Fig. 5.4) y en una mayor proporción fueron especialistas del interior de bosque (Fig. 5.5).

Las nectarívoras, en promedio, forrajearon y colocaron sus nidos en estratos inferiores del bosque, tuvieron una menor amplitud en el sitio de colocación del nido y tamaño de puesta, y tuvieron menor masa corporal (Fig. 5.2). Fueron todas residentes y en mayores proporciones mantuvieron territorios permanentes o fueron gregarias (Fig. 5.3). Todas tuvieron nido abierto (Fig. 5.4) y fueron en mayor proporción de interior de bosque (Fig. 5.5).

Las omnívoras fueron en promedio menos abundantes que las especies de otros gremios, pero tuvieron mayor amplitud en el sitio de colocación del nido, en el número

de estratos que utilizaban y mayor tamaño de nidada y número de regiones zoogeográficas (Fig. 5.2). Fueron en su mayoría residentes (80%) y principalmente de hábitos gregarios y solitarios (Fig. 5.3). Tuvieron principalmente nido abierto, y nido cerrado y en cavidad en proporciones similares (Fig. 5.4). Fueron en su mayoría especialistas de interior de bosque (Fig. 5.5).

Las especies rapaces fueron en promedio menos abundantes, pero forrajearon y colocaron su nido en niveles más altos, tuvieron la menor amplitud en el sitio de colocación del nido y el menor tamaño de puesta (Fig. 5.2). Utilizaron en promedio un menor número de estratos y, en contraste, un mayor número de hábitats y regiones zoogeográficas, y fueron de mayor masa corporal (Fig. 5.2). Fueron todas residentes y principalmente mantuvieron territorios permanentes o fueron solitarias (Fig. 5.3). Tuvieron nido abierto y en cavidades en la misma proporción (Fig. 5.4) y fueron principalmente de interior y de borde de bosque (Fig. 5.5).

Cuadro A.7: Pruebas de Kruskal-Wallis de las características de historia de vida.

Factor de variación: Condición; Variable de respuesta: Número de estratos

Variable	Condición	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de estratos	Migratoria	33	1.82	0.68	2	2.36	0.0906
Número de estratos	Residente	150	1.64	0.78	1		

Factor de variación: Condición; Variable de respuesta: Altura de forrajeo

Variable	Condición	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Altura de forrajeo	Migratoria	33	2.08	0.87	2	0.38	0.5272
Altura de forrajeo	Residente	150	2.10	0.95	2.5		

Factor de variación: Condición; Variable de respuesta: Abundancia

Variable	Condición	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Abundancia	Migratoria	33	2.22	0.63	2.25	4.72	0.0284
Abundancia	Residente	150	2.54	0.77	2.5		

Tratamiento

Migratoria

Residente

Rangos

73.86 A

95.99 B

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

Factor de variación: Condición; Variable de respuesta: Número de hábitat

Variable	Condición	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de hábitat	Migratoria	33	3.12	1.11	3	0.00	0.9540
Número de hábitat	Residente	150	3.16	1.38	3		

Factor de variación: Condición; Variable de respuesta: Número de regiones zoogeográficas

Variable	Condición	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de regs. zoogeográficas	Migratoria	33	4.82	2.83	4	0.21	0.6479
Número de regs. zoogeográficas	Residente	150	5.45	3.73	5		

Factor de variación: Condición; Variable de respuesta: Masa corporal (gr.)

Variable	Condición	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Masa corporal	Migratoria	33	26.81	46.87	15	17.09	<0.0001
Masa corporal	Residente	150	104.04	166.31	39		
Tratamiento	Rangos						
Migratoria		57.48	A				
Residente		99.59	B				

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0.05)

Factor de variación: Hábito social; Variable de respuesta: Número de estratos

Variable	Hábito Social	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de estratos	Grupo de alimentación-común	27	1.78	0.58	2	2.56	0.5394
Número de estratos	Gregario	54	1.70	1.00	1		
Número de estratos	Territorio permanente	40	1.68	0.66	2		
Número de estratos	Grupo de alimentación-ocasional	9	1.44	0.53	1		
Número de estratos	Solitario	53	1.62	0.69	2		

Factor de variación: Hábito social; Variable de respuesta: Altura de forrajeo

Variable	Hábito Social	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Altura de forrajeo	Grupo de alimentación-común	27	2.13	0.64	2.5	9.19	0.0478
Altura de forrajeo	Gregario	54	2.40	0.92	2.5		
Altura de forrajeo	Territorio permanente	40	1.93	1.04	2.25		
Altura de forrajeo	Grupo de alimentación-ocasional	9	2.33	0.71	2.5		
Altura de forrajeo	Solitario	53	1.85	0.95	2		
Tratamiento	Rangos						
Solitario		79.41	A				
Permanente		85.08	A				
Grupo de alimentación-común		90.52	A	B			
Grupo de alimentación-ocasional		105.94	A	B			
Gregario		107.91	B				

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0.05)

Factor de variación: Hábito social; Variable de respuesta: Altura de nido

Variable	Hábito Social	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Altura del nido	Grupo de alimentación-común	17	5.51	4.03	5	5.21	0.2647
Altura del nido	Gregario	47	8.31	5.83	8		
Altura del nido	Territorio permanente	40	7.07	6.02	4.75		
Altura del nido	Grupo de alimentación-ocasional	4	9.25	8.66	8.5		
Altura del nido	Solitario	42	5.84	5.72	4		

Factor de variación: Hábito social; Variable de respuesta: Amplitud en la altura de nido

Variable	Hábito Social	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Amplitud en altura de nido	Grupo de alimentación-común	17	4.30	4.28	3.9	11.28	0.0193
Amplitud en altura de nido	Gregario	47	8.24	8.90	5		
Amplitud en altura de nido	Territorio permanente	40	7.16	8.72	3		
Amplitud en altura de nido	Grupo de alimentación-ocasional	4	0.50	1.00	0		
Amplitud en altura de nido	Solitario	42	3.90	6.65	0.15		

Tratamiento	Rangos		
Grupo de alimentación-ocasional		35.38	A
Solitario		61.93	A
Grupo de alimentación-común		73.35	A B
Permanente		82.38	B
Gregario		85.97	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p \leq 0.05$)

Factor de variación: Hábito social; Variable de respuesta: Tamaño de puesta

Variable	Hábito Social	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Tamaño de puesta	Grupo de alimentación-común	14	2.29	0.43	2	3.49	0.4189
Tamaño de puesta	Gregario	46	2.55	0.84	2.5		
Tamaño de puesta	Territorio permanente	39	2.29	0.70	2		
Tamaño de puesta	Grupo de alimentación-ocasional	3	2.67	0.76	2.5		
Tamaño de puesta	Solitario	37	2.54	0.82	2.5		

Factor de variación: Hábito social; Variable de respuesta: Abundancia

Variable	Hábito Social	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Abundancia	Grupo de alimentación-común	27	2.50	0.71	2.5	1.68	0.7887
Abundancia	Gregario	54	2.55	0.84	2.5		
Abundancia	Territorio permanente	40	2.43	0.72	2.33		
Abundancia	Grupo de alimentación-ocasional	9	2.70	0.66	2.5		
Abundancia	Solitario	53	2.41	0.72	2.33		

Factor de variación: Hábito social; Variable de respuesta: Número de hábitat

Variable	Hábito Social	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de hábitat	Grupo de alimentación-común	27	2.63	1.08	3	8.40	0.0650
Número de hábitat	Gregario	54	2.98	1.14	3		
Número de hábitat	Territorio permanente	40	3.30	1.49	3		
Número de hábitat	Grupo de alimentación-ocasional	9	2.89	1.45	3		
Número de hábitat	Solitario	53	3.53	1.40	3		

Factor de variación: Hábito social; Variable de respuesta: Número de regiones zoogeográficas

Variable	Hábito Social	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de regs. zoogeográficas	Grupo de alimentación-común	27	4.33	2.56	4	5.56	0.2282
Número de regs. zoogeográficas	Gregario	54	4.96	4.01	3.5		
Número de regs. zoogeográficas	Territorio permanente	40	5.53	3.40	5.5		
Número de regs. zoogeográficas	Grupo de alimentación-ocasional	9	5.22	3.38	4		
Número de regs. zoogeográficas	Solitario	53	6.11	3.70	6		

Factor de variación: Hábito social; Variable de respuesta: Masa corporal

Variable	Hábito Social	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Masa corporal	Grupo de alimentación-común	27	17.77	12.79	12	29.02	<0.0001
Masa corporal	Gregario	54	116.50	158.68	41.5		
Masa corporal	Territorio permanente	40	97.74	148.68	38.5		
Masa corporal	Grupo de alimentación-ocasional	9	21.48	16.78	12.5		
Masa corporal	Solitario	53	105.98	191.79	35		

Tratamiento	Rangos		
Grupo de alimentación-común		48.33	A
Grupo de alimentación-ocasional		55.83	A
Solitario		98.75	B
Permanente		99.18	B
Gregario		107.93	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p <= 0.05$)

Factor de variación: Tipo de alimentación; Variable de respuesta: Número de estratos

Variable	Tipo de alimentación	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de estratos	Frugívora	23	1.57	0.84	1	4.35	0.7273
Número de estratos	Granívora	14	1.71	1.14	1		
Número de estratos	Insect. de corteza	14	1.57	0.51	2		
Número de estratos	Insect. follaje/hojarasca-migratoria	19	1.79	0.63	2		
Número de estratos	Insect. follaje/hojarasca-residente	24	1.75	0.74	2		
Número de estratos	Insect. de percha	36	1.67	0.83	1		
Número de estratos	Nectarívora	9	1.89	0.60	2		
Número de estratos	Omnívora	35	1.66	0.76	2		
Número de estratos	Rapaz	9	1.44	0.53	1		

Factor de variación: Tipo de alimentación; Variable de respuesta: Altura de forrajeo

Variable	Tipo de alimentación	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Altura de forrajeo	Frugívora	23	2.26	0.98	2.5	33.68	<0.0001
Altura de forrajeo	Granívora	14	1.64	1.18	1.5		
Altura de forrajeo	Insect. de corteza	14	2.14	0.66	2.25		
Altura de forrajeo	Insect. follaje/hojarasca-migratoria	19	1.97	0.66	2		
Altura de forrajeo	Insect. follaje/hojarasca-residente	24	1.46	0.87	1.5		
Altura de forrajeo	Insect. de percha	36	2.50	0.79	2.5		
Altura de forrajeo	Nectarívora	9	1.67	0.56	1.5		
Altura de forrajeo	Omnívora	35	2.07	0.98	2.5		
Altura de forrajeo	Rapaz	9	3.11	0.42	3		

Tratamiento	Rangos					
Insect. follaje/hojarasca-residente		57.29	A			
Nectarívora		62.17	A	B		
Granívora		73.79	A	B	C	
Insect. follaje/hojarasca-migratoria		80.66	A	B	C	
Insect. de corteza		91.75	A	B	C	D
Omnívora		92.86		B	C	D
Frugívora		105.22			C	D
Insect. de percha		111.36				D
Rapaz		152.50				E

Letras distintas indican diferencias significativas($p <= 0.05$)

Factor de variación: Tipo de alimentación; Variable de respuesta: Altura del nido

Variable	Tipo de alimentación	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Altura del nido	Frugívora	22	7.78	5.34	6	28.22	0.0002
Altura del nido	Granívora	14	4.56	4.05	3		
Altura del nido	Insect. de corteza	14	8.43	5.33	5.25		
Altura del nido	Insect. follaje/hojarasca-residente	24	4.01	4.51	2.65		
Altura del nido	Insect. de percha	31	7.94	5.97	8		
Altura del nido	Nectarívora	9	3.56	2.49	3		
Altura del nido	Omnívora	28	7.34	6.23	5		
Altura del nido	Rapaz	8	14.63	5.83	15		

Tratamiento	Rangos
Nectarívora	49.17 A
Insect. follaje/hojarasca-residente	50.21 A
Granívora	56.75 A B
Omnívora	77.50 A B C
Insect. de percha	82.29 B C
Frugívora	85.68 B C
Insect. de corteza	91.36 C D
Rapaz	124.75 D

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0.05)

Factor de variación: Tipo de alimentación; Variable de respuesta: Amplitud en la altura del nido

Variable	Tipo de alimentación	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Amplitud en altura de nido	Frugívora	22	10.59	9.25	7.35	34.73	<0.0001
Amplitud en altura de nido	Granívora	14	1.25	2.24	0		
Amplitud en altura de nido	Insect. de corteza	14	10.11	8.47	7.25		
Amplitud en altura de nido	Insect. follaje/hojarasca-residente	24	3.48	5.98	1.6		
Amplitud en altura de nido	Insect. de percha	31	6.87	9.09	2.5		
Amplitud en altura de nido	Nectarívora	9	2.92	1.91	3.3		
Amplitud en altura de nido	Omnívora	28	7.06	7.80	3.4		
Amplitud en altura de nido	Rapaz	8	0.00	0.00	0		

Tratamiento	Rangos
Rapaz	26.00 A
Granívora	43.71 A B
Insect. follaje/hojarasca-residente	64.00 B C
Nectarívora	69.50 B C D
Insect. de percha	75.52 C D
Omnívora	82.02 C D E
Insect. de corteza	102.25 D E
Frugívora	103.39 E

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0.05)

Factor de variación: Tipo de alimentación; Variable de respuesta: Tamaño de puesta

Variable	Tipo de alimentación	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Tamaño de puesta	Frugívora	22	2.20	0.81	2	19.48	0.0028
Tamaño de puesta	Granívora	13	2.69	0.95	2		
Tamaño de puesta	Insect. de corteza	12	2.58	0.73	2.25		
Tamaño de puesta	Insect. follaje/hojarasca-residente	22	2.32	0.63	2		
Tamaño de puesta	Insect. de percha	26	2.71	0.64	2.5		
Tamaño de puesta	Nectarívora	9	2.00	0.00	2		
Tamaño de puesta	Omnívora	28	2.70	0.77	2.5		
Tamaño de puesta	Rapaz	7	1.64	0.63	2		

Tratamiento	Rangos
Rapaz	32.36 A
Nectarívora	42.50 A B
Frugívora	58.75 A B C
Insect. follaje/hojarasca-residente	64.07 A B C D
Insect. de corteza	75.88 B C D
Granívora	76.38 B C D
Omnívora	81.18 C D
Insect. de percha	86.25 D

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

Factor de variación: Tipo de alimentación; Variable de respuesta: Abundancia

Variable	Tipo de alimentación	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Abundancia	Frugívora	23	2.67	0.74	2.67	13.21	0.0971
Abundancia	Granívora	14	2.60	0.83	2.59		
Abundancia	Insect. de corteza	14	2.60	0.78	3		
Abundancia	Insect. follaje/hojarasca-migratoria	19	2.22	0.71	2.25		
Abundancia	Insect. follaje/hojarasca-residente	24	2.53	0.68	2.5		
Abundancia	Insect. de percha	36	2.63	0.77	2.5		
Abundancia	Nectarívora	9	2.57	0.97	2.5		
Abundancia	Omnívora	35	2.35	0.70	2.25		
Abundancia	Rapaz	9	1.89	0.53	2		

Factor de variación: Tipo de alimentación; Variable de respuesta: Número de hábitat

Variable	Tipo de alimentación	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de hábitat	Frugívora	23	2.74	1.21	2	13.78	0.0693
Número de hábitat	Granívora	14	2.93	1.00	3		
Número de hábitat	Insect. de corteza	14	3.36	1.86	3.5		
Número de hábitat	Insect. follaje/hojarasca-migratoria	19	3.37	1.12	3		
Número de hábitat	Insect. follaje/hojarasca-residente	24	2.79	1.38	2.5		
Número de hábitat	Insect. de percha	36	3.64	1.44	4		
Número de hábitat	Nectarívora	9	2.44	1.01	2		
Número de hábitat	Omnívora	35	3.06	1.00	3		
Número de hábitat	Rapaz	9	3.89	1.69	4		

Factor de variación: Tipo de alimentación; Variable de respuesta: Número de regiones zoogeográficas

Variable	Tipo de alimentación	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de regs. zoogeográficas	Frugívora	23	3.87	3.73	2	18.07	0.0190
Número de regs. zoogeográficas	Granívora	14	5.93	5.34	4		
Número de regs. zoogeográficas	Insect. de corteza	14	4.93	3.27	4		
Número de regs. zoogeográficas	Insect. follaje/hojarasca-migratoria	19	5.32	3.07	4		
Número de regs. zoogeográficas	Insect. follaje/hojarasca-residente	24	5.38	3.51	5.5		
Número de regs. zoogeográficas	Insect. de percha	36	6.47	3.93	6.5		
Número de regs. zoogeográficas	Nectarívora	9	3.89	1.62	4		
Número de regs. zoogeográficas	Omnívora	35	4.69	2.63	5		
Número de regs. zoogeográficas	Rapaz	9	8.22	2.86	9		

Tratamiento	Rangos
Frugívora	64.59 A
Nectarívora	75.00 A B
Omnívora	85.51 A B
Insect. de corteza	87.29 A B
Granívora	91.50 A B
Insect. follaje/hojarasca-residente	93.15 A B
Insect. follaje/hojarasca-migratoria	95.82 A B
Insect. de percha	107.51 B C
Rapaz	139.22 C

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

Factor de variación: Tipo de alimentación; Variable de respuesta: Masa corporal

Variable	Tipo de alimentación	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Masa corporal	Frugívora	23	121.28	163.97	42	89.14	<0.0001
Masa corporal	Granívora	14	276.05	302.28	192.5		
Masa corporal	Insect. de corteza	14	72.11	70.82	55		
Masa corporal	Insect. follaje/hojarasca-migratoria	19	12.12	3.93	11		
Masa corporal	Insect. follaje/hojarasca-residente	24	33.27	41.39	18.25		
Masa corporal	Insect. de percha	36	33.77	26.35	26		
Masa corporal	Nectarívora	9	5.90	2.58	5.2		
Masa corporal	Omnívora	35	87.54	112.90	52		
Masa corporal	Rapaz	9	385.00	207.92	290		

Tratamiento	Rangos
Nectarívora	8.44 A
Insect. follaje/hojarasca-migratoria	34.82 A
Insect. follaje/hojarasca-residente	71.33 B
Insect. de percha	80.04 B C
Insect. de corteza	108.93 C D
Frugívora	111.48 D
Omnívora	114.50 D
Granívora	134.54 D E
Rapaz	169.44 E

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

Factor de variación: Tipo de nido; Variable de respuesta: Número de estratos

Variable	Tipo de nido	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de estratos	Abierto	75	1.73	0.83	2	125.01	>0.9999
Número de estratos	Cavidad	37	1.46	0.51	1		
Número de estratos	Cerrado	38	1.63	0.88	1		

Factor de variación: Tipo de nido; Variable de respuesta: Altura de forrajeo

Variable	Tipo de nido	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Altura de forrajeo	Abierto	75	1.97	1.03	2	-79.90	>0.9999
Altura de forrajeo	Cavidad	37	2.50	0.65	2.5		
Altura de forrajeo	Cerrado	38	1.95	0.96	2		

Factor de variación: Tipo de nido; Variable de respuesta: Altura de nido

Variable	Tipo de nido	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Altura del nido	Abierto	75	6.11	5.37	3.9	13.24	0.0013
Altura del nido	Cavidad	37	9.51	5.46	9		
Altura del nido	Cerrado	38	6.30	6.32	4.5		

Tratamiento	Rangos
CERRADO	66.86 A
ABIERTO	68.77 A
CAVIDAD	98.01 B

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

Factor de variación: Tipo de nido; Variable de respuesta: Amplitud en la altura del nido

Variable	Tipo de nido	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Amplitud en altura de nido	Abierto	75	5.21	6.95	3	0.77	0.6714
Amplitud en altura de nido	Cavidad	37	8.01	9.42	5		
Amplitud en altura de nido	Cerrado	38	5.95	8.05	2.2		

Factor de variación: Tipo de nido; Variable de respuesta: Tamaño de puesta

Variable	Tipo de nido	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Tamaño de puesta	Abierto	73	2.14	0.59	2	25.35	<0.0001
Tamaño de puesta	Cavidad	31	2.71	0.76	2.5		
Tamaño de puesta	Cerrado	35	2.87	0.82	3		

Tratamiento	Rangos
ABIERTO	53.83 A
CAVIDAD	83.97 B
CERRADO	91.36 B

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

Factor de variación: Tipo de nido; Variable de respuesta: Abundancia

Variable	Tipo de nido	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Abundancia	Abierto	75	2.56	0.84	2.5	-57.97	>0.9999
Abundancia	Cavidad	37	2.59	0.68	2.67		
Abundancia	Cerrado	38	2.45	0.71	2.42		

Factor de variación: Tipo de nido; Variable de respuesta: Número de hábitat

Variable	Tipo de nido	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de hábitat	Abierto	75	3.11	1.31	3	-99.95	>0.9999
Número de hábitat	Cavidad	37	3.35	1.57	3		
Número de hábitat	Cerrado	38	3.08	1.32	3		

Factor de variación: Tipo de nido; Variable de respuesta: Número de regiones zoogeográficas

Variable	Tipo de nido	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de regs. zoogeográficas	Abierto	75	5.63	3.97	5	-88.82	>0.9999
Número de regs. zoogeográficas	Cavidad	37	5.81	3.46	6		
Número de regs. zoogeográficas	Cerrado	38	4.76	3.51	3		

Factor de variación: Tipo de nido; Variable de respuesta: Masa corporal

Variable	Tipo de nido	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Masa corporal	Abierto	75	101.42	181.93	36	-7.85	>0.9999
Masa corporal	Cavidad	37	146.39	171.44	70		
Masa corporal	Cerrado	38	67.96	115.96	23.25		

Factor de variación: Hábitat principal; Variable de respuesta: Número de estratos

Variable	Hábitat principal	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de estratos	Borde	44	1.80	0.90	2	2.14	0.2725
Número de estratos	Interior	93	1.54	0.56	2		
Número de estratos	No bosque	46	1.83	0.93	2		

Factor de variación: Hábitat principal; Variable de respuesta: Altura de forrajeo

Variable	Hábitat principal	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Altura de forrajeo	Borde	44	1.99	0.93	2	5.87	0.0468
Altura de forrajeo	Interior	93	1.98	0.97	2		
Altura de forrajeo	No bosque	46	2.41	0.80	2.5		

Tratamiento	Rangos
INTERIOR	86.44 A
BORDE	86.65 A B
NOBOS	108.37 B

Letras distintas indican diferencias significativas (p <= 0.05)

Factor de variación: Hábitat principal; Variable de respuesta: Altura del nido

Variable	Hábitat principal	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Altura del nido	Borde	39	7.44	6.02	5	0.80	0.6679
Altura del nido	Interior	78	6.73	5.93	4.5		
Altura del nido	No bosque	33	7.11	5.30	5		

Factor de variación: Hábitat principal; Variable de respuesta: Amplitud en la altura del nido

Variable	Hábitat principal	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Amplitud en altura de nido	Borde	39	6.84	8.96	3	1.03	0.5850
Amplitud en altura de nido	Interior	78	5.32	7.18	3		
Amplitud en altura de nido	No bosque	33	6.99	8.38	4.5		

Factor de variación: Hábitat principal; Variable de respuesta: Tamaño de puesta

Variable	Hábitat principal	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Tamaño de puesta	Borde	38	2.43	0.71	2.25	4.26	0.0926
Tamaño de puesta	Interior	68	2.35	0.72	2		
Tamaño de puesta	No bosque	33	2.68	0.87	2.5		

Factor de variación: Hábitat principal; Variable de respuesta: Abundancia

Variable	Hábitat principal	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Abundancia	Borde	44	2.35	0.69	2.33	15.90	0.0003
Abundancia	Interior	93	2.69	0.72	2.5		
Abundancia	No bosque	46	2.19	0.77	2		

Tratamiento	Rangos
NOBOS	69.50 A
BORDE	85.13 A
INTERIOR	106.38 B

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

Factor de variación: Hábitat principal; Variable de respuesta: Número de hábitat

Variable	Hábitat principal	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de hábitat	Borde	44	3.41	1.11	3	25.67	<0.0001
Número de hábitat	Interior	93	2.69	1.27	2		
Número de hábitat	No bosque	46	3.85	1.30	4		

Tratamiento	Rangos
INTERIOR	73.28 A
BORDE	103.14 B
NOBOS	119.18 B

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

Factor de variación: Hábitat principal; Variable de respuesta: Número de regiones zoogeográficas

Variable	Hábitat principal	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Número de regs. zoogeográficas	Borde	44	4.93	3.30	4	0.57	0.7495
Número de regs. zoogeográficas	Interior	93	5.46	3.54	5		
Número de regs. zoogeográficas	No bosque	46	5.48	3.98	4		

Factor de variación: Hábitat principal; Variable de respuesta: Masa corporal

Variable	Hábitat principal	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
Masa corporal	Borde	44	94.09	147.24	32	0.35	0.8404
Masa corporal	Interior	93	98.90	180.07	35		
Masa corporal	No bosque	46	68.54	95.25	29.5		

Cuadro A.8: Pruebas de independencia (Chi-cuadrado) entre variables de historia de vida.

Factores de variación: Condición x hábito social

Frecuencias absolutas

Hábito social	Mig.	Res.	Total
Grupo de alimentación-común	10.00	17.00	27.00
Gregario	7.00	47.00	54.00
Territorio permanente	0.00	40.00	40.00
Grupo de alimentación-ocasional	5.00	4.00	9.00
Solitario	11.00	42.00	53.00
Total	33.00	150.00	183.00

Frecuencias relativas por columnas

Hábito social	Mig.	Res.	Total
Grupo de alimentación-común	0.30	0.11	0.15
Gregario	0.21	0.31	0.30
Territorio permanente	0.00	0.27	0.22
Grupo de alimentación-ocasional	0.15	0.03	0.05
Solitario	0.33	0.28	0.29

Estadístico	Valor	gl	p
Chi Cuadrado Pearson	25.17	4.00	<0.0001

Factores de variación: Condición x tipo deTipo de alimento

Frecuencias absolutas

Tipo de alimento	Mig.	Res.	Total
Frugívoro	1.00	22.00	23.00
Granívora	0.00	14.00	14.00
Insect. corteza	0.00	14.00	14.00
Insect. follaje/hojarasca migratoria	19.00	0.00	19.00
Insect. follaje/hojarasca residente	0.00	24.00	24.00
Insect. de percha	5.00	31.00	36.00
Nectarívora	0.00	9.00	9.00
Omnívora	7.00	28.00	35.00
Rapaz	1.00	8.00	9.00
Total	33.00	150.00	183.00

Frecuencias relativas por columnas

Tipo de alimento	Mig.	Res.	Total
Frugívoro	0.03	0.15	0.13
Granívora	0.00	0.09	0.08
Insect. corteza	0.00	0.09	0.08
Insect. follaje/hojarasca migratoria	0.58	0.00	0.10
Insect. follaje/hojarasca residente	0.00	0.16	0.13
Insect. de percha	0.15	0.21	0.20
Nectarívora	0.00	0.06	0.05
Omnívora	0.21	0.19	0.19
Rapaz	0.03	0.05	0.05

Estadístico	Valor	gl	p
Chi Cuadrado Pearson	103.50	8.00	<0.0001

Factores de variación: Condición x hábitat principal

Frecuencias absolutas

Hábitat principal	Mig.	Res.	Total
Borde	5.00	39.00	44.00
Interior	15.00	78.00	93.00
No bosque	13.00	33.00	46.00
Total	33.00	150.00	183.00

Frecuencias relativas por columnas

Hábitat principal	Mig.	Res.	Total
Borde	0.15	0.26	0.24
Interior	0.45	0.52	0.51
No bosque	0.39	0.22	0.25

Estadístico	Valor	gl	p
Chi Cuadrado Pearson	4.81	2.00	0.09

Factores de variación: tipo de Tipo de alimento x hábito social

Frecuencias absolutas

Hábito social	Frugi.	Grani.	Insect. corteza	Insect. fo./ho.migr.	Insect. fo./ho.res.	Insect. de percha	Nectar.	Omni.	Rapaz	Total
Grupo de alimentación-común	3.00	1.00	1.00	10.00	6.00	3.00	0.00	3.00	0.00	27.00
Gregario	14.00	8.00	1.00	0.00	4.00	10.00	3.00	13.00	1.00	54.00
Territorio permanente	6.00	1.00	7.00	0.00	10.00	3.00	4.00	5.00	4.00	40.00
Grupo de alimentación-ocasional	0.00	0.00	1.00	4.00	1.00	2.00	0.00	1.00	0.00	9.00
Solitario	0.00	4.00	4.00	5.00	3	18	2	13	4	53
Total	23.00	14.00	14.00	19.00	24.00	36.00	9.00	35.00	9	183

Frecuencias relativas por columnas

Hábito social	Frugi.	Grani.	Insect. corteza	Insect. fo./ho.migr.	Insect. fo./ho.res.	Insect. de percha	Nectar.	Omni.	Rapaz	Total
Grupo de alimentación-común	0.13	0.07	0.07	0.53	0.25	0.08	0	0.09	0	0.15
Gregario	0.61	0.57	0.07	0.00	0.17	0.28	0.33	0.37	0.11	0.3
Territorio permanente	0.26	0.07	0.50	0.00	0.42	0.08	0.44	0.14	0.44	0.22
Grupo de alimentación-ocasional	0.00	0.00	0.07	0.21	0.04	0.06	0	0.03	0	0.05
Solitario	0.00	0.29	0.29	0.26	0.13	0.5	0.22	0.37	0.44	0.29

Estadístico	Valor	gl	p
Chi Cuadrado Pearson	100.97	32.00	<0.0001

Factores de variación: hábito social x tipo de nido

Frecuencias absolutas

Tipo de nido	Grupo aliment.común	Gregario	Terr. perm.	Grupo aliment.ocas.	Solitario	Total
Abierto	10.00	24.00	24.00	1.00	16.00	75.00
Cavidad	2.00	10.00	9.00	1.00	15.00	37.00
Cerrado	5.00	13.00	7.00	2.00	11.00	38.00
Total	17.00	47.00	40.00	4.00	42.00	150.00

Frecuencias relativas por columnas

Tipo de nido	Grupo aliment.común	Gre-gario	Terr. perm.	Grupo aliment.ocas.	Solitario	Total
Abierto	0.59	0.51	0.60	0.25	0.38	0.50
Cavidad	0.12	0.21	0.23	0.25	0.36	0.25
Cerrado	0.29	0.28	0.18	0.50	0.26	0.25
Estadístico	Valor	gl	p			
Chi Cuadrado Pearson	8.44	8.00	0.39			

Factores de variación: hábito social x hábitat principal

Frecuencias absolutas

Hábitat principal	Grupo aliment.común	Gre-gario	Terr. perm.	Grupo aliment.ocas.	Solitario	Total
Borde	3.00	16.00	15.00	1.00	9.00	44.00
Interior	21.00	19.00	16.00	5.00	32.00	93.00
No bosque	3.00	19.00	9.00	3.00	12.00	46.00
Total	27.00	54.00	40.00	9.00	53.00	183.00

Frecuencias relativas por columnas

Hábitat principal	Grupo aliment.común	Gre-gario	Terr. perm.	Grupo aliment.ocas.	Solitario	Total
Borde	0.11	0.30	0.38	0.11	0.17	0.24
Interior	0.78	0.35	0.40	0.56	0.60	0.51
No bosque	0.11	0.35	0.23	0.33	0.23	0.25
Estadístico	Valor	gl	p			
Chi Cuadrado Pearson	20.45	8.00	0.01			

Factores de variación: tipo de Tipo de alimento x tipo de nido

Frecuencias absolutas

Tipo de nido	Frugi.	Grani.	Insect. corteza	Insect. fo./ho. res.	Insect. de percha	Nectar.	Omni.	Rapaz	Total
Abierto	17.00	8.00	0.00	13.00	12.00	9.00	12.00	4.00	75.00
Cavidad	2.00	5.00	14.00	1.00	6.00	0.00	5.00	4.00	37.00
Cerrado	3.00	1.00	0.00	10.00	13.00	0.00	11.00	0.00	38.00
Total	22.00	14.00	14.00	24.00	31.00	9.00	28.00	8.00	150.00

Frecuencias relativas por columnas

Tipo de nido	Frugi.	Grani.	Insect. corteza	Insect. fo./ho. res.	Insect. de percha	Nectar.	Omni.	Rapaz	Total
Abierto	0.77	0.57	0.00	0.54	0.39	1.00	0.43	0.50	0.50
Cavidad	0.09	0.36	1.00	0.04	0.19	0.00	0.18	0.50	0.25
Cerrado	0.14	0.07	0.00	0.42	0.42	0.00	0.39	0.00	0.25
Estadístico	Valor	gl	p						
Chi Cuadrado Pearson	79.33	14.00	<0.0001						

Factores de variación: tipo de Tipo de alimento x hábitat principal

Frecuencias absolutas

Hábitat principal	Frugi.	Grani.	Insect. corteza	Insect. fo./ho.mig.	Insect. fo./ho. res.	Insect. de percha	Nectar.	Omni.	Rapaz	Total
Borde	10.00	3.00	2.00	2.00	5.00	10.00	2.00	7.00	3.00	44.00
Interior	10.00	6.00	9.00	11.00	15.00	17.00	5.00	16.00	4.00	93.00
No bosque	3.00	5.00	3.00	6.00	4.00	9.00	2.00	12.00	2.00	46.00
Total	23.00	14.00	14.00	19.00	24.00	36.00	9.00	35.00	9.00	183.00

Frecuencias relativas por columnas

Hábitat principal	Frugi.	Grani.	Insect. corteza	Insect. fo./ho.mig.	Insect. fo./ho. res.	Insect. de percha	Nectar.	Omni.	Rapaz	Total
Borde	0.43	0.21	0.14	0.11	0.21	0.28	0.22	0.20	0.33	0.24
Interior	0.43	0.43	0.64	0.58	0.63	0.47	0.56	0.46	0.44	0.51
No bosque	0.13	0.36	0.21	0.32	0.17	0.25	0.22	0.34	0.22	0.25

Estadístico	Valor	gl	p
Chi Cuadrado Pearson	12.93	16.00	0.68

Factores de variación: tipo de nido x hábitat principal

Frecuencias absolutas

Hábitat principal	Abierto	Cavidad	Cerrado	Total
Borde	20.00	6.00	13.00	39.00
Interior	38.00	25.00	15.00	78.00
No bosque	17.00	6.00	10.00	33.00
Total	75.00	37.00	38.00	150.00

Frecuencias relativas por columnas

Hábitat principal	Abierto	Cavidad	Cerrado	Total
Borde	0.27	0.16	0.34	0.26
Interior	0.51	0.68	0.39	0.52
No bosque	0.23	0.16	0.26	0.22

Estadístico	Valor	gl	p
Chi Cuadrado Pearson	6.16	4.00	0.19