

Distribución vertical de aves en un bosque templado con diferentes niveles de perturbación

Vertical distribution of birds in a temperate forest with different perturbation levels

Saúl Ugalde-Lezama¹, Juan Ignacio Valdez-Hernández²,
Gustavo Ramírez-Valverde³, José Luis Alcántara-Carbajal¹
y Juan Velázquez-Mendoza²

RESUMEN

De febrero a junio del 2004, la presencia de diferentes especies de aves fue estudiada en dos zonas localizadas en la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ), Estado de México: una con bosque de pino poco alterado (ZOQ 1) y otra con bosque mixto perturbado (ZOQ 2). Se empleó el método de recuento en puntos con radio fijo para el monitoreo de aves; así como los métodos de cuadros empotrados y cuadrantes con punto central para el muestreo de la vegetación. Se caracterizó y comparó la distribución de aves en estratos verticales de la vegetación, mediante análisis de regresión Poisson y por frecuencia de observación; además, se desarrollaron análisis específicos para describir la estructura vegetal de ambas zonas. La distribución vertical de las aves siguió cuatro patrones: bajo (B), alto (A), alto-bajo (AB) e indeterminado (I). La abundancia de individuos por estrato tuvo un valor diferente entre estratos y zonas; en ambas, el estrato superior tuvo una mayor abundancia que el inferior y medio. Sin embargo, el número de individuos por especie, registrado en cada estrato, fue mayor en el bosque perturbado. El Valor de Importancia Relativa (VIR) de la vegetación confirmó que ZOQ 1 es un rodal dominado por *Pinus hartwegii* y algunas arbustivas de *Penstemon gentianoides* y *Senecio asteraceae*. ZOQ 2 es un bosque mixto conformado por arbustos de *S. asteraceae*, *P. gentianoides*, *Lupinus montanus* y árboles de *Alnus jorullensis*, *P. hartwegii* y *Abies religiosa*. Los histogramas de alturas definieron dos y tres estratos verticales, respectivamente.

PALABRAS CLAVE:

Abies religiosa, *Alnus jorullensis*, estructura vegetal, *Pinus hartwegii*, Estado de México.

ABSTRACT

In the period from February through June 2004, the presence of different bird species was studied in two zones located at the Experimental Forest Station Zoquiapan (EFEZ for its Spanish acronym), state of Mexico, one with slightly disturbed pine forest (ZOQ 1) and another with mixed perturbed forest (ZOQ 2). The points recounting method with fixed radio for bird monitoring was used as well as the square embedded method and the quadrant with a central point, the last one to allow sampling the vegetation. The distribution of birds in vertical vegetation strata was characterized and compared using Poisson regression analysis and frequency observation; furthermore, a specific analysis was developed to describe the vegetal structure in both zones. The vertical distribution of birds followed four patterns: low (B), high (A), high-low (AB) and indeterminate (I). The individual's

- 1 Colegio de Postgraduados, km. 36.5, carretera México-Texcoco, Montecillos, 56230, Estado de México. Postgrado en Ganadería, Ce para correspondencia: saulu@colpos.mx
- 2 Postgrado Forestal.
- 3 Postgrado en Estadística.

abundance per stratum had a different value within strata and zones; in both sites the upper stratum showed a greater abundance than in the low and medium ones, although the number of individuals per specie registered in each stratum was the greatest in the perturbed mixed forest. The relative importance value (VIR for its Spanish acronym) of vegetation confirmed that ZOQ 1 had *Pinus hartwegii* as the predominant specie with some shrubs of *Penstemon gentianoides* and *Senecio asteracae*. ZOQ 2 was a mixed forest comprised by *S. asteracae*, *P. gentianoides*, *Lupinus montanus* shrubs and *Alnus jorullensis*, *P. hartwegii* and *Abies religiosa* trees. The height histograms determined two and three vertical strata, respectively.

KEY WORDS:

Abies religiosa, *Alnus jorullensis*, vegetation structure, *Pinus hartwegii*, México State.

INTRODUCCIÓN

México se caracteriza por tener una extraordinaria riqueza biótica asociada a su cobertura forestal que abarcaba aproximadamente 120 millones de ha, de las cuales 55,3 millones correspondían a bosques templados. Actualmente sólo quedan alrededor de 21 millones de ha de estos bosques con vegetación primaria, ya que el resto corresponde a zonas con vegetación perturbada (SARH, 1994). Entre los principales agentes de perturbación de los ecosistemas en México se encuentran las actividades agropecuarias, la tala inmoderada y los incendios naturales e inducidos. Éstos son eventos que han provocado un alto decremento de la cobertura forestal (Masera, 2001), principalmente la de bosques templados (INEGI-UNAM, 2001).

Los remanentes de estos bosques se localizan en regiones templadas, subhúmedas y frías de las montañas: 1 500 a 4 000 msnm (Miranda y Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978); por lo que su distribución coincide fisiográficamente con las principales cordilleras que atraviesan al

país (González, 2003). Así, una superficie relevante de vegetación templada se localiza en el Eje Neovolcánico Transversal (ENT) (Ferrusquía, 1998; González, 2003); región que alberga al sistema montañoso conocido como Sierra Nevada, sección que ha sido altamente perturbada por fenómenos naturales y actividades antrópicas como las ya antes señaladas. Por tanto, sus bosques constituyen sistemas idóneos para el estudio de perturbaciones y sus efectos sobre las aves, ya que presentan áreas usualmente en forma de parches de vegetación cuya composición florística permite identificar diversos estados sucesionales. Tal es el caso de los bosques mixtos de aile (*Alnus jorullensis*), pino (*Pinus hartwegii*) y oyamel (*Abies religiosa*) que representan un estado sucesional intermedio, el cual contrasta con el bosque de pino (*P. hartwegii*) con zacatonal (*Muhlenbergia macroura*), que representa un estado sucesional tardío de mayor extensión en dicha sierra (Zavala, 1984; Rzedowski, 1996). Sin embargo, no se han realizado estudios en la zona de interés referentes a la forma en que las comunidades de aves responden a modificaciones producidas por perturbaciones en la estructura y composición de la vegetación.

Los disturbios, según Pickett y White (1985), son procesos ecológicos disparadores de la sucesión secundaria, los cuales producen mosaicos de vegetación con diferente complejidad estructural (*i.e.*, estados sucesionales); a su vez, estos parches juegan un papel importante en el mantenimiento de la biodiversidad, tanto a nivel local como regional. Las modificaciones en la estructura de la vegetación provocan cambios en las poblaciones de algunas especies animales, las cuales pueden verse beneficiadas, afectadas negativamente e incluso no exhibir alguna respuesta aparente (Marsden, 1998; Flores *et al.*, 2002). La manera específica en que las perturbaciones naturales o inducidas afectan la ecología de las aves

ha sido en general poco investigada, menos aún sus implicaciones para la conservación de este grupo taxonómico.

Por lo anterior, es imperativo que los estudios de las relaciones ave-hábitat deban incluir análisis de impacto-respuesta, así como de los mecanismos subyacentes a las modificaciones de la estructura del hábitat producidas por perturbaciones (Wiens, 1989). Esto se fundamenta en la estrecha relación que existe entre las aves, la estructura de la vegetación y los recursos asociados disponibles (por ejemplo alimento) antes y después de las perturbaciones (Brush y Stiles, 1986; Holmes, 1990). Por ello, estudios de este tipo deben considerar la composición y estructura vegetal (Shugart y Patten, 1972), las cuales están íntimamente ligadas con la disponibilidad de recursos alimenticios y con la heterogeneidad ambiental que en conjunto determinan la distribución de las aves en un plano horizontal, vertical o temporal (Cody, 1968; Karr, 1971). Por lo tanto, es primordial estudiar el uso de hábitat y la distribución vertical de este grupo taxonómico en condiciones de perturbación (Collar *et al.*, 1994; Stotz *et al.*, 1996; Altamirano *et al.*, 2002).

OBJETIVO

Caracterizar y contrastar la distribución vertical de aves, respecto a la proporción de individuos observados en los perfiles de estratificación de la vegetación, bajo dos condiciones: bosque mixto (perturbado) y bosque de pino (poco alterado).

METODOLOGÍA

El área de estudio se ubica en la porción sur del Parque Nacional Zoquiapan y Anexas, entre las coordenadas geográficas de 19°12'30" a 19°20'00" de latitud norte y de 98°30'00"

a 98°42'30" de longitud oeste, que corresponden a los límites del Estado de México y Puebla, a una altitud que va de 3 080 a 3 690 msnm. Forma parte del ENT, específicamente del macizo montañoso denominado Sierra Nevada (Blanco *et al.*, 1981). En dicha área, dos zonas de 22 ha cada una fueron delimitadas con base en la composición de su cubierta arbórea y perturbación aparente: a) bosque de pino [*Pinus hartwegii* (Lindl.)] con poca alteración en su estructura (ZOQ 1) y b) bosque mixto [*Alnus jorullensis* (H.B.K.) - *P. hartwegii* - *Abies religiosa* (H.B.K.; Cham y Schl.)] con vegetación secundaria producto de perturbación tanto natural como humana (ZOQ 2).

Comunidades vegetales

Para el muestreo de vegetación herbácea y arbustiva, en cada zona se utilizó la metodología de cuadros empotrados (Oosting, 1956) y para arbóreas, cuadrantes con punto central (Cottam y Curtis, 1956), por ser éstas las más adecuadas para evaluaciones forestales en bosques templados (Zavala, 1984). Mediante recorridos preliminares en campo se definió un universo de 21 unidades de muestreo (UM) circulares por zona distribuidas sistemáticamente, las cuales tuvieron un radio de 37,5 m y una superficie de 0,45 ha, donde se registraron e identificaron taxonómicamente todos los árboles, arbustos y herbáceas. La toma de muestras vegetales se realizó una sola vez durante el mes de mayo del 2004, identificando las especies en los herbarios de la Universidad Autónoma Chapingo (CHAP) y del Colegio de Postgraduados (CHAPA).

Comunidades de aves

Los datos de distribución y abundancia de aves dentro de las UM empleadas para la vegetación, se obtuvieron

mediante la metodología de recuento en puntos con radio fijo de 25 m (Hutto *et al.*, 1986), por ser ésta la de mayor espectro de muestreo en la observación de aves en un plano vertical y horizontal, sobre todo a nivel del dosel (Rappole *et al.*, 1998). Se establecieron un total de 12 puntos de recuento (PR) por zona, distribuidos sistemáticamente a manera de cuadrícula a distancias de 200 m entre cada PR, con la finalidad de obtener una cobertura equitativa en toda el área y una adecuada independencia estadística en los datos (Ralph *et al.*, 1996). Del 14 de febrero al 19 de junio del 2004 se realizaron un total de 12 muestreos por zona, durante los cuales se cambió el orden en que los puntos fueron visitados; es decir, durante el primer muestreo se inició con el punto uno, en el segundo muestreo con el punto dos, y así sucesivamente, con el fin de disminuir los efectos del sesgo por secuencia-horario (Gram y Faaborg, 1997). Las observaciones fueron realizadas con binoculares Bushnell 25 x 50 y la identificación de especies con guías de campo estándar (*i.e.*, Peterson y Chalif, 1989; Howell y Webb, 1995; National Geographic Society, 2002).

ANÁLISIS DE DATOS

Comunidades vegetales

Para caracterizar la fisonomía vegetal, en cada zona se consideraron para árboles y arbustos, los criterios utilizados en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza; el cual considera a las siguientes variables y análisis como los más importantes para dicho fin en bosques templados (Beer, 1984): diámetro medido a la altura del pecho (DAP=1,3 m sobre el nivel del suelo), área basal calculada a partir de la variable anterior

$$AB = \frac{\pi}{4} DAP^2$$

y altura total medida utilizando un altímetro tipo Haga (Greig-Smith, 1983).

Los valores de densidad, dominancia y frecuencia, así como de importancia por especie se determinaron como abajo se presentan (Stiling, 1999; Villavicencio-Enríquez y Valdez-Hernández, 2003):

$$\text{Densidad} = \text{Número de individuos} / \text{Área muestreada}$$

$$\text{Densidad relativa} = (\text{Densidad por especie} / \text{Densidad de todas las especies}) * 100$$

$$\text{Dominancia} = \text{Total el área basal} / \text{Área muestreada}$$

$$\text{Dominancia relativa} = (\text{Dominancia por especie} / \text{Dominancia de todas las especies}) * 100$$

$$\text{Frecuencia} = \text{UM en que está presente la especie} / \text{Número total de UM}$$

$$\text{Frecuencia relativa} = (\text{Frecuencia por especie} / \text{Frecuencia de todas las especies}) * 100$$

$$\text{Valor de importancia} = \text{Densidad relativa} + \text{Frecuencia relativa}$$

La ecuación del valor de importancia proporciona valores con relación a 300 %, para manejar aquéllos con referencia a 100 % se utilizó la siguiente ecuación:

$$\text{Valor de importancia} = \frac{(\text{Densidad relativa} + \text{Dominancia relativa} + \text{Frecuencia relativa})}{3}$$

Asimismo, y con objeto de describir la estructura vertical de la vegetación en ambas zonas, se realizaron histogramas con la altura de los individuos censados (Zarco, 2007) y se definieron tres estratos (Figura 1): a) inferior (< 3 m), b) medio (de 3 a 9 m) y c) superior (> 9 m).

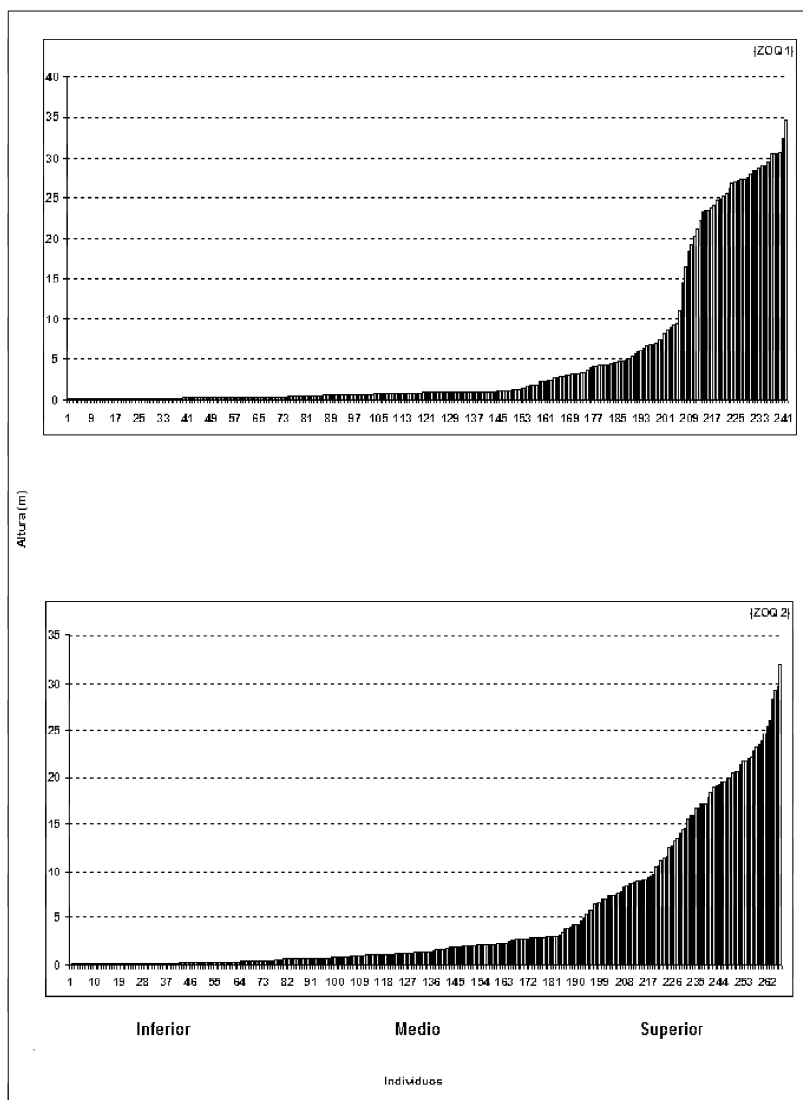


Figura 1. Estratificación vertical de la vegetación en bosque poco alterado (ZOQ 1) y con perturbación (ZOQ 2) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ).

Comunidades de aves

La distribución vertical de las aves se caracterizó considerando los estratos mencionados anteriormente (MacArthur y MacArthur, 1961; Rappole *et al.*, 1998). El número promedio y la proporción de individuos por especie se estimaron y contrastaron por estrato en cada zona mediante modelos de regresión Poisson, utilizando solamente los datos de las especies de aves más abundantes (*i.e.*, aquéllas con más de 21 individuos). Posteriormente, con estos datos se modeló la abundancia de las aves, y ante los estratos verticales de la vegetación (x) en cada zona, realizando un ajuste de la variable “ y ” a las variables “ x ”, mediante un modelo lineal generalizado (GLM). En dicho análisis se consideraron como coeficientes estadísticamente significativos aquellos en los que $p < 0,05$ (McCullagh y Nelder, 1989; González-Oreja, 2003). En todos los casos se supuso una distribución Poisson para los valores de abundancia de especies, con el logaritmo como función de relación (vínculo). Además, no se predeterminó en ningún caso, la estructura del modelo, el cual fue ajustado mediante un proceso de regresión Poisson cuadrática por pasos hacia atrás con los tres estratos de la vegetación (Guisan y Zimmermann, 2000), para determinar cuál de los estratos explica mejor la variabilidad en la relación: abundancia de aves-estratos de la vegetación (Rotenberry y Wiens, 1980). Se utilizaron modelos *Poisson* porque tienen la ventaja de analizar datos procedentes de experimentos Bernoulli con probabilidades de éxito muy pequeñas (como los obtenidos en el presente estudio); por lo que se les conoce como modelos de eventos raros (Said y Zárate, 2003). Dicho análisis se llevó a cabo utilizando el procedimiento GLM del paquete estadístico *R*-versión 2.0.1. (2004).

La ocurrencia de las aves en los estratos de la vegetación de cada zona se determinó mediante la Frecuencia de Observación (FO) de las especies de aves abundantes (< 21 individuos) y poco abundantes (< 21 individuos); la ecuación para realizar los cálculos fue la siguiente (Curts, 1993):

$$FO = (\text{No. de individuos registrados en un estrato} / \text{No. total de individuos}) * 100$$

RESULTADOS

La composición florística para ZOQ 1 y ZOQ 2 se muestra en la Tabla 1. Las especies vegetales que tuvieron los mayores valores de importancia en la zona ZOQ 1 fueron el árbol *Pinus hartwegii*, seguido por los arbustos *Pentstemon gentianoides* (H.B.K.) (Poiret.) y *Senecio asteracae* (H.B.K.) (Poiret.) (Tabla 2). En contraste, las especies que tuvieron los mayores valores de importancia en la zona ZOQ 2 fueron los arbustos *S. asteracae*, *P. gentianoides* y *Lupinus montanus* (H. B. K.), seguidos por los árboles *A. jorullensis*, *P. hartwegii* y *A. religiosa* (Tabla 3). En la Tabla 4 se indican los componentes del modelo: estrato, zona, interacción (estrato*zona) que tuvieron efecto sobre la distribución vertical de las aves.

Los resultados permiten señalar que la distribución de las aves en los estratos verticales de la vegetación siguió cuatro patrones de comportamiento en las dos zonas de estudio. En el primero (patrón bajo “B”), sólo tres especies de aves se encuentran en mayor proporción en el estrato inferior, seguido por el medio y, por último, el superior (Figura 2). En el segundo (patrón alto “A”), ocho especies de aves se encuentran en mayor proporción en el estrato superior, seguido por el medio y, por último, el inferior (Figura 3). En el tercero (patrón alto y bajo “AB”),

Tabla 1. Composición florística de estratos verticales en bosque poco alterado (ZOQ 1) y con perturbación (ZOQ 2) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ).

Familia	Especie	Forma de vida	Forma de vida	
			ZOQ 1	ZOQ 2
Estrato superior				
Pinaceae	<i>Pinus hartwegii</i> (Lindl.)	Árbol	X	X
Pinaceae	<i>Abies religiosa</i> (H. B. K.) (Cham & Schl.)	Árbol		X
Betulaceae	<i>Alnus jorullensis</i> (H. B. K.)	Árbol		X
Estrato medio				
Melanthiaceae	<i>Stenanthium frigidum</i> (Shtld. & Cham) (Kunth)	Arbusto	X	X
Scrophulariaceae	<i>Castilleja moranensis</i> (H. B. K.)	Arbusto	X	
Scrophulariaceae	<i>Penstemon gentianoides</i> (H. B. K.) (Poiret.)	Arbusto	X	X
Ericaceae	<i>Vaccinium caespitosum</i> (Michx)	Arbusto	X	
Fabaceae	<i>Lupinus montanus</i> (H. B. K.)	Arbusto	X	
Asteraceae	<i>Senecio cinerarioides</i> (H. B. K.)	Arbusto		X
Asteraceae	<i>Senecio asteraceae</i> (H. B. K.) (Poiret.)	Arbusto	X	X
Asteraceae	<i>Chaptalia ehrenbergia</i> (Sch. Bip.) (Hemsl.)	Arbusto		X
Asteraceae	<i>Senecio angulifolius</i> (D. C.)	Arbusto		X
Asteraceae	No determinada	Arbusto	X	
Caprifoliaceae	<i>Symphoricarpos microphyllus</i> (H. B. K.)	Arbusto		X
Estrato inferior				
Geraniaceae	<i>Geranium potentillifolium</i> (D. C.)	Herbácea	X	
Geraniaceae	<i>Geranium cruceroense</i> (Kunth)	Herbácea		X
Bryaceae	<i>Musgo</i> sp.	Herbácea	X	X
Rosaceae	<i>Fragaria mexicana</i> (Schlecht)	Herbácea	X	X
Oxalidaceae	<i>Oxalis jacquiniana</i> (H. B. K.)	Herbácea	X	
Commelinaceae	<i>Weldenia candida</i> (Schult. F.) forma <i>candida</i>	Herbácea	X	
Onagraceae	<i>Oenothera roseae</i> (L'Hér ex Ait.)	Herbácea	X	X
Asteraceae	<i>Cirsium nivale</i> (H. B. K.) (Sch. Bip.)	Herbácea	X	X
Umbelliferae	<i>Tanschia nudicaulis</i> (Schelecht.)	Herbácea	X	
Umbelliferae	<i>Eryngium carlinae</i> (Delar. F.)	Herbácea	X	
Fabaceae	<i>Trifolium</i> sp.	Herbácea	X	X
Fabaceae	<i>Trifolium amabile</i> (H. B. K.)	Herbácea	X	X
Poaceae	<i>Calamagrostis toluensis</i> (Kunth)	Herbácea	X	
Poaceae	<i>Muhlenbergia macroura</i> (H. B. K.) (Kunth)	Herbácea	X	X
Poaceae	<i>Festuca toluensis</i> (H. B. K.)	Herbácea		X
Violaceae	<i>Viola grahami</i> (Benth.)	Herbácea	X	
Caryophyllaceae	<i>Stellaria crepidata</i> (Willd)	Herbácea		X
Labiatae	No determinado	Herbácea		X
Solanaceae	<i>Solanum demissum</i> (Lindl.)	Herbácea		X
Hydrophyllaceae	<i>Phacelia platycarpa</i> (Cau.) (Spreng.) (E. Guizar)	Herbácea		X
Rubiaceae	<i>Galium aschenbornii</i> (Schauer.)	Herbácea		X

Tabla 2. Valores de importancia (VIR) para especies arbóreas y arbustivas en bosque poco alterado (ZOQ 1) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ).

ESPECIE	NOMBRE CIENTIFICO	Frecuencia Absoluta	Frecuencia Relativa (%)	Area Basal Absoluta (cm2)	Area Basal Relativa (%)	Número de individuos (No. inds.)	Densidad Absoluta (No. inds./ha)	Densidad Relativa (%)	VIR (300%)	VIR (100%)
1	<i>Pinus hartwegii</i> (Lindl.)	21	39,6	71516,5	99,9	84,0	186,7	34,4	173,9	58,0
2	<i>Penstemon gentianooides</i> (H.B.K.)(Poir.)	15	28,3	41,8	0,1	65,0	144,4	26,6	55,0	18,3
3	<i>Senecio asteraceae</i> (H. B. K.) (Poir.)	8	15,1	21,5	0,0	65,0	144,4	26,6	41,8	13,9
4	<i>Lupinus montanus</i> (H. B. K.)	3	5,7	13,9	0,0	7,0	15,6	2,9	8,5	2,8
5	<i>Vaccinium caespitosum</i> (Michx.)	1	1,9	2,0	0,0	13,0	28,9	5,3	7,2	2,4
6	<i>Stenanthium frigidum</i> (Shtidl. y Cham) (Kunth)	2	3,8	1,2	0,0	7,0	15,6	2,9	6,6	2,2
7	No determinada	2	3,8	0,0	0,0	2,0	4,4	0,8	4,6	1,5
8	<i>Castilleja moranensis</i> (H. B. K.)	1	1,9	0,0	0,0	1,0	2,2	0,4	2,3	0,8
	SUMATORIA	53,0	100,0	71596,9	100,0	244,0	542,2	100,0	300,0	100,0

Tabla 3. Valores de importancia (VIR) para especies arbóreas y arbustivas en bosque perturbado (ZOQ 2) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ).

ESPECIE	NOMBRE CIENTIFICO	Frecuencia Absoluta	Frecuencia Relativa (%)	Area Basal Absoluta (cm2)	Area Basal Relativa (%)	Número de individuos (No. inds.)	Densidad Absoluta (No. inds./ha)	Densidad Relativa (%)	VIR (300%)	VIR (100%)
1	<i>Senecio asteraceae</i> (H. B. K.) (Poir.)	18	23,4	487,2	71,2	76,0	168,9	28,5	123,0	41,0
2	<i>Penstemon gentianooides</i> (H.B.K.)(Poir.)	9	11,7	90,9	13,3	55,0	122,2	20,6	45,6	15,2
3	<i>Alnus jorullensis</i> (H. B. K.)	14	18,2	6,1	0,9	34,0	75,6	12,7	31,8	10,6
4	<i>Lupinus montanus</i> (H. B. K.)	8	10,4	50,0	7,3	35,0	77,8	13,1	30,8	10,3
5	<i>Pinus hartwegii</i> (Lindl.)	14	18,2	5,1	0,7	23,0	51,1	8,6	27,5	9,2
6	<i>Abies religiosa</i> (H. B. K.) (Cham y Schl.)	6	7,8	2,6	0,4	17,0	37,8	6,4	14,5	4,8
7	No determinada	4	5,2	0,5	0,1	10,0	22,2	3,7	9,0	3,0
8	<i>Senecio cinerarioides</i> (H. B. K.)	1	1,3	31,2	4,6	4,0	8,9	1,5	7,3	2,4
9	<i>Senecio anguifolius</i> (D.C.)	1	1,3	7,2	1,1	9,0	20,0	3,4	5,7	1,9
10	<i>Symphoricarpos microphyllus</i> (H.B.K.)	1	1,3	0,8	0,1	3,0	6,7	1,1	2,5	0,8
11	<i>Stenanthium frigidum</i> (Shtidl. y Cham) (Kunth)	1	1,3	3,1	0,5	1,0	2,2	0,4	2,1	0,7
	SUMATORIA	77,0	100,0	684,7	100,0	267,0	593,4	100,0	300,0	100,0

Tabla 4. Análisis de efectos (regresión Poisson con modelos GLM) para las 21 especies de aves más abundantes en ambas zonas: poco alterada (ZOQ 1) y con perturbación (ZOQ 2) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ).

Especie	Desviación de los residuales	Estrato	Zona	Interacción
<i>Poecile sclateri</i>	2,34	0,002785 **	-	-
<i>Peucedramus taeniatus</i>	2,74	0,001210 **	1,34e-08 ***	-
<i>Picoides villosus</i>	2,22	2,24e-06 ***	0,00140 **	-
<i>Junco phaeonotus</i>	3,86	2,89e-12 ***	0,02927 *	0,00712**
<i>Ergaticus ruber</i>	3,35	0,0114 *	9,62e-05 ***	2,64e-11 ***
<i>Turdus migratorius</i>	3,39	0,036622 *	0,500777ns	0,001372 **
<i>Certhia americana</i>	3,46	0,02389 *	0,00123 **	-
<i>Oriturus superciliosus</i>	3,10	0,00109 **	-	-
<i>Catharus occidentalis</i>	3,45	0,04812 *	0,00479 **	-
<i>Regulus caléndula</i>	3,96	-	4,43e-05 ***	-
<i>Troglodytes aedon</i>	4,49	9,20e-14 ***	80e-05 ***	-
<i>Dendroica coronata</i>	4,50	5,68e-05 ***	1,74e-08 ***	-
<i>Dendroica townsendi</i>	4,01	0,049935 *	-	-
<i>Sialia mexicana</i>	5,20	0,0113 *	6,72e-05 ***	-
<i>Empidonax spp.</i>	5,58	0,00149 **	9,14e-09 ***	-
<i>Carduelis pinus</i>	3,66	0,301ns	-	-
<i>Cyanocitta stelleri</i>	2,76	0,995ns	-	-
<i>Myioborus miniatus</i>	1,78	0,994ns	-	-
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	3,80	0,288ns	-	-
<i>Sitta pygmaea</i>	4,53	0,00454**	-	-
<i>Vermivora celata</i>	2,14	0,994ns	0,00346 **	-

***p=0,001, **p=0,01, *p=0,05, ns=sin efecto.

cuatro especies de aves se encuentran en mayor proporción en el estrato inferior o el superior, pero siempre utilizan el estrato medio en menor grado que los otros dos (Figura 4). En el cuarto y último (patrón indeterminado "I"), seis especies de aves se encuentran de manera similar en los tres estratos de la vegetación en ambas zonas (Figura 5).

En general, los resultados de regresión Poisson con modelos GLM no evidenciaron alguna tendencia numérica en la presencia de aves en los estratos entre zonas. Sin embargo, en ambas condiciones del bosque, poco alterado y perturbado, las aves siguieron los cuatro patrones de distribución mencionados

anteriormente. Además, la proporción de individuos en los estratos al interior de cada zona fue similar: mayor presencia de aves en el estrato superior que en el inferior y medio (Tabla 5, Figura 6). La Tabla 6 muestra las diferencias significativas entre estratos y zonas para cada especie de ave registrada como más abundante. Los resultados obtenidos mediante frecuencia de observación (Figura 7) muestran concordancia solamente con aquellos generados usando modelos GLM (Figura 6) para las proporciones de individuos en el estrato inferior; en los estratos medio y superior las proporciones obtenidas fueron diferentes entre ambos métodos.

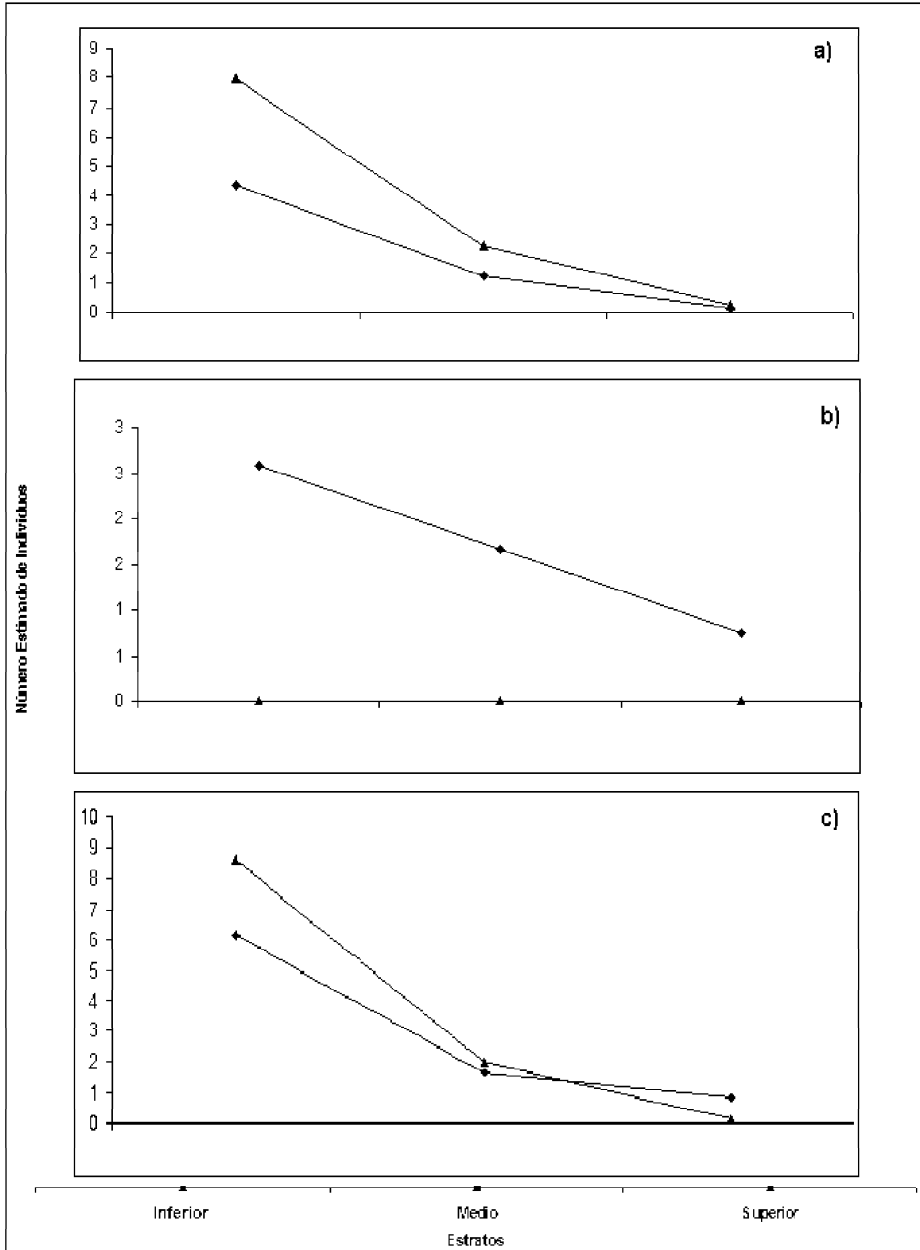


Figura 2. Patrón B de distribución vertical de la abundancia de aves en bosque poco alterado (ZOQ 1 —) y con perturbación (ZOQ 2 —) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ): a) *Troglodytes aedon*, b) *Oriturus superciliosus* y c) *Junco phaeonotus*.

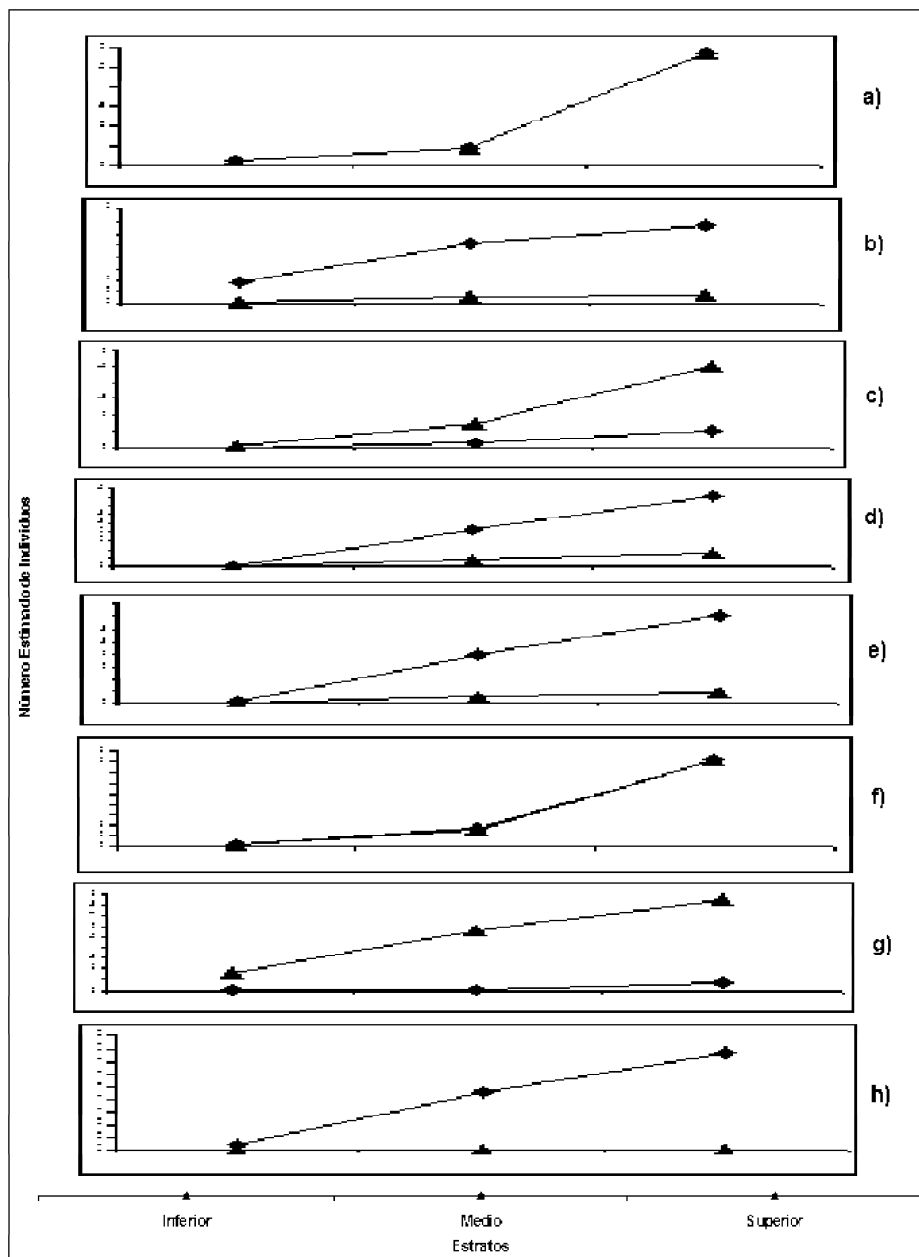


Figura 3. Patrón A de distribución vertical de la abundancia de aves en bosque poco alterado (ZOQ 1 —) y con perturbación (ZOQ 2 - -) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ): a) *Poecile sclateri*, b) *Sialia mexicana*, c) *Empidonax* spp., d) *Dendroica coronata*, e) *Peucedramus taeniatus*, f) *Dendroica townsendi*, g) *Ergaticus ruber* y h) *Sitta pygmaea*.

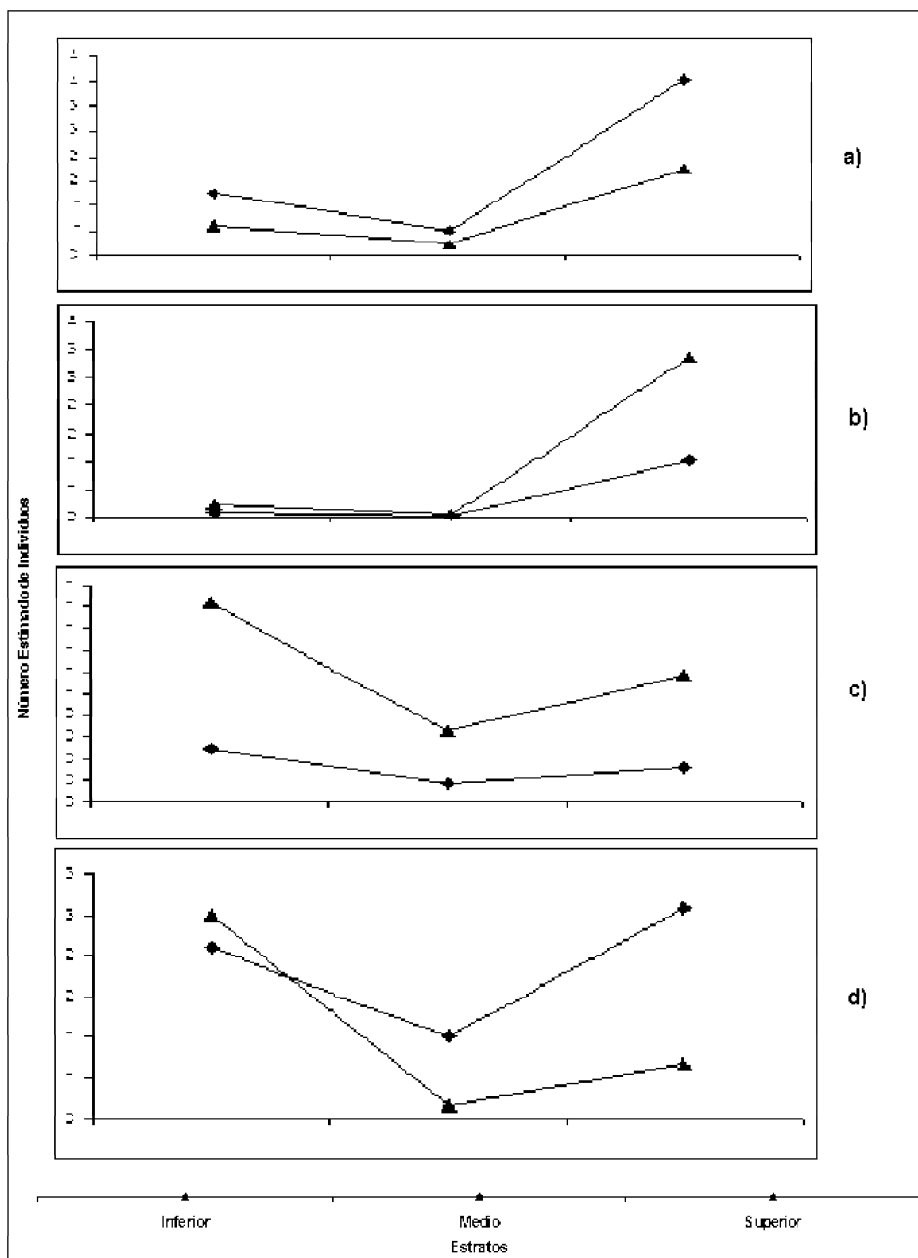


Figura 4. Patrón AB de distribución vertical de la abundancia de aves en bosque poco alterado (ZOQ 1 —▲—) y con perturbación (ZOQ 2 —◆—) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ): a) *Certhia americana*, b) *Picoides villosus*, c) *Catharus occidentales* y d) *Turdus migratorius*.

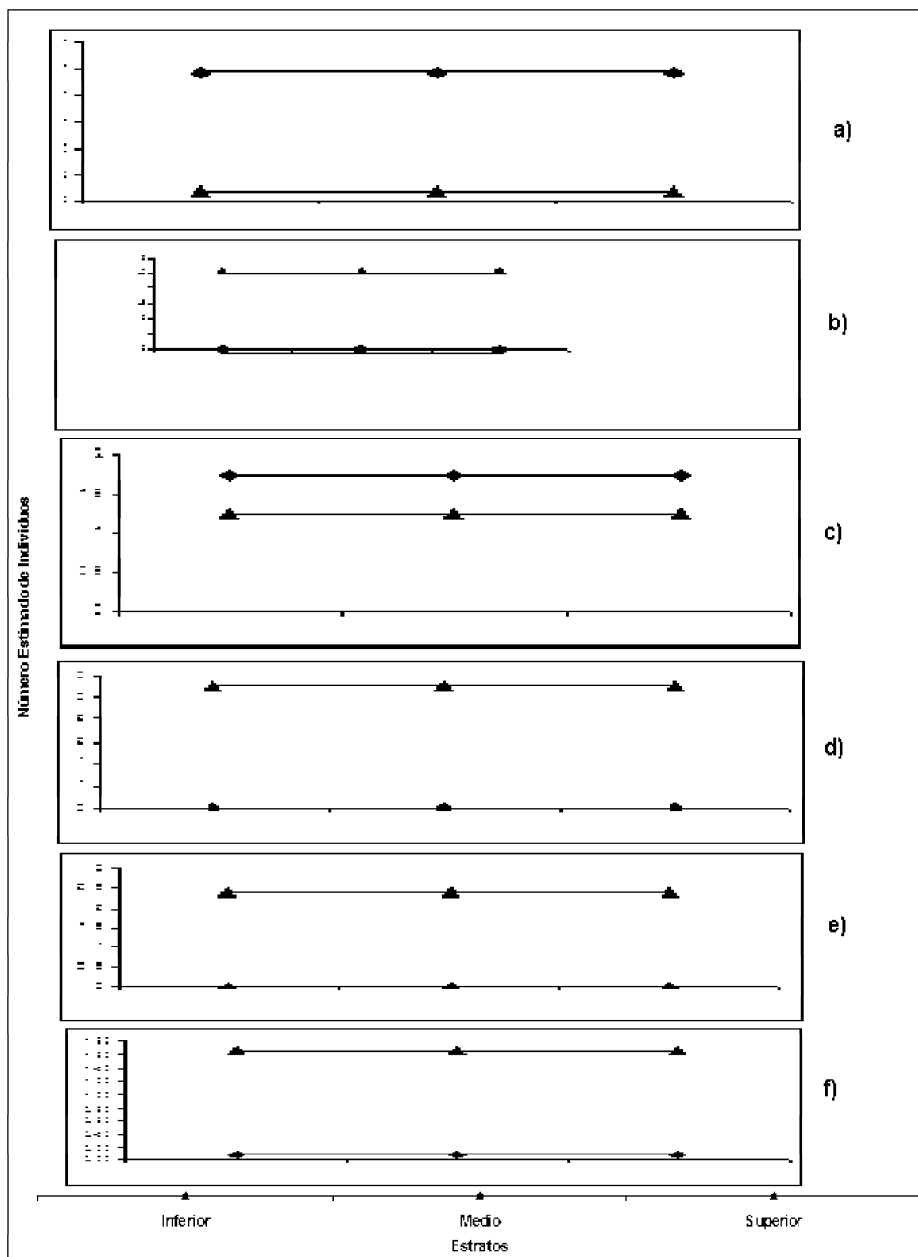


Figura 5. Patrón I de distribución vertical de la abundancia de aves en bosque poco alterado (ZOQ 1 —) y con perturbación (ZOQ 2 —) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ): a) *Regulus calendula*, b) *Pipilo erythrophthalmus*, c) *Cyanocitta stelleri*, d) *Carduelis pinus*, e) *Myioborus miniatus* y f) *Vermivora celata*.

Tabla 5. Proporción de individuos por estrato vertical obtenida con GLM para las 21 especies de aves más abundantes en bosque poco alterado (ZOQ 1) y con perturbación (ZOQ 2), de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ).

ESPECIE	ZOQ 1			ZOQ 2		
	Inferior	Medio	Superior	Inferior	Medio	Superior
<i>Poecile sclateri</i>	0,2	0,9	5,7	0,2	0,9	5,7
<i>Peucedramus taeniatus</i>	0,1	2,0	3,5	0,0	0,2	0,4
<i>Picooides villosus</i>	0,1	0,0	1,1	0,2	0,1	2,9
<i>Junco phaeonotus</i>	6,2	1,7	0,8	8,6	2,0	0,2
<i>Ergaticus ruber</i>	0,1	0,1	0,8	1,5	5,7	8,5
<i>Turdus migratorius</i>	2,1	1,0	2,6	2,5	0,2	0,7
<i>Certhia americana</i>	1,2	0,5	3,5	0,6	0,2	1,7
<i>Oriturus superciliosus</i>	2,6	1,7	0,8	0,0	0,0	0,0
<i>Catharus occidentales</i>	0,3	0,1	0,2	0,9	0,3	0,6
<i>Regulus caléndula</i>	1,0	1,0	1,0	0,1	0,1	0,1
<i>Troglodytes aedon</i>	4,4	1,2	0,1	8,0	2,3	0,3
<i>Dendroica coronata</i>	0,1	2,1	4,0	0,0	0,4	0,8
<i>Dendroica townsendi</i>	0,0	0,3	1,6	0,0	0,3	1,6
<i>Sialia mexicana</i>	0,4	1,0	1,3	0,0	0,1	0,2
<i>Empidonax spp.</i>	0,0	0,3	1,1	0,1	1,4	5,0
<i>Carduelos pinus</i>	0	0	0	2,8	2,8	2,8
<i>Cyanocitta stelleri</i>	1,8	1,8	1,8	1,3	1,3	1,3
<i>Myioborus miniatus</i>	0	0	0	2,4	2,4	2,4
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	0	0	0	5	5	5
<i>Sitta pygmaea</i>	0,1	0,9	1,5	0,0	0,0	0,0
<i>Vermivora celata</i>	0,1	0,1	0,1	1,7	1,7	1,7
TOTAL	20,8	16,7	31,5	35,9	27,4	41,9
%	29,9	24,3	45,7	34,2	26,1	39,7

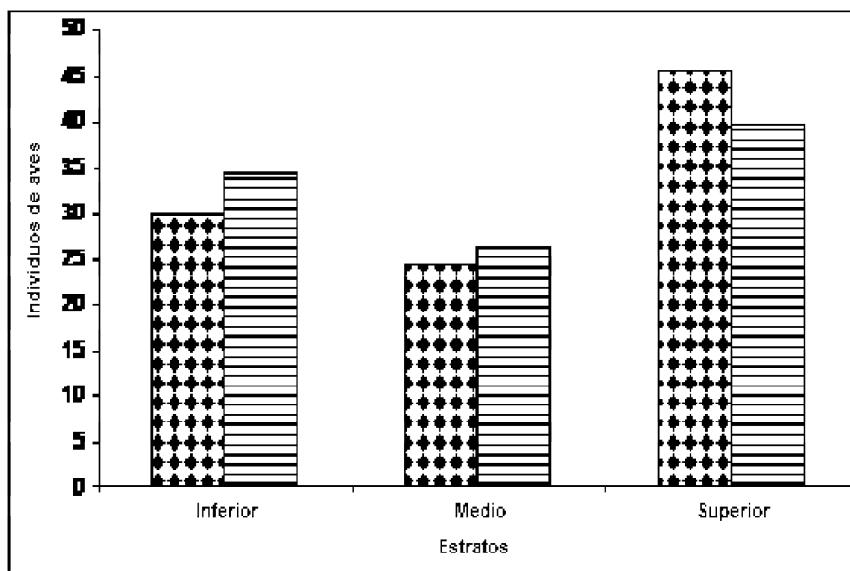


Figura 6. Distribución vertical de la abundancia de aves en bosque poco alterado (ZOQ 1) y con perturbación (ZOQ 2) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ).

Tabla 6. Análisis de diferencias significativas entre estratos (inferior, medio, superior) y zonas [poco alterada (ZOQ 1), perturbada (ZOQ 2)] para las 21 especies de aves más abundantes (regresión Poisson con modelos GLM) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ).

Especie	Intercepto	inferior vs medio	Medio vs superior	Poco alterada vs perturbada
<i>Poecile sclateri</i>	0,000452***	0,002785**	4,04e-13***	-
<i>Peucedramus taeniatus</i>	0,009442**	0,001210**	0,000139***	1,34e-08***
<i>Picoides villosus</i>	1,16e-05***	0,21500ns	2,24e-06***	0,00140**
<i>Junco phaeonotus</i>	<2e-16***	2,30e-11***	2,89e-12***	0,02927*
<i>Ergaticus ruber</i>	0,3173ns	1,0000ns	0,0114*	9,62e-05***
<i>Turdus migratorius</i>	0,000243***	0,036622*	0,423572ns	0,500777ns
<i>Certhia americana</i>	0,36026ns	0,02389*	2,15e-05***	0,00123**
<i>Oriturus superciliosus</i>	1,26e-07***	0,12650ns	0,00109**	-
<i>Catharus occidentalis</i>	0,00206**	0,04812*	0,30107ns	0,00479**
<i>Regulus caléndula</i>	0,868ns	4,43e-05***	-	-
<i>Troglodytes aedon</i>	<2e-16***	5,82e-13***	9,20e-14***	5,80e-05***
<i>Dendroica coronata</i>	0,00767**	0,00082***	5,68e-05***	1,74e-08***
<i>Dendroica townsendi</i>	0,001483**	0,049935*	0,000297***	-
<i>Sialia mexicana</i>	0,0281*	0,0481*	0,0113*	6,72e-05***
<i>Empidonax spp.</i>	1,96e-06***	0,00149**	5,19e-07***	9,14e-09***
<i>Carduelis pinus</i>	0,388ns	0,819ns	0,301ns	-
<i>Cyanocitta stelleri</i>	0,0135*	0,3196ns	-	-
<i>Myioborus miniatus</i>	0,994ns	0,995ns	0,994ns	-
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	0,0130*	0,9951ns	0,0134*	0,3414ns
<i>Sitta pygmaea</i>	0,01296*	0,02169*	0,00454**	-
<i>Vermivora celata</i>	0,994ns	0,994ns	0,994ns	-

***p=0,001, **p=0,01, *p=0,05, ns=sin efecto.

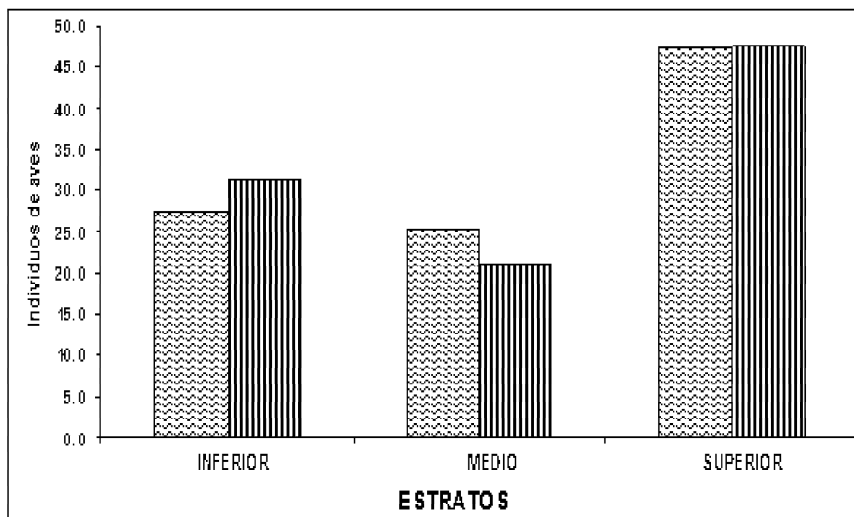


Figura 7. Porcentaje de abundancia de aves por estrato mediante frecuencia de observación (FO) en bosque poco alterado (ZOQ 1) y con perturbación (ZOQ 2) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ).

DISCUSIÓN

Lentijo y Kattan (2005) evaluaron la relación entre la estructura de la vegetación y la estratificación vertical de la avifauna en parches de bosque con regeneración natural y bosque maduro, en la cordillera central de Colombia. Encontraron que los bosques difirieron en aspectos estructurales, principalmente en la cobertura del dosel. Sin embargo, no encontraron diferencias en la forma de cómo las aves usaban los dos hábitats. Sus resultados indican que los bosques maduros y con regeneración son funcionalmente equivalentes en cuanto a la estratificación de las aves. Con esta información señalan que los segundos no necesariamente tienen un efecto negativo sobre las comunidades de aves ni sobre sus procesos ecológicos. Sin embargo, diferimos de dicha afirmación ya que nuestras evidencias y resultados pueden ser mejor explicados con base en la complejidad de la estructura de la vegetación, la cual determina la distribución y dinámica de las aves en las dimensiones vertical y horizontal (MacArthur, 1965).

Estos resultados aportan información relevante de cómo en el bosque poco alterado (ZOQ 1), ambas dimensiones tienden a ser más homogéneas que en el bosque perturbado (ZOQ 2), originando que la abundancia de individuos en los diferentes estratos verticales de la vegetación sea menor en el primero con respecto al segundo. Greenberg (1981) argumenta que bosques tropicales maduros sin alteración exhiben un mayor número de individuos de diferentes especies de aves en el dosel, mientras que en los estratos bajos se presentan menos individuos y especies. En contraste, hábitats con un grado de alteración moderada permiten un mayor número de individuos de diferentes especies y presentan una distribución más homogénea de éstas sobre los diferentes estratos; es decir, la

mayoría de las aves en este tipo de bosques generalmente no se limitan a algún estrato en particular, sino que se vuelven más flexibles en la utilización de ellos (García *et al.*, 1998; Bojorges y López, 2001).

En el presente estudio, la zona con evidencias de una perturbación pasada (posiblemente un incendio) tuvo una mayor heterogeneidad en su estructura (ZOQ 2); la presencia de vegetación secundaria proporcionó un mosaico de microhábitats que atrajo algunas especies y excluyó a otras pero que, en general, mostró un mayor número de individuos de aves, quizás debido en parte a una mayor cantidad de recursos, particularmente alimenticios. Así, las perturbaciones modifican la composición y dinámica de una comunidad biótica original (Liu *et al.*, 1998), reconociendo una relación directa de la biodiversidad con los patrones de perturbación recibidos (Lusk, 1996). Algunos autores (MacArthur y MacArthur, 1961; MacArthur *et al.*, 1962) han demostrado que la heterogeneidad ejerce una importante influencia sobre las comunidades de aves, ya que determina su distribución tanto horizontal como vertical, y han estudiado la selección de hábitat utilizando medidas tales como composición, densidad y estructura vegetal en los planos vertical y horizontal.

Las aves son generalmente muy susceptibles a los efectos de las perturbaciones, tanto a nivel individual (cambios en conducta y fisiología) como poblacional y comunitario (cambios en riqueza, diversidad, abundancia y distribución), más aún en el caso de especies endémicas o raras, que pueden llegar a desaparecer. En consecuencia, se producen cambios a diferentes niveles en las comunidades de aves, posteriores a la perturbación de un bosque (MacFaden y Capen, 2002); por ello, las aves pueden ser utilizadas como indicadores del

estado que guardan las comunidades bióticas (Hill *et al.*, 1997). En general, los análisis de las relaciones entre las aves y sus hábitats se han centrado en las variaciones de la respuesta animal en función de un conjunto de características del hábitat (Willson, 1974). Entre los factores que más influyen en los procesos de selección de hábitat o nichos específicos se encuentran las medidas descriptoras de la estructura de la vegetación (Rotenberry y Wiens, 1980; Stiles, 1980; Cody, 1985) y en menor medida la composición de especies de plantas (Holmes y Robinson, 1981), ya que la distribución y disponibilidad de recursos están íntimamente ligados a estas características del hábitat (Nocedal, 1984).

Así pues, la estructura de la vegetación es importante en la determinación de la estructura y composición de las comunidades de aves mediante la disponibilidad de recursos alimenticios (Lambert, 1992). De esta manera, el impacto de las perturbaciones sobre las comunidades de aves está asociado al tiempo en que ocurren las mismas y a modificaciones en la estructura del hábitat, las cuales cambian la disponibilidad de recursos.

Adicionalmente, el número de estratos de la vegetación considerado es un aspecto determinante en este tipo de análisis, debido a que puede alterar los resultados. Por ejemplo, Nocedal (1984) consideró siete estratos verticales y agrupó a las aves en gremios alimenticios, a diferencia del presente estudio que consideró tres estratos verticales y se basó en el número de individuos por especie, así como en la frecuencia de observación de las aves en cada estrato. Además, la estructura y composición florística del hábitat en la zona perturbada (ZOQ 2), condicionó una mayor abundancia de aves en cada estrato vertical de la vegetación, en comparación con la zona poco alterada (ZOQ 1) quizás debido a

una mayor disponibilidad de recursos. Como ejemplo, aunque *Ergaticus ruber* se registró en los tres estratos de la vegetación en ambas zonas, en ZOQ 2 se encontró en mayor proporción (estratos superior y medio), lo cual indica que a mayor heterogeneidad vertical del hábitat puede existir una mayor variedad de recursos alimenticios dispuestos de manera más regular y que se encuentran disponibles para ser aprovechados por las diferentes especies de aves (Pickett y Thompson, 1978; Santos y Tellería, 1997).

Bajo este contexto, Wunderle y Latta (1996) señalan que bosques naturales albergan especies de aves especialistas de bosques maduros y ciertas especies de aves endémicas. En contraste, zonas perturbadas proveen de hábitat temporal o parcial a muchas especies de aves de hábitos flexibles en la utilización de la estructura del bosque en regiones sujetas a deforestación extrema (Ewel y Putz, 2004), como es el caso de las zonas bajo estudio, particularmente la zona ZOQ 2.

CONCLUSIÓN

La distribución vertical de las aves en ambas zonas (ZOQ 1 y ZOQ 2) siguió cuatro patrones diferentes; pero con comportamiento similar entre zonas: bajo (B), alto (A), alto-bajo (AB) e indeterminado (I). El estrato superior tuvo una mayor abundancia que el inferior y medio, en ambos casos; sin embargo, el número de individuos por especie registrado en cada estrato fue mayor en el bosque perturbado (ZOQ 2). Variaciones en la abundancia de individuos por estrato entre zonas, responden a cambios en la estructura vegetal del hábitat en un plano vertical.

Existe la presencia en el área de estudio de dos grupos de aves a nivel de

comunidades: a) aquéllas que son muy flexibles en su distribución sobre la vegetación en un plano vertical, por lo tanto, se localizan en zonas con cierto nivel de perturbación, ya que en éstos encuentran características parciales o permanentes para desarrollarse y; b) especies propias de hábitats maduros o en estados clímax de la vegetación.

La distribución vertical exhibida, sugiere un papel relevante de las áreas perturbadas en la dinámica existente entre aves y vegetación a lo largo de los procesos ecológicos que conllevan a éstas hacia el estado clímax durante la sucesión vegetal, debido a que sirven como hábitat temporal o permanente para muchas especies de aves. Algunas de las cuales, son endémicas o se encuentran en alguna categoría de riesgo de acuerdo con la SEMARNAT (2001; Nom-059-Ecol.); tal es el caso de *Troglodytes aedon*.

Con base en los resultados obtenidos, es importante detectar y evaluar otras zonas perturbadas en bosques templados del área de estudio, en particular, y de la Sierra Nevada, en general, con la finalidad de aportar conocimiento que contribuya a su mejor manejo y conservación.

REFERENCIAS

- Altamirano G. O., M. A., M. F. Martín y G. J. Cartas. 2002. Ocurrencia, distribución y abundancia del género *Passerina* en la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas. Acta Zoológica Mexicana 85: 169-180.
- Beer, J. 1984. Normas para la investigación silvicultural de especies para leña. Serie técnica. Manual técnico No. 1. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 115 p.
- Blanco Z., S., G. G. Cevallos, L. C. Galindo, M. J. M. Mass, S. R. Patrón, A. Pescador G. y A. I. Suárez. 1981. Ecología de la Estación Experimental Zoquiapan. Colección de Cuadernos Universitarios de Agronomía No. 2. Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, México. 114 p.
- Bojorges, B. J. C. y L. López M. 2001. Abundancia y distribución temporal de aves en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. Anales del Instituto de Biología serie Zoología, 72(2): 259-283.
- Brush, T. y E. W. Stiles. 1986. Using food abundance to predict habitat use by birds. In: Verner J., M. L. Morrison y C. J. Ralph (eds.). Wildlife 2000. Modelling Habitat Relationships of Terrestrial Vertebrates. University of Wisconsin Press. Madison, EUA. pp: 57-63.
- Cody, M. L. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. The American Naturalist, 102: 107-147.
- Cody, M. L. 1985. An introduction to habitat selection in birds. In: Cody M. L. (ed.). Habitat Selection in Birds. Academic Press. Orlando, EUA. pp: 3-56.
- Collar, N. J., M. J. Crosby y A. J. Stattersfield. 1994. Birds to watch 2: the world list of threatened birds. Bird Life International. Norwich, EUA. 135 p.
- Cottam, G. y J. T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology, 37: 451-460.
- Curts, J. 1993. Análisis exploratorio de datos. In: Salas P. M. A. y C. O.

- Trejo, eds. Las aves de la Sierra Purépecha del estado de Michoacán. SARH División Forestal Coyacán. México, D. F. pp: 1-14.
- Ewel, J. J. y F. E. Putz. 2004. A place for alien species in ecosystem management. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2: 354-360.
- Ferrusquía, V. I. 1998. Geología de México: una sinopsis. *In*: Ramamoorthy T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología-UNAM. México, D. F. pp. 3-10.
- Flores, B., D. I. Rumiz, T. S. Fredericksen y N. J. Fredericksen. 2002. El uso de los claros de aprovechamiento forestal por la avifauna de un bosque semideciduo Chiquitano de Santa Cruz, Bolivia. *Hornero*, 17(2): 3-11.
- García, S., D. M. Finch y L. G. Chavez. 1998. Patterns of forest use and endemism in resident bird communities of north-central Michoacan, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 110: 151-171.
- González, M. F. 2003. Las comunidades vegetales de México: Propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México. Instituto Nacional de Ecología/SEMARNAT. México, D.F. 81 p.
- González-Oreja, J. A. 2003. Aplicación de análisis multivariantes al estudio de las relaciones entre las aves y sus hábitats: un ejemplo con passeriformes montanos no forestales. *Ardeola*, 50(1): 47-58.
- Gram, K. W. y J. Faaborg. 1997. The distribution of neotropical migrant birds wintering in the el Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas. *Condor*, 99: 658-670.
- Greenberg, R. 1981. The abundance and seasonality of forest canopy birds on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, 13: 241-251.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3rd. edition. University of California Press. Berkeley, CA. EUA. 347 p.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling*, 135: 147-186.
- Hill, D., D. Hockin, D. Price, G. Tucker, R. Morris y J. Treweek. 1997. Bird disturbance: Improving the quality and utility of disturbance research. *Journal of Applied Ecology*, 34: 275-288.
- Holmes, R. T. 1990. Food resource availability and use in forest bird communities: a comparative view and critique. *In*: Keast A. (ed.). *Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities*. SPB Academic Publishing bv. The Hague, Holanda. pp. 60-98.
- Holmes, R. T. y S. K. Robinson. 1981. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwood forest. *Oecologia*, 48: 31-35.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press. New York, EUA. 851 p.
- Hutto, R. L., S. M. Pleschet y P. Hendricks. 1986. A fixed-radius point count method for non-breeding and breeding season use. *The Auk*, 103: 593-602.

- INE-UNAM (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática-Universidad Nacional Autónoma de México). 2001. Inventario Nacional Forestal 2000. México, Distrito Federal. 322 p.
- Karr, J. R. 1971. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecological Monographs*, 41: 207-233.
- Lambert, F. R. 1992. The consequences of selective logging for Bornean lowland forest birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 335: 443-457.
- Lentijo, G. M. y G.H. Kattan. 2005. Estratificación vertical de las aves en una plantación mono específica y en bosque nativo en la cordillera central de Colombia. *Ornitología Colombiana*, 3: 51-61
- Liu, Q. J., A. Kondoh y N. Takeuchi. 1998. The forest vegetation and its differentiation under disturbance in a temperate mountain, China. *Journal of Forest Research*, 3: 111-117.
- Lusk, C. 1996. Gradient analysis and disturbance history of temperate rain forest of coast range summit plateau. Valdivia, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69: 401-411.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, 40: 510-535.
- MacArthur, R. H. y J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598.
- MacArthur, R. H., J. W. MacArthur y J. Preer. 1962. On bird species diversity II. Prediction of bird census from habitat measurements. *The American Naturalist*, 96: 167-174.
- MacFaden, S. W. y D. E. Capen. 2002. Avian relationships at multiple scales in a New England forest. *Forest Science*, 48(2): 243-253.
- Marsden, S. J. 1998. Changes in bird abundance following selective logging on Seram, Indonesia. *Conservation Biology*, 12: 605-611.
- Masera, O. R. 2001. Deforestación y degradación forestal en México. Departamento de Ecología *campus* Morelia. UNAM. Morelia, México. 13 p.
- McCullagh, P. y J. A. Nelder. 1989. Generalized linear models. Second edition. Chapman and Hall. Londres. 256 p.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-179.
- National Geographic Society. 2002. Field guide to the birds of North America. Fourth edition. National Geographic Society. Washington D.C., EUA. 480 p.
- Nocedal, J. 1984. Estructura y utilización del follaje de las comunidades de pájaros en bosques templados del Valle de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 6: 1-45.
- Oosting, H. J. 1956. The study of plant communities. Freeman. San Francisco, U.S.A. 185 p.
- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1989. Aves de México, Guía de campo. Editorial Diana. México, D. F. 473 p.

- Pickett, S. T. A. y J. N. Thompson. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation*, 13: 27-37.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Inc. San Diego California, EUA. 472 p.
- R version 2.01. 2004. The R foundation for statistical computing Version 2.0.1. (2004-11-15), ISBN 3-900051-07-0.
- Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, Th. E. Martín, D. F. DeSante y B. Milá. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Department of Agriculture and Forest Service, EUA. 46 p.
- Rappole, J. H., K. Winker y G. V. N. Powell. 1998. Migratory bird habitat use in Southern Mexico: Mist nets versus point counts. *Journal of Field Ornithology*, 69(4): 635-646.
- Rotenberry, J. T y J. A. Wiens. 1980. A synthetic approach to principal component analysis of bird/habitat relationships. In: Capen D. E. (ed.). The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat. USDA Forest Service. General Technical Report No. RM-87. Vermont. pp: 197-208.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, 35: 25-44.
- Said, I. G. y D. L. G. P. Zárate. 2003. Métodos estadísticos: Un enfoque interdisciplinario 7ª ed. Trillas. México, D. F. pp. 200-201.
- Santos, T. y J. L. Tellería. 1997. Efectos de la fragmentación sobre las aves insectívoras forestales en dos localidades europeas. *Ardeola*, 44(1): 113-117.
- SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos). 1994. Inventario Forestal Periódico. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre. 81 p.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2001. Nom-059-Ecol. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales/Instituto Nacional de Ecología. México, D. F. 85 p.
- Shugart, H. y B. Patten. 1972. Systems analysis and simulation in ecology II. Academic Press. New York, EUA. 235 p.
- Stiles, E. W. 1980. Bird community structure in alder forests in Washington. *The Condor*, 82: 20-30.
- Stiling, P. 1999. Ecology; theories and applications. 3rd. edition. Prentice Hall. New Jersey, EUA. 840 p.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker y D. K. Moskovits. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. University of Chicago Press. Chicago, EUA. 482 p.
- Villavicencio-Enríquez, L. y J. I. Valdez-Hernández. 2003. Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal rusticano de café en San Miguel, Veracruz, México. *Agrociencia*, 37(4): 413-423.

- Wiens, J. A. 1989. The ecology of bird communities. Volume I. Foundations and Patterns. Cambridge University Press, Cambridge, EUA. 169 p.
- Willson, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, 55: 1017-1029.
- Wunderle, J. M. Jr. y S. C. Latta. 1996. Avian abundance in sun and shade coffee plantations and remnant pine forest in the cordillera Central, Dominican Republic. *Ornitología Neotropical*, 7: 19-34.
- Zarco, E. V. 2007. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea en el Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. Tesis de Maestría en Ciencias. Postgrado Forestal, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 92 p.
- Zavala, F. 1984. Sinecología de la vegetación de la Estación de Enseñanza e Investigación Forestal Zoquiapan, Estado de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana. Michoacán, México. 164 p.

Manuscrito recibido el 30 de octubre del 2007

Aceptado el 18 de abril del 2008

Este documento se debe citar como:

Ugalde-Lezama, S., J. I. Valdez-Hernández, G. Ramírez-Valverde, J. L. Alcántara-Carbajal y J. Velázquez-Mendoza. 2009. Distribución vertical de aves en un bosque templado con diferentes niveles de perturbación. *Madera y Bosques* 15(1):5-26.