

22 00381



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DESCRIPCIÓN DE LAS COMUNIDADES
DE AVES DEL VOLCÁN MALINCHE,
TLAXCALA.**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)**

PRESENTA

GRACIELA GÓMEZ ÁLVAREZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUAN RAMÓN GUZMÁN POO

MÉXICO, D. F.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

SEPTIEMBRE, 2002



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Graciela Gómez Álvarez

FECHA: 29 ago. 2002

FIRMA: Graciela Gómez Álvarez

A mi madre y a la memoria del generoso tío Ernesto.

*A Rito, Líber e Inti Terán,
quienes desde el inicio, me acompañaron en las enormes caminatas,
y después me brindaron el estímulo necesario para concluir este proyecto.*

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Agradecimientos:

Al Dr. Juan Ramón Guzmán Poo por su valiosa asesoría para la elaboración de esta tesis; a los doctores Bernardo Villa Ramírez, Patricia Escalante Pliego, Aurelio Ramírez Bautista, María del Coro Arizmendi Arriaga, Cornelio Sánchez Hernández y María de Lourdes Navarrijo Ornelas, por revisar el manuscrito el cual fue enriquecido con sus acertadas sugerencias.

Al Biól. Sabel René Reyes Gómez por la colaboración en el trabajo de campo que fue muy importante para el desarrollo de la investigación. De igual forma, deseo reconocer el enorme valor que tuvo la participación de Ángel Durán Díaz en el análisis estadístico de los datos.

Asimismo, al Biól. José Carlos Juárez López por su apoyo durante el desarrollo de este proyecto en el Laboratorio de Vertebrados Terrestres de la Facultad de Ciencias.

Finalmente a Lilia Cervantes Arias por su amable contribución en la corrección y revisión del texto.

Índice

Resumen	1
Abstract	3

CAPÍTULO I. Introducción general

Concepto de comunidad	5
Descripción del área de estudio	8
Objetivos generales	11
Desarrollo del estudio	12

CAPÍTULO II. Abundancia y diversidad de especies

INTRODUCCIÓN	
Abundancia de especies	17
Diversidad de especies	19
Estructura de la comunidad de aves y de la vegetación	22
Objetivos	24

MÉTODOS

Censo de aves	25
Índices de evaluación de la comunidad de aves	26
Medidas de la estructura de la vegetación	27
Descripción de la estructura de la vegetación	27
Análisis estadístico	28

RESULTADOS

Composición específica y residencia	31
Abundancia de especies	31
Diversidad de especies	42
Estructura de la comunidad de aves y de la vegetación	43

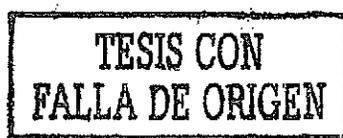
DISCUSIÓN

Abundancia de especies	49
Diversidad de especies	52
Estructura de la comunidad de aves y de la vegetación	53

CAPÍTULO III. Nichos y gremios

INTRODUCCIÓN

Nicho ecológico	55
<i>Amplitud del nicho</i>	57
<i>Traslape del nicho</i>	59



Gremios	61
Objetivos	63
MÉTODOS	
Análisis estadístico	65
RESULTADOS	
Amplitud del nicho	66
Traslape del nicho	68
Gremios	78
DISCUSIÓN	
Amplitud del nicho	89
Traslape del nicho	92
Gremios	95
CAPÍTULO IV. Morfología y uso de recursos	
INTRODUCCIÓN	
Morfología y conducta forrajera	100
Morfología y abundancia de especies	103
Conducta forrajera y uso del microhábitat	104
Objetivos	106
MÉTODOS	
Análisis estadístico	107
RESULTADOS	
Morfología, conducta forrajera	109
Morfología y abundancia de especies	110
Conducta forrajera y uso del microhábitat	114
DISCUSIÓN	
Morfología y conducta forrajera	124
Morfología y abundancia de especies	112
Conducta forrajera y uso del microhábitat	128
CAPÍTULO V. Discusión general y conclusiones	
	133
Bibliografía	139
Apéndice 1. Lista de aves registradas en el volcán Malinche	
Apéndices 2-5. Porcentaje de técnica y sitio forrajero de las	
aves observadas en cada hábitat estudiado	

Resumen

Se hace una descripción ecológica de cuatro comunidades de aves que se encuentran en la ladera norte del volcán Malinche, Tlaxcala. El estudio se realizó durante 1986, 1991 y 1992. Se llevaron a cabo censos en transectos lineales de 300 metros, así como capturas de aves con redes de nailon en cuatro hábitat en un gradiente altitudinal entre 2 520 y 3 260 msnm: 1) cultivos de temporal de maíz-trigo; 2) ecotono; 3) bosque de pino; 4) bosque de pino-aile.

Se determinaron: la distribución de la abundancia de especies en cada hábitat, la diversidad de especies y sus componentes (número de especies y equidad) durante las cuatro estaciones del año, la relación entre la estructura de la comunidad de aves y la estructura de la vegetación. Asimismo, se evaluaron los cambios durante verano e invierno de la amplitud y el traslape del nicho; y se determinaron los distintos gremios en cada comunidad, con base en el recurso alimenticio. También se analizaron la relación de la morfología con la abundancia y la conducta forrajera de las aves, así como la variación temporal del uso del recurso por las especies en las distintas comunidades.

De un total de 81 especies que fueron registradas en el volcán, únicamente se consideraron para su estudio 43 especies censadas, excluyendo las aves rapaces, las golondrinas y aquellas con una abundancia menor de 0.16 ind./10 ha. Por consiguiente, se tomaron en cuenta 24 especies en cultivo, 37 en ecotono, 14 en bosque de pino y 29 en bosque de pino-aile.

En las curvas de abundancia de especies se observó una distribución lognormal exceptuando la del bosque de pino, lo cual puede indicar que este hábitat provee una disponibilidad limitada de recursos, probablemente debido a la deforestación muy marcada que se aprecia claramente en dicho bosque.

Utilizando un análisis de varianza, no se encontró ninguna diferencia entre los tres años y los cuatro hábitat estudiados respecto al número de especies, diversidad y

equidad, sin embargo, el análisis mostró que verano fue la estación con mayor diversidad y equidad de especies.

Se encontró una relación entre la abundancia de especies y la diversidad de especies de plantas, lo cual hace suponer que hábitat con mayor diversidad de plantas pueden ofrecer un mayor nivel de recursos para las aves.

En los cuatro comunidades estudiadas, las especies con nichos estrechos tendieron a no variarlos durante el año; en cambio, las especies más generalistas ampliaron sus nichos durante verano, al parecer la época de mayor abundancia de recursos en el volcán, originando un aumento en el traslape, lo cual puede indicar que bajo estas condiciones las especies son capaces de interactuar con otras. Sin embargo, la presencia de las migratorias durante invierno, acompañada de una disminución de recursos en esa estación, debido a las condiciones climáticas, ocasionó que las especies redujeran su traslape, probablemente haciendo usos de otros recursos.

El número de gremios se correlacionó con el número de especies, de tal manera que el ecotono tuvo más gremios y el bosque de pino un número menor. El número de gremios y de especies que se agremiaron se incrementó conforme disminuyó la densidad de árboles, lo cual puede indicar que en hábitat más homogéneos existen menos oportunidades para la segregación de especies.

De otra parte, los resultados de este trabajo demostraron que las dimensiones del pico, más que las del ala y pata, son importantes para la determinación de los hábitos alimenticios. No se encontró ninguna relación entre peso de la especie y su abundancia.

Las especies residentes utilizaron en mayor proporción granos del suelo en cultivo y ecotono, insectos del suelo en bosque de pino, e insectos del follaje en pino-aile. Durante invierno las aves insectívoras utilizaron los niveles más altos de la vegetación y las granívoras, los más bajos. Lo anterior puede indicar que los hábitos forrajeros de las aves varían de acuerdo a la disponibilidad de recursos, la cual puede estar limitada por el número de estratos de la vegetación y la densidad de plantas.



Abstract

An ecological description of four bird communities that inhabit the north slope of the Malinche volcano, in the state of Tlaxcala, is presented. The study took place during the years of 1986, 1991 and 1992. Census in lineal transects of 300 meters, as well as of bird captures using nylon nets, were conducted in four habitats on an altitude gradient between 2 520 and 3 260 meters above sea level: 1) seasonal farming of corn/wheat; 2) ecotone; 3) pine forest; 4) pine-alder forest.

The following were determined: distribution of species abundance in each habitat, species diversity and its components (number of species and evenness) during the four seasons of the year, and the relationship between the bird community structure and the vegetation structure. Changes in niche breadth and overlap during summer and winter were evaluated, and different guilds were determined in each community based on feeding resource. Analysis was done on the relationship between morphology and the abundance and foraging behavior of the birds, as well as on the temporal variations in resource utilization by the species among different communities.

From a total of 81 species registered on the volcano, only 43 were considered for study, excluding raptors, swallows and those with an abundance of less than 0.16 ind/10 ha. Therefore, 24 farming, 37 ecotone, 14 pine forest and 29 pine-alder forest species were taken into account.

A lognormal distribution was observed on the curve of species abundance in all habitats except the pine forest, which may indicate a limited availability of resources in such a habitat due possibly to the marked deforestation that is observed there.

Using ANOVA, no difference was found in the number of species, diversity and evenness between the three years and the four habitats studied. However the analysis showed that summer was the season with more diversity and evenness of species.

A relationship between abundance of species and plant species diversity was found, which leads us to suppose that a habitat with greater plant diversity can offer a greater level of resources for the birds.

Among the four communities that were studied, the species with narrow niches tended not to alter them during the year; in contrast to more general species that extended their niches during summer—the time of the year with greater supply of resources in the volcano, originating an increase in overlap, which may indicate that species are able to interact with others under these circumstances. However, the presence of migrant species during winter accompanied by a diminution of resources in that season due to weather conditions, species reduced their overlaps, utilizing other resources.

The guild numbers correlated to the species number in such a way that the ecotone had the greatest number of guilds and the pine forest the smallest number. The guild number and the species that formed a guild increased as the tree density diminished, which may indicate that there exists less species segregation in more homogeneous habitats.

On the other hand, the results of this work showed that the bill dimensions, more than that of the wing or leg, are important for the determination of feeding habits. No relationship was found between species weight and abundance.

Resident species foraged mostly for grains in the farming land and ecotone habitat, ground insects in the pine forest, and foliage insects in the pine-alder forest habitat. During winter insectivorous birds used the highest levels of vegetation and granivorous birds the lowest. The preceding may indicate that the foraging habits of birds vary according to the availability of resources, which may be limited by the number of vegetation strata and plant density.

CAPÍTULO I

Introducción general

La ecología de comunidades aborda el análisis de los patrones que caracterizan las interacciones entre el conjunto de especies de un determinado hábitat*, así como la causa-efecto que provocan dichas interacciones. Los ecólogos, que investigan las comunidades, han puesto especial interés en las aves, en razón de que sus hábitos diurnos, a menudo conspicuos, permiten la observación de su conducta y su distribución en el ambiente. Debido a este interés, se ha publicado gran cantidad de información sobre comunidades de aves cuyos resultados contribuyen, en gran medida, a la teoría de la ecología de comunidades (Wiens 1983, Karr 1983).

Concepto de comunidad

Este concepto ha tenido diversas connotaciones. MacArthur (1971), por ejemplo, menciona que una comunidad es cualquier grupo de organismos que viven cerca unos de otros. Por otro lado, Whittaker (1975) considera a la comunidad como la reunión de poblaciones en un ambiente en el que se encuentran interactuando unas con otras, las cuales forman un sistema viviente, con una composición, estructura, relaciones ambientales, desarrollo y función que le son propias. Sin embargo, de un análisis de las distintas definiciones, una característica parece ser coincidente: la coexistencia de especies en el tiempo y en el espacio (Wiens 1989).

* Hábitat es el sitio en donde una especie vive, caracterizado por una especie de planta dominante y ciertas características físicas (Ricklefs 1979). En el presente trabajo dicho término tendrá este significado.

A principios de 1900, surgieron dos concepciones distintas acerca de la ecología de comunidades que han influido sustancialmente en el desarrollo teórico del tema. Clements (1916), considera a las comunidades como agrupamientos discretos de especies integradas estrechamente en su funcionamiento y que tienen propiedades semejantes a las de sus individuos; Gleason (1917, 1926) por su parte, sostiene que las comunidades carecen de organización interna, siendo tan sólo el resultado de la coincidencia de intervalos de especies que responden a condiciones del ambiente de manera independiente. Este último enfoque ha sido fuertemente discutido, sin embargo, parte de las aportaciones de Clements, han influido sobre la concepción de ecosistema (Odum 1969) y continúan jugando un papel importante en el despliegue de esta disciplina (Simberloff 1982).

Entre 1950 y principios de 1960, las investigaciones sobre aves de David Lack primero, y posteriormente las de Robert MacArthur, proporcionaron un gran impulso a la ecología de comunidades animales. Lack (1945a, b; 1946; 1947) enfatizó la importancia de la competencia interespecífica en la estructura de la comunidad debido a sus efectos evolutivos sobre las diferencias, morfológicas y ecológicas de las especies que coexisten; sus hipótesis fueron intuitivas y cualitativas más que matemáticas, y por consiguiente difícilmente probables (Ratcliffe y Boag 1983, Kingsland 1985). Aunque MacArthur (MacArthur 1958, MacArthur y MacArthur 1961) al igual que Lack, destaca las interacciones entre las especies; define patrones de la comunidad que concreta en teorías sencillas que usualmente se acompañan de formulaciones matemáticas, constituyendo esto último una de las grandes contribuciones del autor.

El argumento central de MacArthur considera que los cambios en las poblaciones de una comunidad están determinados por la competencia, que resulta de la limitación de recursos en el tiempo y en el espacio; se produce entonces un proceso de selección natural, que origina la segregación de especies a lo largo de los ejes recurso-utilización (Cody y Diamond 1975). De acuerdo con esta suposición, el hábitat disponible es ocupado en su

totalidad por el número óptimo de especies que permiten las condiciones del recurso; en ese momento la comunidad se satura encontrándose muy cercana al equilibrio (Wiens 1989).

Existen puntos de vista distintos acerca del planteamiento de MacArthur (1958). Ricklefs (1975) y Diamond (1979) observan que la mayoría de los ecólogos consideran a la competencia como una presión, que determina las relaciones entre las especies de una comunidad. Sin embargo, algunos trabajos (e.g. Connell 1975, 1980; Wiens 1977a, b; 1983, Strong et al. 1979) no encuentran evidencia de la competencia, mientras que otros (e.g. Diamond 1978, 1979; Schoener 1982, 1983; Giller 1984) defienden su importancia.

Según Wiens (1989) no se puede ignorar, que las investigaciones de MacArthur y sus colegas (e.g. MacArthur 1958, 1964; MacArthur y MacArthur 1961; MacArthur y Pianka 1966; MacArthur y Wilson 1967) han tenido gran influencia en el desarrollo de la ecología de comunidades de aves. De acuerdo con Wiens (1989), a partir de 1960 se muestra claramente un decremento en los estudios puramente descriptivos, los cuales documentan composición y distribución de especies, y un aumento en aquellos que evalúan la diversidad de especies. Esto se debe según el autor, al modelo de MacArthur, que transformó a la ecología de comunidades, especialmente la de aves: de una disciplina cualitativa y descriptiva a una cuantitativa y estadística.

Por otro lado, las contribuciones de Hutchinson (1957) al concepto de "nicho ecológico" y de Root (1967) al de "gremio", también influyeron considerablemente para que en la mayoría de los estudios sobre comunidades de aves se abordaran estos aspectos, especialmente durante los años setenta.

A partir de los ochenta, diversos autores han considerado que otros factores pueden afectar a las comunidades de aves: el incremento de la depredación de nidos causado por la fragmentación del hábitat (Andren y Angelstan 1988, Böhning-Gaese et al. 1993, Suhonen et al. 1994, Keyser et al. 1997); el parasitismo (Brittingham y Temple 1983, Temple y Carry 1988); el comensalismo o mutualismo (Miller y Nero 1983) y la combinación de dichos factores (Scott et al. 1986, Wunderle y Pollock 1983).



En la última década, la alteración en la configuración de los hábitat, debido a la actividad humana, y su consecuente efecto negativo sobre las especies, ha propiciado que las investigaciones sobre comunidades de aves se centren sobre esta cuestión (e. g. Freemark y Collins 1992, Willson et al. 1994, Hawrot y Niemi 1996, Robinson 1998, Burke y Nol 2000). Estos estudios son de gran importancia, particularmente en nuestro país, ya que se encuentran grandes zonas con hábitat alterado, sobre todo por la deforestación, el pastoreo, la agricultura y el desmedido crecimiento de los asentamientos humanos.

Por lo anterior, existe la necesidad de dirigir el conocimiento de las comunidades de aves, analizando: los factores que determinan el número de especies y su abundancia en un determinado hábitat; la relación entre la estructura de la comunidad y del hábitat; los factores que determinan la similitud ecológica entre las especies de la comunidad. El estudio de estos aspectos, permitirá un examen completo sobre el comportamiento de las especies, necesario de evaluarse para proponer alternativas para su conservación.

Descripción del área de estudio

El presente estudio se realizó en el volcán Malinche o Matlalcueyatl, el cual representa la montaña aislada más significativa del país (Meade 1986). Con una altitud de 4 461 msnm, es la quinta elevación en importancia en la República Mexicana; constituye uno de los volcanes más viejos del eje Neovolcánico o cordillera Neovolcánica, debido a que su formación data de las postrimerías del Mioceno (Yarza de la Torre 1971). El volcán fue decretado Parque Nacional por el presidente Lázaro Cárdenas el 21 de septiembre de 1938, y tiene una extensión de 45 711 ha, de las cuales 33 032 corresponden a Tlaxcala y 12 679 a Puebla (Melo 1977).

Desde el punto de vista geomorfológico, es un cono volcánico perfectamente aislado que ofrece un perfil uniforme con una diadema de rocas y dos picachos secundarios los cuales son llamados La Tetilla y El Xaltonate (Sánchez de Tagle 1978).

En el volcán, según la clasificación de Köppen, modificada por García (1964), se presentan los siguientes climas: por debajo de la cota altitudinal de los 2 800 msnm, C (W₂) (W) (h') ig, donde C es templado húmedo, temperatura media del mes más frío entre -3 °C y 18 °C, y el más caliente mayor que 6.5 °C; (W₂) es el más húmedo de los templados subhúmedos con lluvias en verano; (W) con lluvia invernal menor de 5% de la anual; (h') muy cálido, con temperatura media anual mayor de 22 °C, la del mes más frío mayor de 18 °C; i tiene una oscilación isotermal menor a 5 °C , y g con el mes más caliente del año antes de junio. Por arriba de la cota altitudinal de más de 2 800 msnm, E (T) H W, donde E representa el mes más caliente menor a 6.5 °C; T la temperatura media anual de -2 °C y 5 °C, y entre 0 y 6.5 °C el mes más caliente; H grandes altitudes, y W con lluvias en verano. Los promedios de la temperatura media mensual de cada estación en el periodo que abarcó el presente estudio, se muestran en la Fig.1. Los datos fueron obtenidos de la estación climatológica "Malintzin" del Servicio Meteorológico Nacional, ubicada a los 3 100 msnm en el volcán Malinche.

La precipitación pluvial es de 800 a 1 200 mm anuales. Las condiciones del suelo y subsuelo y las grandes pendientes permiten que el drenaje sea rápido, por lo cual se registra sólo una corriente permanente que se origina en el lado Este del volcán conocida como Río Barranca; existen corrientes temporales, seis de ellas se ubican en la parte Norte y pertenecen a los municipios de Santa Ana Chiautempan y Huamantla de Juárez.

En el volcán Malinche se reconoce la presencia de rocas del Cuaternario, compuestas por leuco-andesitas, minerales típicos con hornblenda y biotita (Weyl 1974), además de rocas con predominio de tobas y cenizas volcánicas pertenecientes al grupo Chuichinautzin, así como aluvión y domos volcánicos (Erffa 1975). Los principales tipos de suelo que predominan en el volcán, según Warner (1976) son: litosoles (en la cima y paredes

de las barrancas); regosoles, lahar endurecido y légano gravoso-arenoso (en los flancos) y fluviosoles (en las faldas).

Las comunidades vegetales que se presentan en el área de estudio están constituidas por cuatro estratos bien determinados: 1) estrato rasante, constituido por plantas con una altura de 0 a 50 cm, cuyas especies predominantes son: *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Geranium potentilliefolium* y *Oxalis alpina*; 2) estrato herbáceo, con especies que tienen hasta 1.5 m de altura entre las que se pueden distinguir numerosas gramíneas amacolladas, de las cuales destacan *Epicampes macroura*, *Muhlenbergia macroura*, *Festuca tolucensis*, *Stipa ichu*; herbáceas como: *Penstemon gentianoides*, *Halenia candida*, y *Lupinus montanus*; 3) estrato arbustivo, formado predominantemente por *Senecio saligmis*, *S. plantanifolius*, *S. cinerarioides*, *Buddleia microphyla*, *B. cordata*, *Oxibolus arbutifolius*, *Salix paradoxa* y *Eryngium monocephalum*; 4) estrato arbóreo, compuesto por dos especies de aile, *Alnus firmifolia* y *A. jorullensis*, así como por dos especies de pino, *Pinus hartwegii* y *P. montezumae*, además de *Abies religiosa* en forma aislada. Los intervalos de floración y fructificación de las especies que conforman los tres últimos estratos mencionados se resumen en el Cuadro 1.

En las faldas del volcán se presentan arbustos que conforman la vegetación secundaria, destacando los géneros: *Juniperus*, *Eupatorium*, *Baccharis*, *Archibaccharis*, *Salvia*, *Stevia*, *Ribes*, y *Agave*. Los cultivos de temporal predominantes en esta zona son básicamente bicultivos de maíz y trigo, de igual manera, se siembran alternadamente algunas leguminosas como haba, chícharo; existen también plantaciones frutales de capulín (*Prunus capuli*) y tejocote (*Crataegus pubescens*).

En el volcán Malinche dicha vegetación secundaria, así como los asentamientos humanos, se han incrementado en los últimos 10 años, a tal grado que se redujo la tercera parte del bosque (Adame de Colombnes 1995). La tala de los árboles ha contribuido en gran medida a la deforestación, encontrándose grandes manchones de vegetación; aunado a lo

anterior, las actividades de ganadería y pastoreo causan una gran perturbación de los hábitat.

El presente trabajo se realizó en la parte Norte del volcán, cuyo acceso es por la carretera San Martín Texmelucan-Apizaco-Huamantla; en el kilómetro 110 de dicha carretera se encuentra la desviación al Parque Nacional Malinche. El poblado más cercano por esta vía es Teacalco ubicado a 8 km del campamento alpino del IMSS llamado "Centro Vacacional Malintzin" (Fig. 2).

Las zonas de estudio que abarcó esta investigación, están cercanas a la vía de acceso mencionada; de las faldas a la cima del volcán, y a lo largo del gradiente altitudinal se observan cuatro hábitat: 1) cultivos de temporal de maíz, trigo, haba y chícharo, de 2 520 a 2 760 msnm; 2) ecotono de 2 760 a 2 800 msnm; 3) bosque de pino de 2 800 a 2 970 msnm; 4) bosque de pino-aile de 2 970 a 3 260 msnm (Fig. 3).

Objetivos generales

El propósito del presente trabajo es realizar la descripción ecológica de cuatro comunidades de aves que se encuentran en un gradiente altitudinal del volcán Malinche en su parte tlaxcalteca, donde se aborda lo siguiente: 1) la distribución de la abundancia de especies en cada comunidad; 2) la diversidad de especies y sus componentes, riqueza de especies y equidad, y sus cambios estacionales, y la relación entre la estructura de la comunidad de aves y la vegetación; 3) la amplitud y el traslape del nicho de las especies, así como los distintos gremios de cada comunidad; 4) la relación de la morfología con la abundancia y conducta forrajera de las especies, y 5) la variación temporal del uso del recurso por las aves en las distintas comunidades.

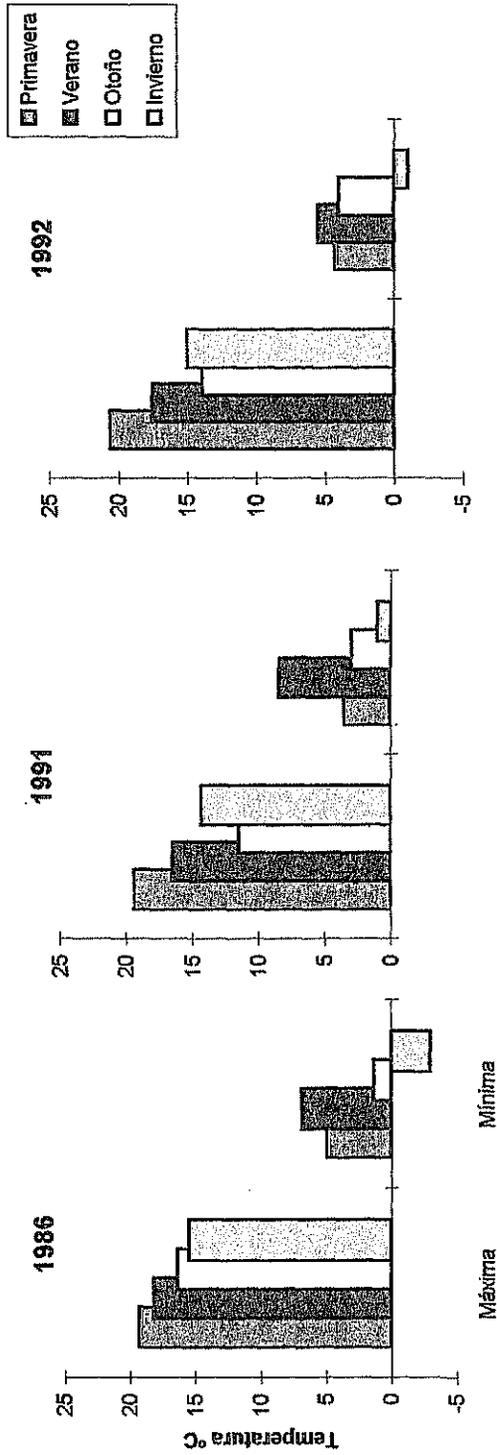


Fig. 1. Promedios de la temperatura media mensual por estaciones del año, en el volcán Malinche durante 1986, 1991 y 1992.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CUADRO 1. Plantas pertenecientes a cada estrato de vegetación, especificando los periodos de floración y fructificación, así como su distribución en cada hábitat estudiado en el volcán Malinche.

Estrato		Floración	Fructificación	Hábitat ^d
Herbáceo ^a	Gramíneas			
	<i>Epicampes macroura</i>	junio - agosto	septiembre - diciembre	C, E, P, P-A
	<i>Mulenbergia macroura</i>	"	"	"
	<i>Festuca tolucensis</i>	"	"	"
	<i>Stipa ichu</i>	"	"	"
	Hierbas			
	<i>Penstemon gentianoides</i>	junio - agosto	septiembre	P, P-A
	<i>Halenia candida</i>	"	"	"
	<i>Lupinus montanus</i>	abril - septiembre	octubre - marzo	"
	Arbustivo ^b	<i>Senecio salignis</i>	diciembre - enero	febrero
<i>Senecio plantanifolius</i>		"	"	C, E, P-A
<i>Senecio cinerarioides</i>		"	"	C, E, P-A
<i>Buddleia microphyla</i>		mayo - septiembre	octubre	C, E, P-A
<i>Buddleia cordata</i>		septiembre - octubre	noviembre	C, E
<i>Oxibolus arbutifolius</i>		julio - septiembre	octubre	C, E, P-A
<i>Salix paradoxa</i>		"	"	"
<i>Eryngium monocephalum</i>		"	"	"
Arbóreo ^c	<i>Alnus firmifolia</i>		agosto - octubre	P-A
	<i>Alnus jorullensis</i>		"	P-A
	<i>Pinus hartewii</i>		"	P, P-A
	<i>Pinus montezumae</i>		"	P, P-A
	<i>Abies religiosa</i>		"	P-A
	Frutales			
	<i>Prunus capuli</i>	abril	mayo - junio	C, E, P
	<i>Crataegus pubescens</i>	agosto - septiembre	octubre - noviembre	"
	Cultivo	julio	agosto - septiembre	C, E

^a 0.5 - 1.5 m

^b 1.5 - 3.0 m

^c > 3.0 m

^d C (cultivo), E (ecotono), P (pino), P-A (pino-aile)

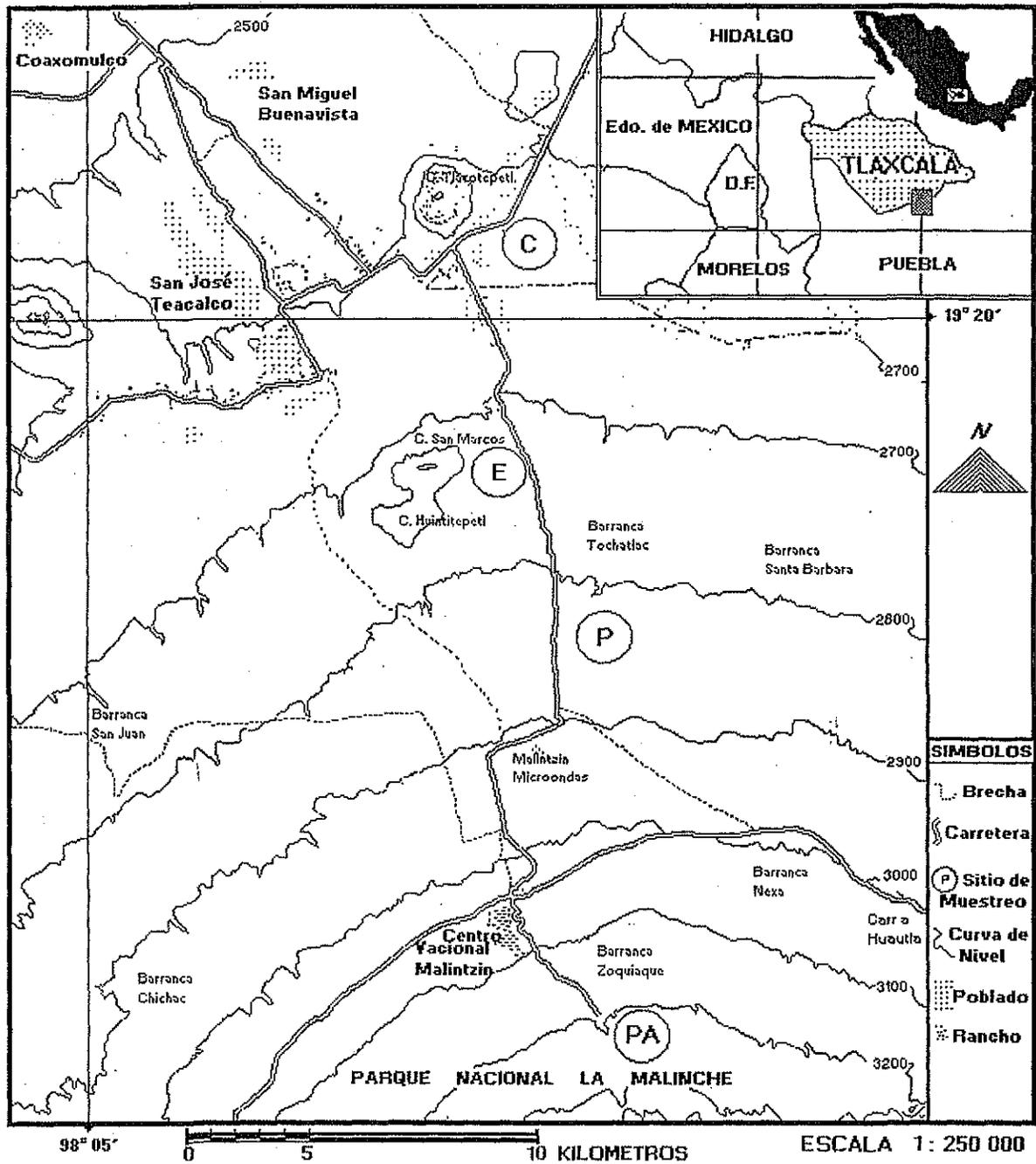


Fig. 2. Mapa de la localidad señalando el área de estudio. C (cultivo); E (ecotono); P (pino); PA (pino- aile). En el margen superior derecho se indica la ubicación del volcán Malinche en el estado de Tlaxcala.

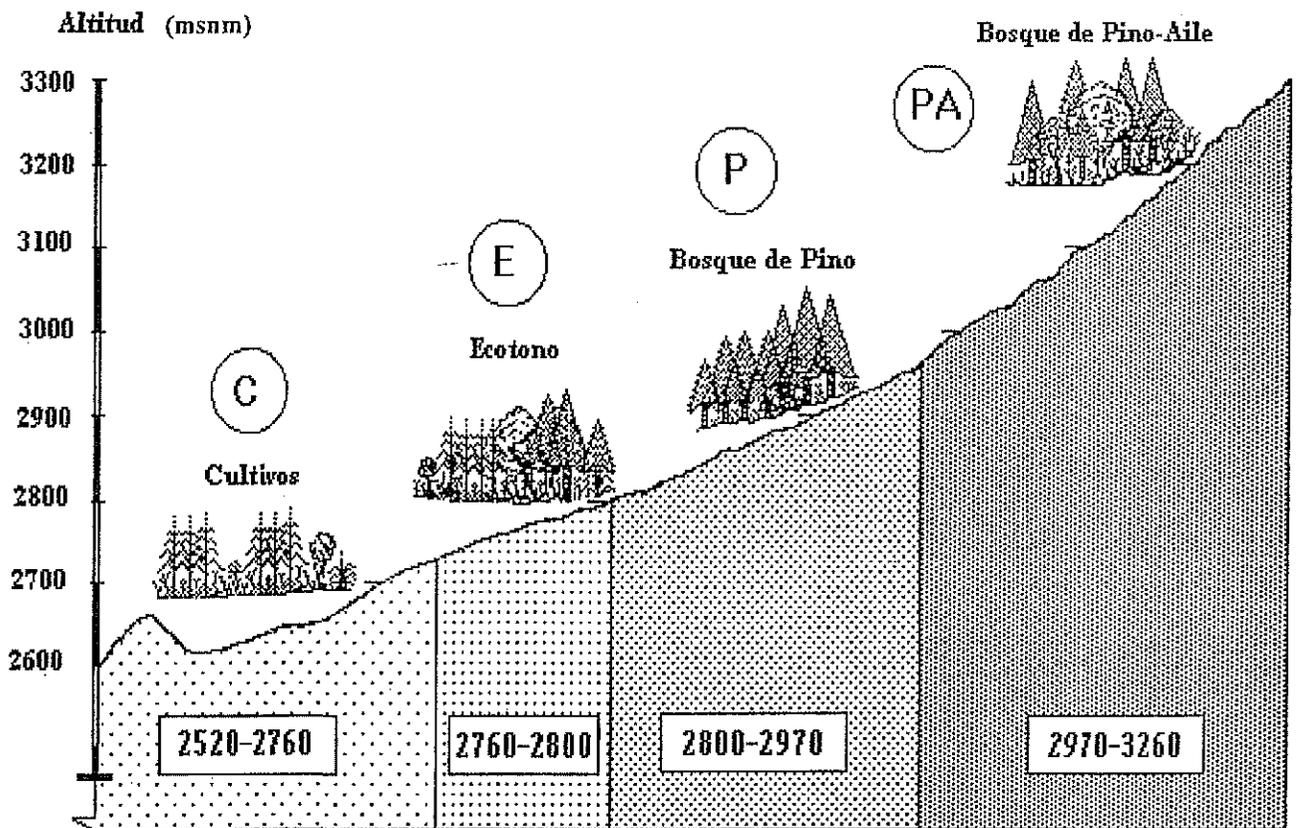


Fig. 3. Transecto altitudinal indicando los cuatro hábitat estudiados en el volcán Malinche. En cada hábitat se indica la altura sobre el nivel del mar.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Desarrollo del estudio

El estudio de las comunidades de aves de cultivo, ecotono, pino y pino-aile en el volcán Malinche se realizó en 1986, 1991 y 1992. Durante los tres años se llevaron a cabo observaciones y capturas de aves en cada estación (excepto en primavera en 1991), y en los cuatro hábitat mencionados (excepto en pino en 1986). Las capturas se realizaron con redes de nailon (ocho en promedio) colocadas en distintos sitios con respecto a los destinados para las observaciones. Las pieles de los ejemplares colectados fueron procesadas en taxidermia y depositadas en el Museo Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Durante los tres años se evaluaron los parámetros de la estructura de cada comunidad desarrollados en el Capítulo II: riqueza, diversidad y equidad de especies; en 1991 se estimó la abundancia de cada especie, y se estudió la vegetación en los cuatro hábitat considerados, en verano e invierno.

Asimismo, durante verano e invierno de 1991 se registró la conducta forrajera de cada especie en las cuatro comunidades. Con estos datos se realizaron análisis de nichos y gremios abordados en el Capítulo III, y se observó la variación temporal del uso del recurso por las aves estudiado en el Capítulo IV. En este último, con los datos merísticos obtenidos de los ejemplares capturados, se exploró la relación entre la morfología con la abundancia y la conducta forrajera de las aves.

Para el análisis estadístico de los datos del presente trabajo, se utilizó el paquete "Statistica" versión 4.1 para Windows.

CAPÍTULO II

Abundancia y diversidad de especies

INTRODUCCIÓN

Abundancia de especies

El número de especies en una comunidad se conoce como riqueza de especies; ésta varía de acuerdo al tipo de hábitat. Asimismo, se ha demostrado una amplia relación entre el número de especies y la dimensión del área que las contiene, especialmente en los hábitat aislados (Preston 1960, MacArthur y Wilson 1967, Cody 1983b, Ambuel y Temple 1983, Blake y Karr 1987, Kangas 1987).

Sin embargo, comunidades con un número similar de especies pueden diferir en el número de individuos de cada especie, es decir, en la abundancia de las especies. De tal manera que se pueden encontrar comunidades con escasas especies comunes, las cuales contienen un gran número de individuos o numerosas especies raras con pocos individuos. Otras pueden no presentar especies comunes o raras, pero sí varias de abundancia intermedia.

La abundancia, por tanto, constituye una forma de estimar la importancia relativa de las distintas especies de una comunidad (Pianka 1982). Esta importancia relativa se describe mediante una curva de distribución de abundancia, llamada también curva de importancia, que incluso puede mostrar diferencias en comunidades locales.

Røϕv (1975) por ejemplo, evaluó la abundancia de passeriformes de cuatro tipos de bosques a lo largo de un gradiente en Noruega, donde encontró gran similitud en sus

curvas que resultaban de ordenar las abundancias de las especies en forma decreciente sobre una escala logarítmica.

La distribución de la abundancia de las comunidades de aves está determinada por factores bióticos –estructura de la vegetación y recursos alimenticios– y abióticos –clima y precipitación– (Wiens 1989). La interacción de estos factores origina una distribución lognormal (May 1975), la cual se observa en comunidades con pocas especies, ya sean comunes o raras, y en aquellas con numerosas especies de moderada abundancia (Preston 1948, 1962). De acuerdo con Beedy (1981), este patrón se produce debido a la disponibilidad de alimento que ofrecen ciertos hábitat, y por consiguiente mayores posibilidades para subdividirlos.

Ugland y Gray (1982) consideran que la distribución lognormal no se observa en comunidades que ocupan hábitat perturbados, ésta puede alterarse, y como consecuencia la *curva de abundancia no se ajusta a este modelo. Por tanto, es de esperarse que si existe una alteración en el hábitat, como la inducida por una tala desmedida o incendios forestales, una curva de abundancia que no presente la distribución lognormal, indicará un desequilibrio en la comunidad de aves.*

Asimismo, si la abundancia de especies en una comunidad puede estar influenciada por la fragmentación del hábitat (Keller y Anderson 1992, Willson et al. 1994, Knick y Rotenberry 1995), ocasionada por la alteración de amplias zonas debido a la actividad humana –agricultura, desarrollo urbano y deforestación– (Witcomb et al. 1981, Whitney y Somerlot 1985, Thiollay 1992), entonces en estos hábitat perturbados, dicha abundancia se verá empobrecida por la pérdida de recursos (Temple y Carry 1988).

La diferencia en la distribución de la vegetación (heterogeneidad del hábitat), es otro factor que puede estar relacionado con la composición y abundancia de especies de aves. Swift et al. (1984) observaron un incremento de especies y abundancia en relación con el incremento de arbustos, discutiendo que la adición de este estrato de la vegetación incrementa la heterogeneidad en los bosques; Nosedal (1984), comparó diversos bosques

templados del Valle de México, reportó mayor abundancia de aves en los bosques de hoja ancha (pino-aile) con respecto a los de coníferas (pino). Si la distribución y disponibilidad de los recursos están íntimamente ligados a dicha característica del hábitat, los bosques más heterogéneos tendrán mayor número y abundancia de especies. No obstante, Martin (1980) concluye que el área es más importante para determinar el número de especies y la abundancia de una comunidad de aves que la estructura de la vegetación de los hábitat.

Por otro lado, tanto la composición y abundancia de especies pueden variar estacionalmente (Rice et al. 1980, Hutto 1981, Morrison et al. 1985). Algunas son residentes permanentes, otras ocupan el área sólo en invierno y otras en verano. Aunque el número de especies residentes es siempre mayor al de las migratorias, es posible que la abundancia de las últimas durante el invierno sea mucho más alta, a pesar del decline importante que en los últimos años se ha reportado (Maurer y Heywood 1993), debido a la presencia de bandadas que facilitan su detectabilidad (Morrison et al. 1986). No obstante, las especies residentes a lo largo de un año, es posible que sean mas abundantes en periodos de abundancia y disponibilidad de recursos, los cuales pueden estar limitados por condiciones climáticas severas (Hejl et al. 1988).

Diversidad de especies

Se han realizado diversos estudios para evaluar los patrones que se observan en la estructura de las comunidades de aves, tomando en cuenta el número de especies y su abundancia. La mayoría de estas contribuciones se han llevado a cabo a partir de evaluaciones de la diversidad de especies (Wiens 1989). El término de diversidad puede referirse, de una manera general, a un atributo de significado biológico de la comunidad, el cual se intenta medir por medio de un índice que incorpora riqueza y abundancia de especies.

De acuerdo con Hill (1973), otro aspecto importante en la evaluación de la estructura de comunidades es la distribución de la abundancia entre las especies (Lloyd y Ghelardi 1964), conocida como equidad (evenness o equitability). Esta medida (J'), representa el ratio de la diversidad observada y la diversidad máxima posible de una comunidad (Pielou 1966).

La riqueza, la abundancia relativa de especies y la equidad, han sido ampliamente analizadas como componentes de la diversidad por muchos autores, discutiendo su importancia. Tramer (1969), argumenta que los cambios en la diversidad están estrechamente relacionados con la variación en la riqueza de especies, durante épocas de menor variación de recursos; pero en periodos no reproductivos, cuando varía el nivel de recursos, la diversidad muestra relación con la abundancia. No obstante, de acuerdo con Zimmerman (1992) la abundancia puede decrecer en épocas adversas, sin afectar la diversidad. Tramer (1969), también observó que la equidad puede variar de acuerdo a la estación, de tal manera que en invierno o durante la migración, los valores de J' pueden ser bajos con respecto a la época reproductora, debido a la falta de conducta territorial.

Por otro lado, Kricher (1972), evaluó los efectos de la riqueza de especies y equidad con relación al índice de diversidad, encontrando que ambos varían según el tipo de hábitat y estación, y concluye que ambos componentes son importantes para describir la diversidad de especies.

Los cambios estacionales en la estructura de la comunidad de aves también han sido observados por Rotenberry et al. (1979), quienes afirman que en invierno la diversidad muestra relación con la equidad pero no con la riqueza de especies, y que en primavera sucede lo contrario; además señalan que durante esta estación las especies se organizan de acuerdo a los recursos disponibles, lo que resulta de la competencia interespecífica, mientras que en invierno las condiciones climáticas determinan esta organización.

Asimismo, Järvinen (1979) discute que tanto la diversidad como la equidad varían más en comunidades de menor estabilidad, entendida ésta como la "persistencia año con

año de la estructura de la comunidad", donde las condiciones ambientales son más severas, y concluye que una baja diversidad no es necesariamente la causa de la inestabilidad de las comunidades. Esto último coincide con los resultados encontrados anteriormente por James y Rathbun (1981) quienes observaron gran diversidad en verano y muy reducida equidad en invierno, debido a la presencia de grandes parvadas invernales.

Por el contrario, Austin y Tomoff (1978) y Alatalo y Alatalo (1980) no encuentran cambios estacionales en la equidad; estos últimos observaron una gran dominancia de especies que formaban parvadas durante el invierno, originando una baja equidad. De esta manera concluyen que los mecanismos de variación de la equidad están relacionados con la dinámica de poblaciones, es decir, a la estabilidad o no de las especies en la comunidad. Por otro lado, Avery y van Riper (1989) consideran que los cambios estacionales en la estructura de las comunidades de aves están relacionados con la variación en la disponibilidad de los recursos en cada hábitat.

Si la diversidad de especies tiene relación con factores tales como el clima, disponibilidad y abundancia de recursos, configuración del hábitat, —ya que estos factores están ligados a la dinámica de las poblaciones—, la diversidad mostrará cambios espaciales y temporales. De igual forma, sus componentes principales, número de especies y equidad, se verán modificados. Es así que el cambio en la diversidad estará relacionado con la riqueza de especies en época de abundancia y disponibilidad de recursos, mientras que en invierno se espera observar un decremento de la equidad debido a la presencia de especies migratorias.



Estructura de la comunidad de aves y de la vegetación

Las relaciones entre la estructura y composición de la vegetación con la estructura de la comunidad de aves, han sido ampliamente estudiadas para explicar cómo las características de la vegetación influyen sobre la organización de las aves.

MacArthur y MacArthur (1961) evaluaron la relación entre la diversidad de especies de aves, DEA (Bird Species Diversity, BSD) y la diversidad de la vegetación, utilizando dos medidas que los autores llamaron Diversidad a la Altura del Follaje, DAF (Foliage Height Diversity, FHD) y Diversidad de Especies de Plantas, DEP (Plant Species Diversity, PSD) en una variedad de hábitat en Norte América. El estudio mostró una amplia relación entre la diversidad de especies de aves y la diversidad a la altura del follaje y ninguna entre la diversidad de especies de aves y la de especies de plantas. Los autores concluyen que la diversidad de especies de aves puede predecirse en términos de la diversidad a la altura del follaje, tomando en cuenta la proporción de la cobertura del follaje de los estratos considerado, mientras que la diversidad de especies de plantas, de no ser por la influencia del perfil del follaje, no juega ningún papel importante al respecto.

Posteriormente MacArthur (1964) comprobó que el número de estratos de la vegetación es suficiente para dar cuenta de la diversidad de especies, pero precisó que esto ocurre únicamente en hábitat homogéneos; en aquellos lugares con manchones de vegetación densos y esparcidos no se observa esta relación. De igual manera, MacArthur et al. (1966) en Centro América, Recher (1969), en bosques australianos, y Cody (1968) en Chile obtuvieron resultados similares.

Aunque los resultados de Orians (1969) concuerdan con los de las investigaciones mencionadas, este autor concluyó que la fina subdivisión de los estratos de la vegetación no es el único, ni quizá el factor más importante del incremento del número de especies en los hábitats tropicales, sino el gran intervalo de recursos que éstos proveen.

Diversos autores han subdividido de manera distinta a la vegetación y evaluado esta relación considerando diferente número de estratos (e.g. Karr 1968, Røv 1975, Lovejoy 1975, Terborgh 1977, Beedy 1981, Siegfried y Crowe 1983, Erdelen 1984). No obstante, sólo algunos de ellos encontraron correspondencia entre diversidad de especies de aves y diversidad a la altura del follaje (e. g. Karr 1968, Røv 1975,). Sin embargo, Willson (1974) observó, en diversos bosques con similares valores de la diversidad a la altura del follaje una variación de diversidad de especies de aves, concluyendo que es importante explorar otros factores que pudieran relacionarse con lo estructura de las comunidades de aves.

Otros investigadores no encontraron tales relaciones, pero observaron que otras variables de la vegetación resultaron ser indicadores importantes de la diversidad de especies de aves, por ejemplo: la diversidad de especies de plantas (Lovejoy 1975); la diversidad de cobertura fisonómica, cobertura relativa de las formas de plantas (Tomoff 1974); la heterogeneidad espacial de la vegetación, irregular distribución de las plantas (Roth 1976, Finch 1989). Asimismo, Rotenberry (1985), y Estades (1997) determinaron que la composición florística, más que la estructura de la vegetación, está relacionada con la comunidad de aves.

Erdelen (1984), por su parte, observó que parámetros más simples como número de especies de plantas y de estratos, son más útiles que los índices de diversidad, y encontró que una medida de diversidad de estratificación, horizontal y vertical, es el mejor indicador de la diversidad de especies de aves. Posteriormente, Vermer y Larson (1989) en bosques de coníferas encontraron una relación significativa entre riqueza de especies de aves y el volumen del follaje de árboles y arbustos. Asimismo, Mills et al. (1991) demostraron que el volumen total de la vegetación tuvo una relación muy marcada con la densidad de aves.

Algunos investigadores sugieren que los recursos alimenticios tienen poca importancia en la distribución de las aves (e.g. Karr 1976, Terborgh 1980), sobre todo en regiones templadas, debido a que la mayoría de los passeriformes que habitan en estas áreas son básicamente insectívoros. Sin embargo, Swift et al. (1984) encontraron que

algunos de los parámetros de la comunidad de aves, como número y abundancia de especies tienen una relación significativa con componentes de la estructura de la vegetación y la humedad. Por su parte, Robinson y Holmes (1984) afirmaron que la relación entre la estructura de la vegetación y el recurso alimenticio, es probable que sea el factor de mayor peso en la organización de las aves.

Recientemente se ha demostrado que la densidad de la vegetación está relacionada con la abundancia y diversidad de especies de aves, debido a que los hábitat densos proporcionan mayor densidad de recursos alimenticios, pero sobre todo de sitios para anidar (Steele 1993, Willson y Comet 1996) y mejor protección depredatoria (Knoff y Sedgwick 1992, Kelly 1993). Entonces, se puede esperar que si existe esta relación, los hábitat que presenten mayor heterogeneidad (complejidad estructural de la vegetación), los cuales presentan una variedad de recursos y de oportunidades para nidificar tendrán mayor diversidad de aves, entonces la estructura de la vegetación pudiera ser indicador de la estructura de la comunidad de aves.

Objetivos

El objetivo general del presente capítulo es determinar los parámetros de la estructura de la comunidad de aves (riqueza, abundancia, diversidad y equidad de especies) en los cuatro hábitat estudiados en el volcán Malinche: cultivo, ecotono, bosque de pino y bosque de pino-aile; buscando establecer diferencias en las cuatro comunidades a lo largo del transecto altitudinal durante las estaciones del año. Los aspectos que se analizarán son:

- a) El patrón de distribución de abundancia.
- b) La variación estacional en la composición y abundancia de especies en cada hábitat.

- c) La relación entre riqueza, diversidad y equidad de especies, así como su variaciones estacionales a lo largo del transecto.
- d) La relación entre riqueza, abundancia y diversidad de especies de aves con las variables de la vegetación.

MÉTODOS

Censo de aves

El censo de las aves se llevó a cabo mediante el método de transecto lineal (Kendeigh 1944, Colin y Burgess 1992). En cultivo, ecotono, pino y pino-aile se trazaron 10 transectos de 300 metros uno después de otro, espaciados entre sí por 50 m, los cuáles fueron recorridos de 7.00 a 10.00 horas con condiciones climáticas buenas. En el recorrido se registraron las aves detectadas (vistas o escuchadas) a una distancia máxima de 25 m en cada lado del transecto. El área total de muestreo por hábitat fue de 15 ha.

En los tres años de estudio se realizaron 400 censos. En 1986 se llevaron a cabo 120 (10 en cada estación: en cultivo, ecotono y pino-aile). En 1991, el total de censos fue de 160 (10 por estación en cada uno de los cuatro hábitat). En 1992 no fue posible censar en primavera, por lo que se realizaron 120 censos (10 en cada una de las tres estaciones restantes, en los cuatro hábitat). Los meses que abarcaron las distintas estaciones fueron: primavera (abril-mayo), verano (julio-agosto), otoño (octubre-noviembre) e invierno (enero-febrero).

Para analizar la composición específica a lo largo del transecto altitudinal y su variación estacional, se consideró el periodo de residencia de cada especie en el volcán Malinche, asignándole una de las tres categorías: residente (R), es la especie que se

encuentra durante todo el año; migratoria de verano (MV), que se distribuye únicamente en verano; migratoria de invierno (MI), la cual se encuentra en invierno, pudiéndose observar en un intervalo de tiempo que no incluye el verano.

La abundancia de especies de cada comunidad, se determinó con los datos de 1991, por ser este el único año en el cual se censaron los cuatro hábitat durante las cuatro estaciones. Debido a que la distancia lateral de detección de las aves es difícil de precisar con exactitud, especialmente cuando son registradas por su canto (Scott et al. 1981, Blake 1992); y sin ese dato exacto, la estimación de la abundancia mediante algún índice puede no ser adecuado (Wilson y Bart 1985), dicha abundancia se evaluó, por hábitat y estación, tomando en cuenta el número de individuos registrados en todos los transectos, extrapoliándolo a unidad de área (hectárea).

Con la finalidad de observar el comportamiento de las curvas de abundancia en cada comunidad, el promedio de la abundancia de cada especie se ordenó en forma decreciente, en una escala logarítmica.

Índices de evaluación de la comunidad de aves

Para comparar las distintas comunidades de aves usando la similitud de la abundancia de especies entre dos hábitat, se utilizó el porcentaje de similitud propuesto por Bray y Curtis (1957), $PS = [\sum (2 \cdot W_i) / (A + B)] \times 100$, donde W_i es la abundancia más baja de la especie i que ocurre en ambos hábitat, A es el total de individuos en el hábitat A, y B es el total de individuos del hábitat B.

La diversidad de especies de aves (DEA) se evaluó utilizando el índice de Shannon (1948), $H' = - \sum p_i \ln p_i$, donde p_i es la proporción de individuos de la especie i (n_i) del total de individuos de todas las especies (N) y \ln es el logaritmo de base 2.3026. Adicionalmente,

para hacer una comparación de los dos índices más utilizados, se calculó la DEA mediante el índice de Simpson (1949), $D_s = 1 - l$, donde $l = n_i(n_i - 1) / N(N - 1)$.

Asimismo, se calculó la equidad usando la fórmula $J' = H' / H'_{\max}$ (Pielou 1966), donde $H'_{\max} = \ln S$, siendo S el número total de especies y asumiendo que todas sean igualmente abundantes.

Medidas de la estructura de la vegetación

Durante 1991, en el área seleccionada para el censo de aves, se escogieron al azar seis cuadrantes de 25 X 25 m en cada hábitat. Se tomaron en cuenta cuatro estratos de la vegetación bien diferenciados: rasante (< 0.5 m); herbáceo, compuesto por gramíneas y hierbas (de 0.5 a 1.0 m del nivel del suelo); arbustivo (1.0 - 3.0 m); y arbóreo (> 3.0 m) (Fig. 4). En cada cuadrante se contó el número de plantas pertenecientes a cada estrato y se evaluó el área basal. Esta última se calculó en las gramíneas y arbustos, midiendo el diámetro del tronco o macollo tomado al nivel del suelo, y en los árboles el diámetro del tronco a 1.5 m del suelo (Chesneau 1982).

El perfil de vegetación por hábitat, se describió en 20 puntos, escogidos al azar, por cuadrante. En cada punto se registró la presencia o ausencia de los estratos considerados (Ambuel y Temple 1983), y tomando en cuenta la totalidad de los puntos, se evaluó la frecuencia de aparición de los estratos (Cuadro 2, Fig. 5).

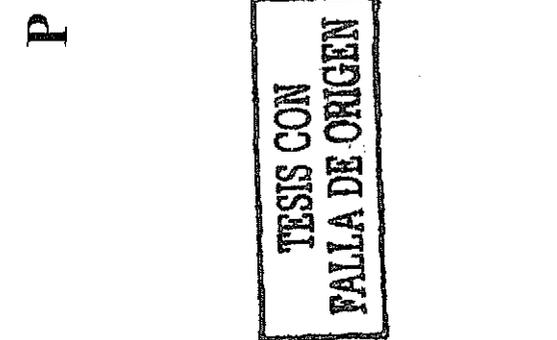
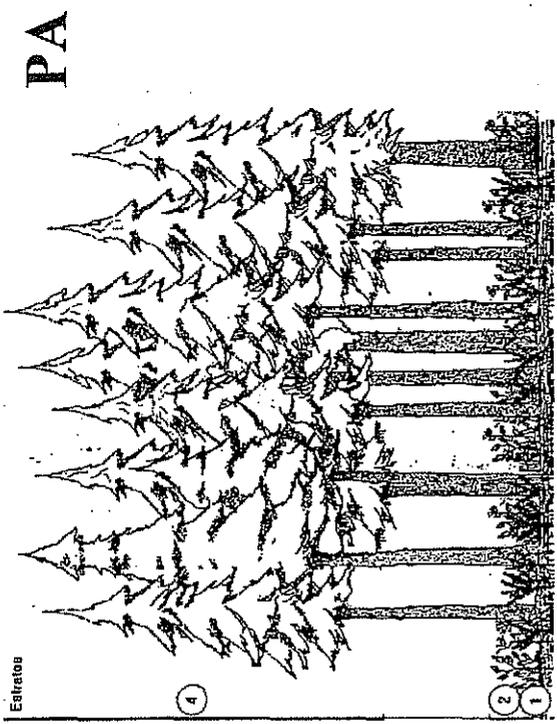
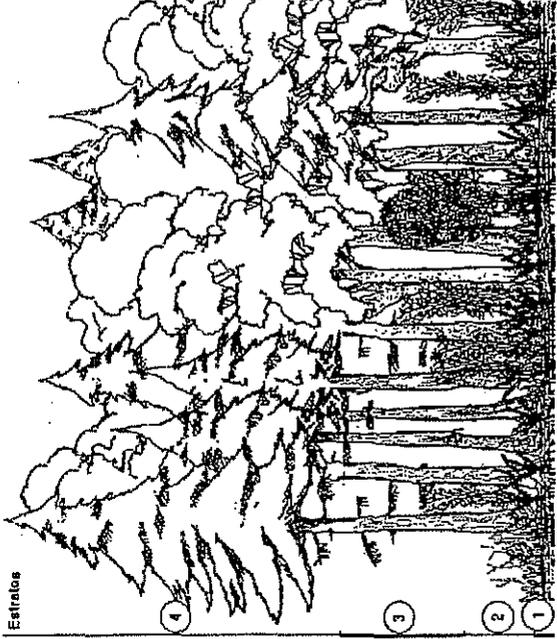
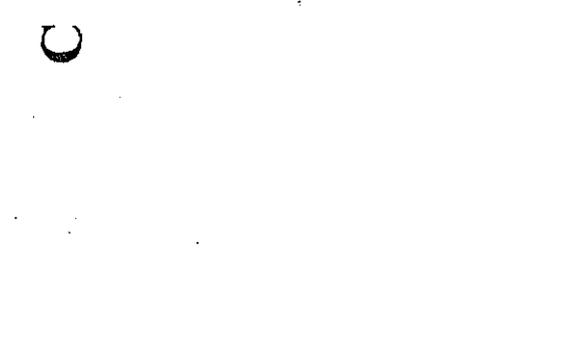
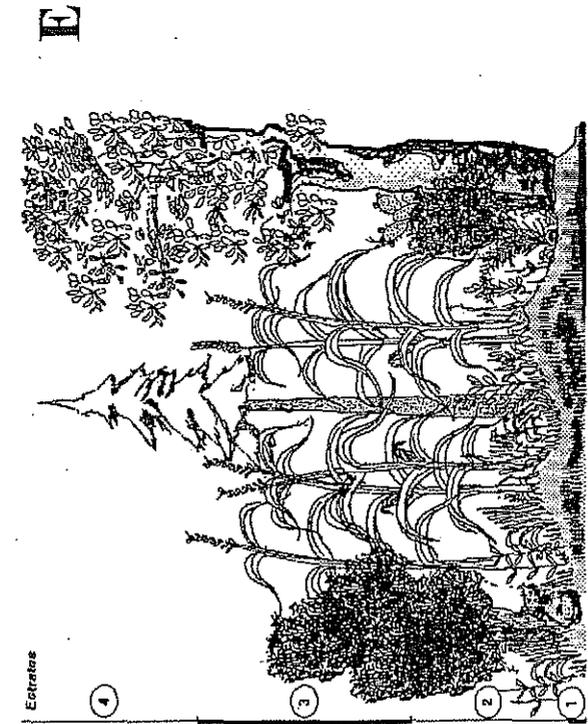
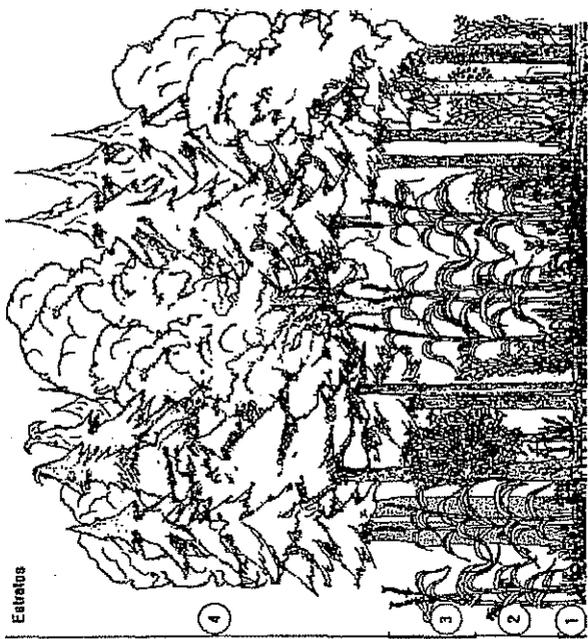
Descripción de la estructura de la vegetación

Para cada hábitat se definieron las variables siguientes: 1) diversidad a la altura del follaje (DAF), considerando la cobertura basal evaluada a partir del área basal de las plantas

pertenecientes a cada estrato (Brower y Zar 1985) y aplicando el índice de Shannon ($H' = -\sum p_i \ln p_i$), donde p_i es la proporción del área basal del estrato i del total del área basal de todos los estratos; 2) diversidad de especies de plantas (DEP), contando el número de individuos perteneciente a cada tipo de planta (gramínea, hierba, arbusto y árbol) y aplicando H' , donde p_i es la proporción de individuos del tipo de planta i del total de individuos de todas las plantas; 3) total del área basal (cm/ha), de los tres últimos estratos (herbáceo, arbustivo y arbóreo) en su conjunto; 4) densidad de gramíneas; 5) densidad de hierbas; 6) densidad de arbustos; 7) densidad de árboles. Las cuatro últimas variables fueron evaluadas en número de individuos por hectárea.

Análisis estadístico

Para analizar la relación que existe entre riqueza, diversidad (utilizando D_s y H') y equidad, se realizó un análisis de correlación lineal simple con todos los valores de dichos parámetros, obtenidos de la totalidad de los censos de los tres años estudiados. Con los mismos datos se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) para determinar las diferencias significativas entre años, hábitat y estaciones. Previo al ANOVA se probó la normalidad de los datos mediante una prueba de χ^2 y gráficas en papel probabilidad. Con los datos obtenidos en 1991, se aplicó un análisis de correlación entre los valores promedios de abundancia, riqueza y diversidad de especies con las variables de la vegetación. El nivel de significancia empleado fue de $P < 0.05$.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Fig. 4. Los cuatro hábitat estudiados en el volcán Malinche. C (cultivo); E (ecotono); P (pino); PA (pino-aile). Se muestran los cuatro estratos considerados: 1 (rasante); 2 (herbáceo); 3 (arbustivo); 4 (arbóreo).

CUADRO 2. Frecuencia de aparición de los tres estratos de la vegetación en cada hábitat estudiado en el volcán Malinche. En cada hábitat: $n = 120$.

Hábitat	Herbáceo ^a	Arbustivo ^b	Arbóreo ^c
Cultivo	100	45	10
Ecotono	100	40	35
Pino	100	5	95
Pino-aile	100	56	65

^a 0.5 - 1.0 m

^b 1.0 - 3.0 m

^c > 3.0 m

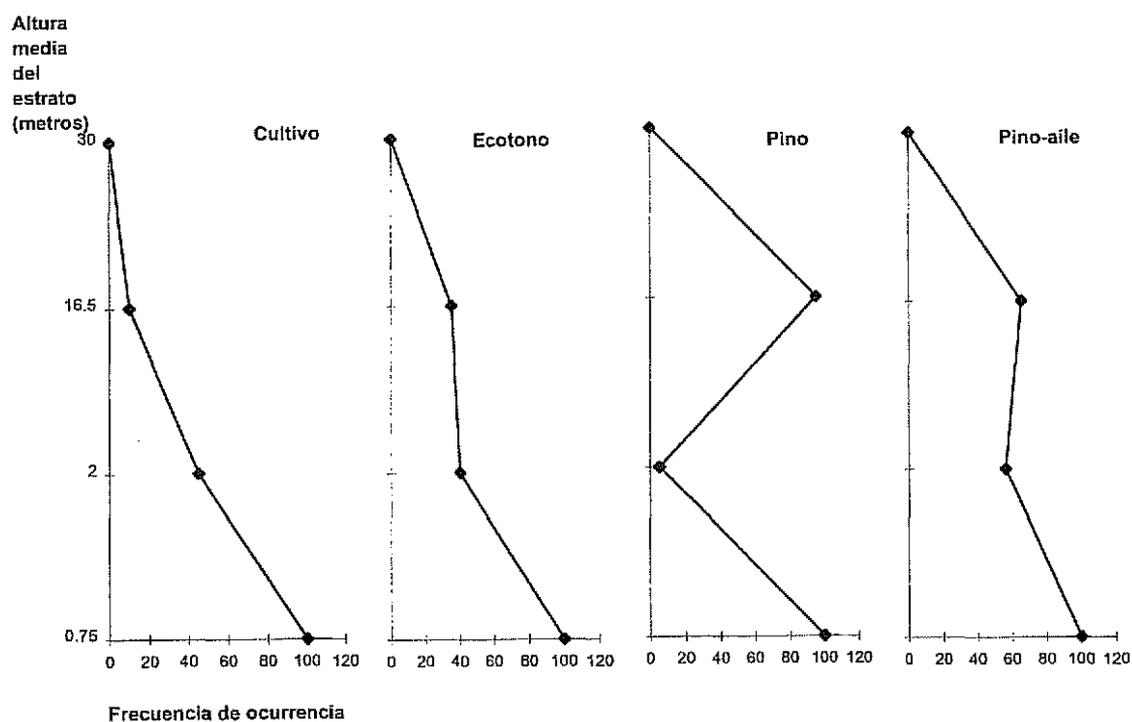


Fig. 5. Perfil de vegetación de cultivo, ecotono, pino y pino-aile en el volcán Malinche, tomando en cuenta la frecuencia de ocurrencia de tres estratos: herbáceo (0.5 - 1.0 m), arbustivo (1.0 - 3.0 m) y arbóreo (3.0 - > 3.0 m).

RESULTADOS

Composición específica y residencia

De 81 especies de aves registradas en total, mediante observaciones y colectas (Apéndice 1), únicamente fueron tomadas en cuenta en el presente estudio 43 especies censadas, ya que se excluyeron a las rapaces, golondrinas y aquellas que tuvieron una abundancia promedio < 0.16 ind./10 ha por estación del año. Por consiguiente, se consideraron: una galliforme, dos columbiformes, cuatro apodiformes, dos piciformes, 34 passeriformes (Cuadro 3). Las especies censadas que registraron una abundancia menor que la mencionada fueron 14 (véase Apéndice 1).

De las 43 especies consideradas, 24 especies se encontraron en cultivo (16 residentes, dos migratorias de verano y seis de invierno), 37 en ecotono (27 residentes, tres migratorias de verano y siete de invierno), 14 en pino (10 residentes, una migratoria de verano y tres de invierno) y 29 en pino-aile (20 residentes, cuatro migratorias de verano y cinco de invierno) (Fig. 6).

Abundancia de especies

Las curvas de distribución de abundancia sobre una escala logarítmica, ajustadas a ojo, mostraron una distribución lognormal en cultivo, ecotono y pino-aile, sin embargo, en pino dicho patrón no se presentó claramente (Fig. 7). Un comportamiento similar se observó cuando se realizó una gráfica que representó la distribución de la abundancia de cada hábitat en una escala geométrica (Fig. 8).

El ecotono fue el hábitat con mayor abundancia total en verano (57.18 ind./10 ha), pero el cultivo mostró la abundancia más alta durante invierno (75.51 ind./10 ha). En este último hábitat se registró abundancia más baja en verano (28.12 ind./10 ha), y en pino la más baja en invierno (28.49 ind./10 ha) (Fig. 6).

Se observó mayor abundancia de especies residentes en ecotono durante verano (47.56 ind./10 ha) y valores muy semejantes en pino y pino-aile (33.56 y 33.94 ind./10 ha). Por otro lado, se advirtió un decremento del total de la abundancia de especies residentes durante invierno en cultivo, ecotono y pino (Fig. 6), no obstante, en pino-aile se observó una abundancia mayor de estas especies en dicha estación (42.91 ind./10 ha) debido al incremento en las poblaciones de: *Psaltriparus minimus*, *Turdus migratorius*, *Peucedramus taeniatus* y *Junco phaeonotus* (Fig.10). En cultivo se registró la mayor abundancia de especies migratorias de invierno debido a la presencia de grandes parvadas de *Spizella passerina* y *Melospiza lincolnii* (Fig. 9).

Tomando en cuenta la proporción en abundancia de especies residentes y migratorias en los cuatro hábitat, se observó un decremento en el porcentaje de abundancia de migratorias de invierno a lo largo del transecto, del cultivo hacia los bosques; y una variación del porcentaje de migratorias de verano, siendo mayor en pino-aile y menor en cultivo y pino (Fig. 11).

El índice de similitud entre comunidades (PS), tomando en cuenta la abundancia de especies, mostró que el cultivo tiene poca similitud con los bosques: con pino (3.5 % en verano y 6.4 % en invierno), con pino-aile (14.8 % en verano y 16.5 % en invierno). Las similitudes estacionales entre hábitat no fueron altas, representando entre 40 y 50 % de similitud (Cuadro 4).

CUADRO 3. Lista de especies de aves del volcán Malinche consideradas en este trabajo y su abundancia (ind./10 ha). La estimación se realizó con los datos obtenidos en 1991. El nombre científico y la secuencia taxonómica se presentan de acuerdo a la Unión de Ornitólogos Americanos (AOU 1998).

Especie	Cultivo			Ecotono			Pino			Pino-Aile		
	Verano	Invierno	Anual	Verano	Invierno	Anual	Verano	Invierno	Anual	Verano	Invierno	Anual
	CZ	0.33	0.16	0.24	1.00	0.16	0.58					
ZM	0.16	0.83	0.49	0.16	0.33	0.24						
CI	1.16	0.66	0.41	0.66	0.16	0.41						
CT				7.30		3.65	4.50		2.25	8.60		4.30
EF										0.50		0.25
ST	1.83		0.95	2.16		1.08				3.00		1.50
SR	0.16		0.08	1.16		0.58				2.00		1.00
PS				0.33	0.16	0.24				0.50	0.33	0.41
CU	0.16	0.50	0.33	0.33	0.50	0.41	1.50	1.00	1.25	0.16	0.33	0.24
CC	0.50	0.16	0.33	0.50	0.33	0.41				0.66	0.16	0.41
ES	1.00	1.00	1.00	0.33	0.33	0.33	1.50	0.33	0.91	1.00	0.33	0.66
AC	1.83	2.66	2.24	4.16	5.00	4.58						
PC				0.50	1.33	0.91				0.66	0.66	0.66
PM	2.0	4.33	3.16	2.00	0.66	1.33				4.50	12.00	8.25
SC				0.33	0.16	0.91				0.66	0.66	0.66
CA				0.33	0.33	0.33	2.00	5.50	3.75	1.83	3.33	2.58
TB	2.83	2.00	2.41	1.33	1.83	1.58						
TA				1.16	0.33	0.74	2.00	1.00	1.50	2.00	3.60	2.80
RC					4.80	2.40					7.30	3.65
SM		5.30	2.65	3.33	0.50	1.91				0.33	0.66	0.49
CG							0.66	0.33	0.49	1.00	0.33	0.66
TM				8.20	0.33	4.26				0.66	2.46	1.56
TC	1.55	2.61	1.85	1.33	0.66	0.99						
LL	1.66	0.50	1.08	0.33	0.16	0.24						
VC					0.66	0.33						
DC		1.00	0.50		5.60	2.80		7.00	3.50		0.66	0.33
DT		0.66	0.33		0.66	0.33		0.50	0.25		0.66	0.33
WP		0.33	0.16		0.33	0.16					0.33	0.16
ER										4.00	3.16	3.58
MM										1.33	2.16	1.74
PT				1.50	2.16	1.83	4.00	3.00	3.50	0.66	2.16	2.82
PH	4.16	3.16	3.66	1.66	1.33	1.49						

CUADRO 3. Continuación

a	Especie	Cultivo			Ecotono			Pino			Pino-Aile		
		Verano	Invierno	Anual	Verano	Invierno	Anual	Verano	Invierno	Anual	Verano	Invierno	Anual
GC	<i>Guitaca caerulea</i>	2.00	1.66	1.83	0.50	0.16	0.33				2.30	0.33	1.31
PE	<i>Pipilo erythrophthalmus</i>												
PF	<i>Pipilo fuscus</i>	0.83	1.50	1.16	1.50	4.00	2.75				0.83	0.16	0.49
DB	<i>Diglossa baritula</i>				1.66	1.00	1.33				5.60	2.16	3.88
OS	<i>Oriturus superciliosus</i>					7.50	3.75						
SP	<i>Spizella passerina</i>		33.75	16.80		2.50	1.25						
ML	<i>Melospiza lincolnii</i>		11.25	5.62		10.50	8.50		11.0	6.00	4.60	7.60	6.10
JP	<i>Junco phaeonotus</i>				6.80	3.10	4.20						
CM	<i>Carpodacus mexicanus</i>	3.30	0.33	1.81	5.30	0.16	0.24		3.00	2.00	0.66	0.33	0.49
CP	<i>Carduelis pinus</i>				0.33	0.16	1.08						
CS	<i>Carduelis psaltria</i>	2.66	1.16	1.91	2.00	0.16							
	Total de abundancia	28.12	75.51	50.46	58.18	57.88	56.65		38.16	28.49	48.04	74.86	62.21
	Total abundancia de residentes	26.13	23.22		47.56	35.83			33.66	19.99	33.94	42.91	
	Total de especies	18	22	24	30	34	37		11	13	24	25	29

a Representa el código de especies utilizado en el presente trabajo

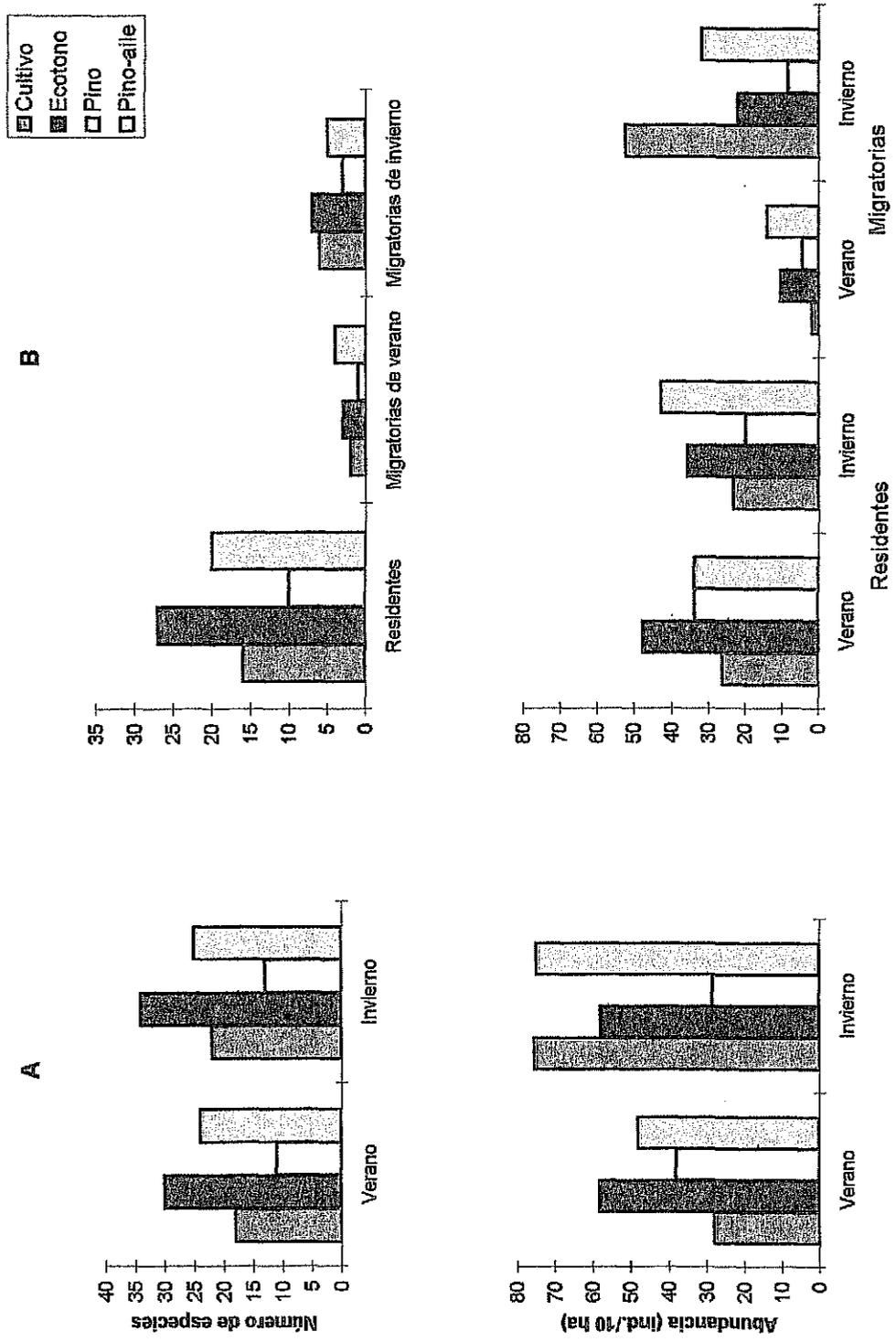


Fig. 6. Total de número y abundancia (ind./10 ha) de las especies de aves en cada hábitat estudiado, en el volcán Malinche durante verano e invierno. A: de la totalidad de las especies. B: de las especies residentes y migratorias.

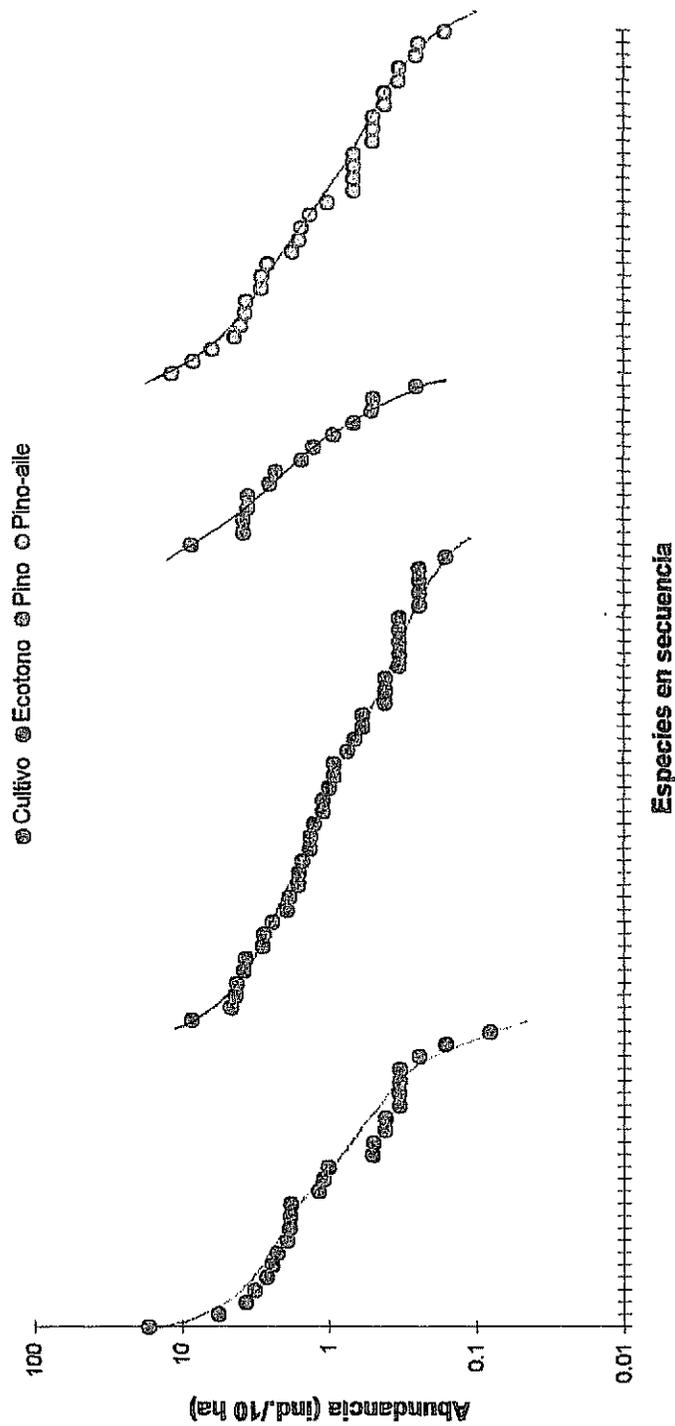


Fig. 7. Curvas de distribución de abundancia de aves de los cuatro hábitat estudiados en el volcán Malinche, ajustadas a ojo. Cada punto representa la abundancia de las especies (ind./10 ha) ordenada en forma decreciente sobre una escala logarítmica. Los datos utilizados fueron los promedios obtenidos en 1991.

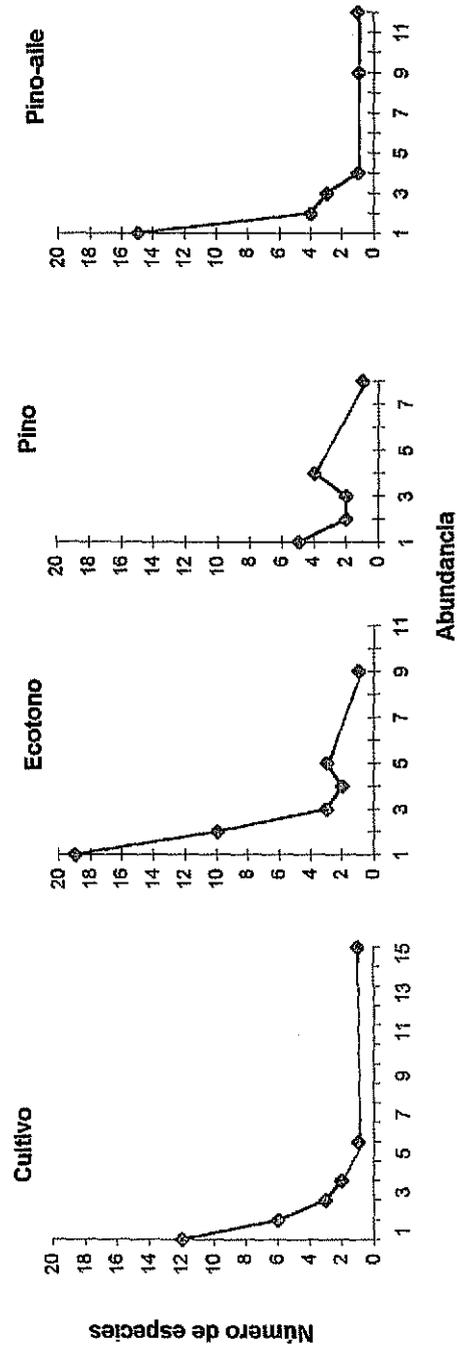


Fig. 8. Distribución lognormal de la abundancia de las especies de aves (ind./10 ha) de los cuatro hábitat estudiados en el volcán Malinche, sobre una escala geométrica. Los datos utilizados fueron los promedios obtenidos en 1991.

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

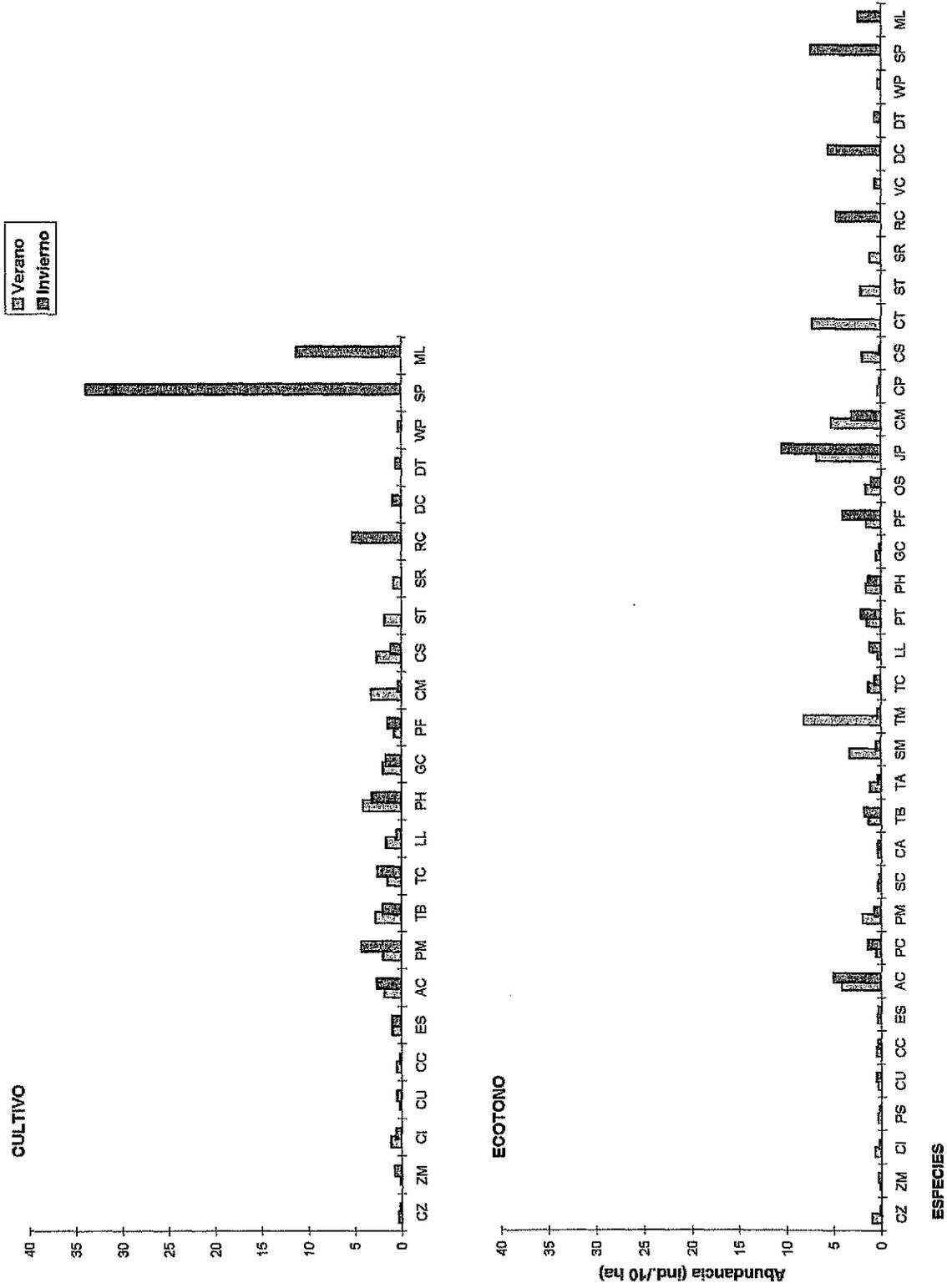
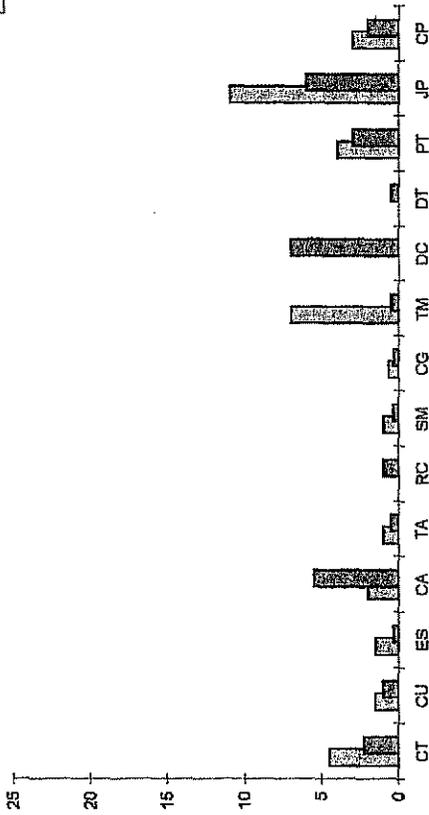


Fig. 9. Abundancia de las especies de aves de cultivo y ecotono en el volcán Malinche durante verano e invierno de 1991. El código de las especies aparece en el Cuadro 3.

Verano
Invierno

PINO



PINO-AILE

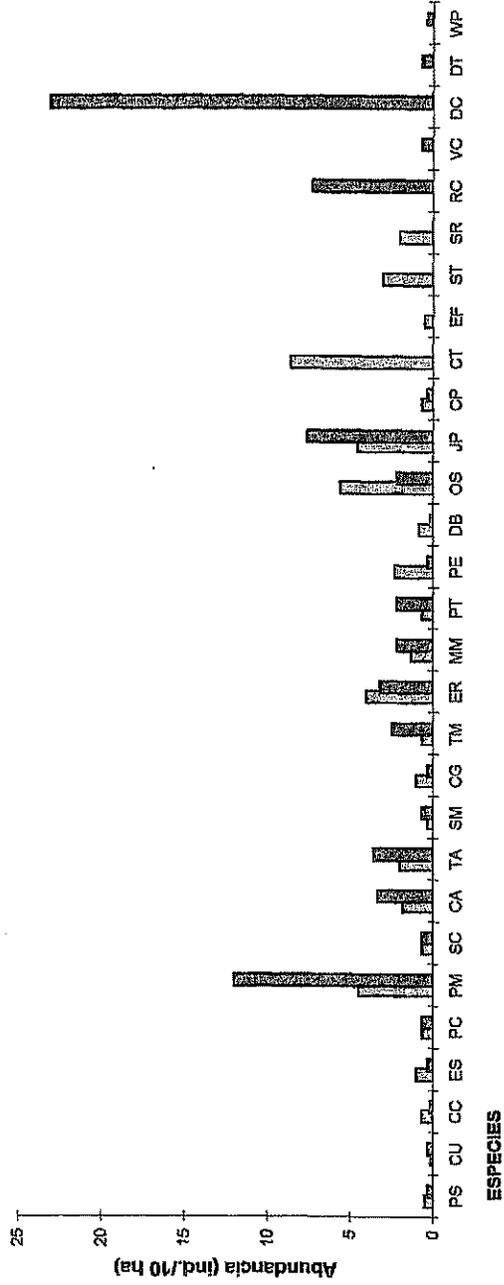


Fig. 10. Abundancia de las especies de aves de pino y pino-aile en el volcán Malinche, durante verano e invierno de 1991. El código de las especies aparece en el Cuadro 3.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

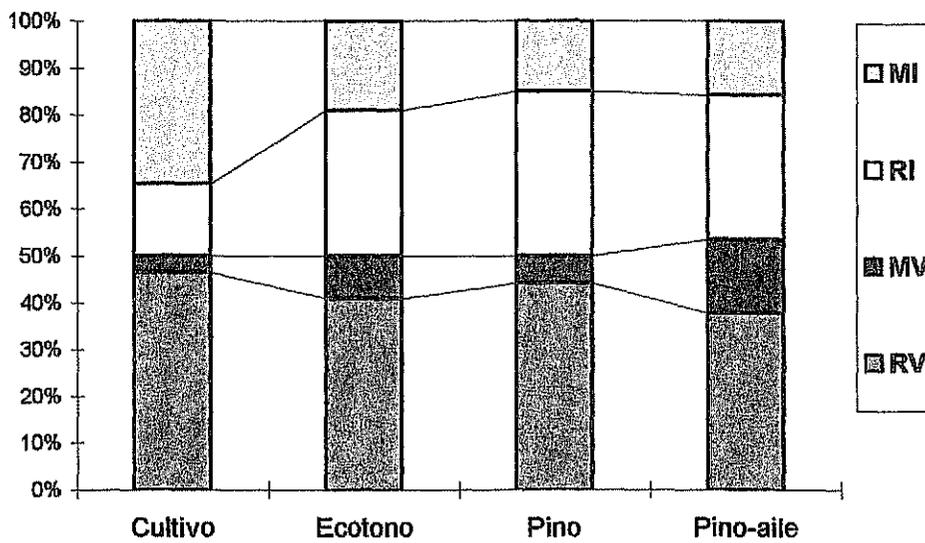


Fig. 11. Proporción de la abundancia de especies de aves residentes y migratorias de los cuatro hábitats estudiados en el volcán Malinche durante 1991. RV (residentes en verano), MV (migratorias en verano), RI (residentes en invierno), MI (migratorias en invierno).

CUADRO 4. Porcentajes de similitud entre hábitat. de acuerdo a la abundancia de especies de aves del volcán Malinche, durante verano e invierno de 1991.

	Cultivo	Ecotono	Pino
Ecotono			
Verano	44.1		
Invierno	42.2		
Pino			
Verano	3.5	47.7	
Invierno	6.4	40.9	
Pino-aile			
Verano	14.8	45.7	33.3
Invierno	16.5	40.7	44.7

Diversidad de especies

Considerando la totalidad de los censos de los tres años, se hizo una correlación de los valores promedio de la riqueza (S), diversidad de especies calculada mediante los dos índices (D_s y H') y equidad. Este análisis mostró una correlación altamente significativa ($r = 0.93$, $gl = 398$ $P < 0.05$) entre D_s y la equidad, así como entre S y H' ($r = 0.82$, $gl = 398$, $P < 0.05$). De igual manera ambos índices de diversidad también se correlacionaron ($r = 0.84$, $gl = 398$, $P < 0.05$). Se obtuvo una correlación menor entre la H' y la equidad ($r = 0.65$, $gl = 398$, $P < 0.05$). No se observó correlación entre S y D_s ni tampoco entre la primera y la equidad. Debido a que se obtuvo una correlación significativa entre los índices de diversidad D_s y H' , se escogió este último índice para realizar el análisis que se presenta en este trabajo.

Al comparar los valores de las medias de los parámetros de las comunidades, riqueza de especies, diversidad (H') y equidad, en los tres años de estudio (Cuadro 5), los resultados en los tres parámetros fueron menores en 1986 y mayores en 1992, apreciándose valores intermedios en 1991. En 1991 y 1992 se observaron valores más altos en riqueza y diversidad en ecotono, variando en los otros hábitat durante los dos años; la equidad en ambos casos fue mayor en pino, pero en el resto de los hábitat fluctuó entre los años.

Por otro lado, los valores de las medias de diversidad fueron más altos durante verano en cultivo, ecotono y pino-aile en 1986, pero en 1991 y 1992, incluyendo pino, los valores variaron durante las estaciones. En cuanto a la equidad, fue más alta en verano de 1986 en los cuatro hábitat, lo mismo ocurrió, con excepción de pino, en 1991; en 1992 varió estacionalmente entre los hábitat (Cuadro 5).

Los valores de F del análisis de varianza unifactorial (Cuadro 6), indican que no hubo diferencia significativa en riqueza, diversidad (H') y equidad en los tres años de estudio, y en los cuatro hábitat estudiados. Asimismo, el ANOVA mostró que verano es la estación con mayor diversidad y equidad.

Los valores de F del análisis de varianza bifactorial (Cuadro 7) mostró que en 1986 no hubo diferencias significativas en los tres parámetros en cultivo, ecotono y pino-aile, así como entre las cuatro estaciones. Asimismo (Cuadro 8) reveló que en 1991 otoño fue la estación que presentó el valor más bajo de diversidad, y en 1992 el bosque de pino tuvo el valor más alto de equidad.

Estructura de la comunidad de aves y de la vegetación

El análisis de las variables de la vegetación realizado durante verano e invierno de 1991 se presenta en el Cuadro 9. La diversidad a la altura del follaje (DAF) fue mayor en ambos bosques, mientras que la diversidad de especies de plantas (DEP) lo fue en ecotono. Se encontró mayor densidad de árboles en pino seguido de pino-aile. En este último hábitat se observó un incremento importante de arbustos en comparación con cultivo y ecotono. Las hierbas también fueron considerablemente más abundantes en pino-aile y la cantidad de gramíneas fue más o menos similar en los cuatro hábitat.

En el análisis de correlación de los parámetros de la estructura de la comunidad de aves (riqueza de especies, abundancia total y diversidad de especies) y de vegetación evaluados durante 1991, se encontró: una correlación entre la riqueza de especies y la diversidad de especies de aves; entre la diversidad a la altura del follaje (DAF) con el total del área basal y con la densidad de árboles; entre estas dos últimas variables con la densidad de arbustos y la densidad de hierbas (Cuadro 10). Únicamente existió una correlación significativa ($r = 0.717$, $gl = 6$, $P < 0.05$) entre la estructura de la comunidad de aves con alguna variable de vegetación; esta correlación fue entre la abundancia total de aves y la diversidad de especies de plantas (DEP) de cada comunidad.

CUADRO 5. Valores de los tres parámetros considerados por estación del año, en cada comunidad de aves del volcán Ma-línche en los tres años de estudio. H' = índice de diversidad de Shannon.

	1986 (n = 120)			1991 (n = 160)			1992 (n = 120)		
	Riqueza	H'	Equidad	Riqueza	H'	Equidad	Riqueza	H'	Equidad
Cultivo									
Primavera	7.00	1.28	0.66	8.50	1.92	0.90			
Verano	7.50	1.76	0.87	8.00	1.94	0.95	7.50	1.83	0.91
Otoño	6.50	1.40	0.74	5.50	1.01	0.64	8.50	1.81	0.84
Invierno	6.50	1.13	0.63	7.50	1.53	0.77	8.50	1.61	0.75
Ecotono									
Primavera	8.50	1.64	0.79	8.50	1.62	0.79			
Verano	8.00	1.91	0.92	10.50	2.02	0.90	9.00	1.85	0.85
Otoño	8.00	1.78	0.86	8.00	1.58	0.84	11.50	1.82	0.74
Invierno	6.50	1.62	0.86	7.00	1.63	0.85	9.00	1.85	0.84
Pino									
Primavera				9.00	2.07	0.94			
Verano				9.00	1.91	0.87	8.50	1.94	0.91
Otoño				3.50	1.01	0.81	5.50	1.58	0.93
Invierno				6.00	1.58	0.89	7.50	1.90	0.91
Pino-aile									
Primavera	8.00	1.70	0.73	9.00	1.89	0.86			
Verano	8.00	1.76	0.85	8.50	1.85	0.91	8.50	2.02	0.94
Otoño	7.50	1.58	0.79	6.50	1.53	0.82	6.00	1.56	0.87
Invierno	7.00	1.52	0.79	9.00	1.44	0.66	9.00	1.97	0.83

CUADRO 6. Valores de F del análisis de varianza y prueba de comparación múltiple de medias de Fisher, considerando año, hábitat y estación para los parámetros de las comunidades de aves del volcán Malinche. Las medias con asterisco fueron estadísticamente distintas, en el resto de las comparaciones no hubo diferencias significativas.

	Riqueza			Diversidad (H')			Equidad		
	Medias	F ^a	P ^b	Medias	F	P	Medias	F	P
Año									
1986	7.4	1.06	0.3518	1.50	2.47	0.0909	0.80	2.24	0.1135
1991	7.8			1.66			0.84		
1992	9.7			1.81			0.87		
Habitat									
Cultivo	7.4	1.76	0.1603	1.57	1.17	0.3269	0.79	2.59	0.0588
Ecotono	8.6			1.76			0.84		
Pino	7.0			1.72			0.90		
Pino-aile	8.0			1.72			0.83		
Estación									
Primavera	8.4	1.10	0.3499	1.74	5.10	0.0029	0.81	3.84	0.0129
Verano	8.5			1.89*			0.90*		
Otoño	7.0			1.52			0.81		
Invierno	7.7			1.62			0.80		

^a Estadístico de prueba

^b Nivel de significancia observado

CUADRO 7. Valores de F del análisis de varianza bifactorial por años, de los parámetros de las comunidades de aves del volcán Malinche. En el análisis no hubo datos de pino en 1986 y de primavera en 1992; * $P < 0.05$.

	1986 (n = 120)			1991 (n = 160)			1992 (n = 120)		
	Riqueza	H'	Equidad	Riqueza	H'	Equidad	Riqueza	H'	Equidad
Estación	0.405	3.489	1.540	1.540	4.746 *	2.129	0.790	1.490	3.250
Hábitat	0.415	1.200	1.330	0.426	0.120	0.499	2.860	0.163	4.100 *
Hábitat x estación	0.066	0.184	0.184	0.253	0.593	0.872	2.320	0.694	1.420

CUADRO 8. Valores promedios de los años 1986, 1991 y 1992 para efectos de estación y hábitat para los parámetros de las comunidades de aves del volcán Malinche. Las medias con asterisco son estadísticamente distintas, en el resto de las comparaciones no hubo diferencias significativas.

	1986 (n = 120)			1991 (n = 160)			1992 (n = 120)		
	Riqueza	H'	Equidad	Riqueza	H'	Equidad	Riqueza	H'	Equidad
Estación									
Primavera	7.83	1.55	0.73	8.75	1.88	0.88			
Verano	7.83	1.81	0.88	9.00	1.93	0.91	8.40	1.91	0.90
Otoño	7.30	1.59	0.80	5.89	1.29 *	0.78	7.90	1.69	0.85
Invierno	6.67	1.43	0.76	7.37	1.55	0.79	8.90	1.83	0.84
Hábitat									
Cultivo	6.80	1.39	0.73	7.38	1.60	0.81	8.16	1.75	0.84
Ecotono	7.75	1.74	0.86	8.50	1.72	0.84	9.80	1.84	0.81
Pino				6.87	1.65	0.88	7.16	1.80	0.92 *
Pino aje	7.60	1.64	0.79	8.25	1.68	0.81	7.80	1.85	0.88

CUARDO 9. Variables de la vegetación evaluadas en 1991 en los cuatro hábitat estudiados en el volcán Ma-linche. DAF = Diversidad a la Altura del Follaje; DEP = Diversidad de Especies de Plantas. Los valores da-dos son los promedios de los cuadrantes considerados.

	DAF	DEP	Total del				Densidad ^b		
			área basal ^a	Arboles	Arbustos	Hierbas	Gramíneas		
Cultivo									
Verano	0.033	0.597	14,238	154	70	147,849	57,123		
Invierno	0.033	0.674	14,238	154	70	33,601	57,123		
Ecotono									
Verano	0.024	0.653	11,658	83	40	94,085	56,863		
Invierno	0.024	0.696	11,658	83	40	56,863	56,863		
Pino									
Verano	0.072	0.522	15,705	706		12,203	55,442		
Invierno	0.072	0.481	15,705	706		10,081	55,442		
Pino-aile									
Verano	0.065	0.421	17,131	410	225	346,101	58,803		
Invierno	0.065	0.680	17,131	410	225	100,805	58,803		

^a cm / ha

^b ind. / ha

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

CUADRO 10. Matriz de correlación entre parámetros de la estructura de la comunidad de aves y de vegetación de los cuatro hábitat en el volcán Malinche. DAF = Diversidad a la Altura de Follaje, DEP = Diversidad de Especies de Plantas. * $P < 0.05$.

Parámetros	Parámetros de la comunidad de aves				Parámetros de la vegetación					
	Riqueza	Abundancia	(H)	Diversidad	DAF	DEP	Área basal	Árboles	Arbustos	Hierbas
Comunidad de aves										
Abundancia	0.217									
Diversidad (H')	0.720 *	- 0.154								
Vegetación										
DAF	- 0.091	- 0.298	- 0.396							
DEP	0.117	0.717 *	0.001		- 0.694					
Área basal	- 0.066	- 0.099	- 0.510		0.880 *	- 0.588				
Densidad de árboles	- 0.174	- 0.447	- 0.318		0.948 *	- 0.687	0.709 *			
Densidad de arbustos	0.266	0.440	- 0.250		0.236	- 0.075	0.577	- 0.083		
Densidad de hierbas	0.278	- 0.040	0.140		0.078	- 0.445	0.342	- 0.160	0.741 *	
Densidad de gramíneas	0.328	0.542	0.507		- 0.575	0.440	- 0.486	- 0.550	- 0.125	- 0.139

DISCUSIÓN

Abundancia de especies

Las curvas de distribución de abundancia de las especies, en cultivo, ecotono y pino-aile presentaron una distribución lognormal. Sin embargo, en pino, dicha curva parece no mostrar este patrón. Able y Noon (1976) y Sabo (1980) discuten que la curva de abundancia a lo largo de un gradiente altitudinal puede adoptar una forma muy pronunciada en hábitat donde las condiciones del ambiente son severas, propiciando la dominancia de escasas especies bien adaptadas. Las condiciones climáticas en el bosque de pino, en comparación con el resto de los hábitat estudiados, no son muy distintas por lo cual este argumento no explica el comportamiento de la curva.

La curva de distribución en pino se aproxima a una línea recta (Fig. 6). Según Whittaker (1975), las curvas de abundancia se acercan a esta forma en hábitat más simples, con menor número de especies, debido a la dominancia muy marcada de pocas especies sobre otras muchas de escasa abundancia. La dominancia de pocas especies, expresado en la progresión geométrica, sugiere que estos hábitat proveen una disponibilidad muy limitada de recursos que únicamente un número reducido de especies pueden usarlos efectivamente (Beedy 1981).

Por otro lado, Ugland y Gray (1982) asumen que una comunidad está compuesta por grupos de especies que se adaptan de manera diferente al hábitat, y que la integración de estos grupos en una distribución lognormal resulta si la comunidad está en equilibrio, es decir, si la comunidad no es alterada debido a variaciones del ambiente provocadas por una perturbación. Si la comunidad está perturbada, discuten los autores, muchas especies cambian de abundancia y la curva resultante muestra una máxima múltiple que no se ajusta a la curva lognormal. Esto último se observó en la curva de distribución de pino (Fig. 8).

Asimismo, en el bosque de pino sobre todo, se observa una gran deforestación debido principalmente a la tala de esta conífera, cuyos troncos se ocupan para la elaboración de leña con que comercian los campesinos del lugar. Esta actividad trae como consecuencia una fragmentación del hábitat, que puede provocar una pérdida de recursos, y por consiguiente un decremento de la abundancia de las especies de aves (Temple y Carry 1988, Keller y Anderson 1992, Willson et al. 1994, Knick y Rotenberry 1995). Lo anterior aunado a la ausencia de arbustos, característica de los bosques de coníferas, que ofrecen un importante recurso a las aves, parecen ser las causas de que en el bosque de pino se haya observado menor número de especies y más baja abundancia total. Estos resultados, al igual que los encontrados por Swift et al. (1984), Necedal (1984), Finch (1989) y Avery y van Riper (1989) indican que bosques estructuralmente más homogéneos poseen menor número y abundancia de especies.

El ecotono tuvo la mayor riqueza específica y abundancia total, debido a la confluencia de especies del cultivo y de los bosques, además en dicho hábitat se registró mayor diversidad de especies de plantas (véase Cuadro 9), característica de las áreas que separan a dos hábitat muy distintos, en los cuales es frecuente que exista una gran abundancia de especies de aves en comparación de otros con vegetación más uniforme (Johnston 1982).

El incremento tan marcado de la abundancia total en cultivo y en pino-aile durante invierno se debió, como era de esperarse, a la presencia de especies migratorias; en cultivo, se observaron grandes bandadas, fácilmente detectadas de: *Spizella passerina* y *Melospiza lincolnii*, las cuales se alimentan de semillas, que en esta época se encuentran disponibles en el suelo; y en el bosque de pino-aile; fueron muy aparentes de: *Dendroica coronata* y *Regulus calendula*.

Sin embargo, en cultivo, ecotono y pino se observó una baja en la abundancia total de las especies residentes durante invierno, pero en pino-aile en la misma estación, el valor se incrementó debido al aumento de las poblaciones de *Turdus migratorius* y *Junco*

phaeonotus, las cuales se alimentan en cierta proporción de granos que algunas gramíneas y arbustos dejan caer al suelo en esa estación (véase Cuadro 1), y de *Peucedramus taeniatus* y *Psaltriparus minimus*, las cuales son más aparentes en invierno, ocupando la parte inferior de los árboles posiblemente para lograr una mayor protección térmica (Morrison et al. 1991) o evitar la competencia con especies migratorias muy abundantes (Poulin y Lefebvre 1996) sobre todo con *Dendroica coronata*, que ocupa los estratos más altos de los árboles. Manuwal (1982) concluyó que el incremento en la abundancia de algunas especies de aves residentes durante el invierno se puede deber a: la presencia de individuos juveniles nacidos en la primavera, o al cambio en el uso de microhábitat más adecuados donde los recursos son más fáciles de obtener. No obstante, en ecotono y pino no se observó, durante invierno un incremento de abundancia de las cuatro especies residentes arriba mencionadas, por lo que se puede concluir que la disponibilidad de los recursos en pino-aile durante dicha estación puede ser un factor importante en el incremento de la abundancia de estas especies.

Lo anterior es apoyado por el hecho de que, a pesar de que en el bosque de pino se registró menor número de especies que en pino-aile, la abundancia en ambos hábitat durante verano fue muy semejante. Esto se debió a que en pino se observó un aumento importante de *Junco phaeonotus* y de *Certhia americana* en el último caso fue producto de la gran abundancia de pinos (véase Cuadro 10) en cuyos troncos se alimenta la especie.

Por otro lado, el índice de similitud de las comunidades a lo largo del transecto, tomando en cuenta su abundancia, demostró, como era de esperarse, que el cultivo tiene poco parecido con los bosques. En este sentido, el número de especies exclusivas en cada hábitat fue importante. Lo anterior se observó en la comparación de las comunidades de cultivo y pino-aile, las cuales mostraron valores muy semejantes de riqueza y abundancia total, sin embargo, el índice de similitud fue menor, debido a la presencia de las especies insectívoras en pino-aile como son: *Certhia americana*, *Sitta carolinensis*, *Picoides scalaris*, *Peucedramos taeniatus*; *Ergaticus ruber* y *Myioborus miniatus*, las cuales forrajejan en especies de árboles y arbustos que no se encuentran en el cultivo. La similitud entre las comunidades

de ecotono-pino y pino-pino-aile no fue muy alta por los cambios muy marcados entre los hábitat de las especies compartidas, destacando *Certhia americana* y *Peucedramus taeniatus* (más abundantes en pino), *Turdus migratorius* (con menor abundancia en pino-aile), *Colibri thalassinus* y *Dendroica coronata* (más abundante en pino-aile)

Diversidad de especies

Los datos de los censos de los tres años estudiados mostraron una amplia correlación entre S y la diversidad de Shannon (H'), así como entre la diversidad de Simpson (D_s) y la equidad. Lo primero indica que la riqueza de especies es un componente importante de la diversidad cuando se aplica H' , sin embargo, no se observó lo mismo en el caso de D_s . Los resultados obtenidos concuerdan con los de Tramer (1969) en el sentido de que el número de especies, es de alguna manera indicador de la diversidad (H'), es decir, comunidades con altos valores de S tendrán mayor diversidad. Por otra parte, D_s , que representa el inverso de la dominancia, podría ser valor equivalente a la equidad o distribución de las abundancias de la comunidad.

El análisis de varianza demostró que la riqueza, diversidad y equidad fueron constantes en los tres años, y las cuatro comunidades estudiadas, sin embargo, verano fue la estación con mayor diversidad y equidad. La vegetación en el volcán a lo largo del transecto, en esta época muestra mayor densidad de hierbas, estrato que proporciona un recurso importante a las aves especialmente a las nectarívoras, ausentes en primavera, otoño e invierno. En verano el incremento de la equidad se produce como una respuesta intraespecífica de la repartición del espacio para la reproducción (Kricher 1972), por lo que la variación de los valores de dicho parámetro está determinada por la territorialidad de las aves en dicha estación (James y Rathbun 1981). En primavera, otoño e invierno, la equidad fue muy semejante debido a que se presentó gran abundancia de especies migratorias que

forman bandadas, sobre todo en cultivo (*Spizella passerina* y *Melospiza lincolni*) y pino-aile (*Regulus calendula* y *Dendroica coronata*).

En otoño de 1991, se observó una baja notable en la diversidad. En dicha estación se registró una baja considerable de temperatura máxima (véase Fig. 1) que pudo influir en la actividad de las aves en el horario de los censos, reduciendo su detectabilidad. Por otro lado, el bosque de pino presentó la menor equidad en 1992, lo cual se puede relacionar con una variación de la abundancia de las especies dominantes (*Junco phaeonotus* y *Turdus migratorius*) durante los tres años. Dicha variación no se estimó en el presente trabajo, sin embargo, se ha documentado que la fluctuación, año con año, de la abundancia de especies en bosques templados, esta relacionada con la abundancia y disponibilidad de recursos, estando limitadas estas dos variables por las condiciones climáticas (Beedy 1981, Hejl et al.1988). Una baja de la temperatura en verano durante 1992 en comparación con los otros años pudo ser un factor determinante.

Estructura de la comunidad de aves y de la vegetación

Diversos autores han encontrado una amplia relación entre algunos parámetros de la estructura de la comunidad como es la diversidad de especies con algunas variables de la vegetación, concluyendo que la complejidad estructural de la vegetación, que provee un mayor intervalo de recursos, mantiene una relación con la estructura de la comunidad de aves (MacArthur y MacArthur 1961, Recher 1969, Cody 1983a, Karr y Roth 1971, Holmes et al. 1979, Robinson y Holmes 1984, Finch 1989). Sin embargo, los resultados de este trabajo mostraron una relación significativa únicamente entre la abundancia y la diversidad de especies de plantas (DEP).

Cabe destacar que el análisis de vegetación incluyó datos de verano e invierno de 1991, en el cual únicamente la diversidad de especies de plantas y de hierbas variaron

durante las estaciones, el resto permaneció constante (Cuadro 9). La DAF (Diversidad a la Altura del Follaje), parámetro que evalúa la estratificación horizontal de la vegetación, ha sido relacionada ampliamente con la diversidad de especies de aves (MacArthur y MacArthur 1961, MacArthur 1964, MacArthur et al. 1966, Recher 1969, Cody 1983a, Holmes et al. 1979). En 1991, sin embargo, dicha diversidad fue mayor en ecotono y menor en pino, mientras que los valores de diversidad a la altura del follaje en estos hábitat mostraron lo contrario; de tal forma que la correlación esperada entre los dos parámetros no se observó. Estos resultados coinciden con los de Willson (1974) y Estades (1997). Este último autor argumenta que en los bosques templados se ha observado una relación más clara entre la abundancia de insectos con la composición florística que con la estructura de la vegetación, ya que numerosas aves interactúan específicamente con ciertas especies de plantas.

No obstante, se encontró una correlación entre la DEP (Diversidad de Especies de Plantas) y la abundancia total de cada comunidad, lo que significa que en los hábitat con mayor diversidad de plantas, las comunidades de aves tendrán mayor abundancia, de igual manera, las comunidades de aves mostrarán mayor abundancia en épocas que ofrezcan mayor diversidad de recursos.

CAPÍTULO III

Nichos y Gremios

INTRODUCCIÓN

En el capítulo anterior se estudiaron aspectos relacionados con la estructura de la comunidad, sin explorar su organización, basada en las características propias de cada especie, como las interacciones entre los organismos y de éstos con su ambiente físico (Landres y MacMahon 1983), las cuales son necesarias para determinar: la repartición de los recursos, el grado de similitud ecológica y la coexistencia de las especies en la comunidad.

A partir de los años sesenta, se han realizado gran cantidad de trabajos sobre comunidades de aves que abarcan los aspectos señalados. Para ello, dichos estudios han centrado su discusión tanto en el nicho ecológico de las especies, así como en el análisis de gremios de las comunidades.

Nicho ecológico

Grinnell (1917, 1924, 1928), se encuentra entre los primeros investigadores que utilizaron el término "nicho de una especie". Este autor consideró nicho de una especie, al grupo o intervalo de características del ambiente que permite a los individuos sobrevivir y reproducirse. Grinnell no estimó a la competencia como el principal factor de su análisis. Una definición distinta a la anterior fue la enunciada por Elton (1927), quien describe al

nicho como el papel funcional de una especie en la comunidad, particularmente en relación con su posición trófica.

Posteriormente, partiendo de esta concepción, Hutchinson (1957) desarrolla el tratamiento de nicho ecológico que ha tenido mayor influencia. Mediante la teoría de conjuntos, este autor lo define como un hipervolumen de n dimensiones que engloba la gama total de condiciones, sobre las cuales diferentes especies exhiben distribuciones de frecuencias de funcionamiento o utilización del recurso.

Hutchinson (1957) enfatizó el papel de la competencia interespecífica en la determinación del nicho ocupado por una especie. El "nicho fundamental" que potencialmente una especie puede ocupar en ausencia de competidores, puede ser reducido a un "nicho real" en presencia de éstos. En consecuencia, la amplitud, localización, forma y traslape del nicho, puede variar en respuesta a presiones ejercidas por la competencia.

El concepto de nicho de Hutchinson, acentúa la posición de una especie en relación con otra especie de una comunidad. Dicha formulación tuvo una gran influencia en la concepción que desarrolló MacArthur (1958, 1965, 1968) con respecto a la ecología de las comunidades, y ha constituido la base fundamental de la investigación de éstas en los siguientes 30 años (Wiens 1989).

Particularmente, en un análisis de nicho en comunidades de aves, los aspectos que se han estimado para evaluar la repartición de los recursos entre las especies son: segregación del hábitat, selección de sitios de anidación, dieta, sitio y técnica forrajera (Finch 1989), siendo los dos últimos los más significativos según los resultados obtenidos por Landres y MacMahon (1983).

Por consiguiente, en este capítulo se estudiarán dos aspectos de esta teoría: la amplitud del nicho (niche breadth) y el traslape del nicho (niche overlap), este último referido por algunos autores como solapamiento o superposición del nicho.

Amplitud del nicho

En una comunidad algunas especies presentan nichos más pequeños o más grandes que otras. La amplitud del nicho, llamada también anchura (Van Valen 1965) o tamaño del nicho (Klopfer y MacArthur 1960, Willson 1969) y mencionada por algunos autores (e.g. Power 1972) como diversidad ecológica de una especie, es la extensión de una dimensión particular del nicho o el volumen multidimensional del espacio del nicho que ésta ocupa.

Las especies que utilizan un solo recurso, presentan un nicho trófico más especializado, y por consiguiente más estrecho que otras que explotan una mayor variedad de recursos. Por tanto, en sentido cualitativo, la amplitud del nicho puede referirse como el inverso de la especialización ecológica (Kohn 1968). Cualquier mención sobre amplitud de los nichos es inevitablemente comparativa, es decir, una especie presenta un nicho más amplio en relación con otra.

La amplitud, al igual que el traslape del nicho (que se estudiará más adelante), puede cambiar cuando varíe el nivel de los recursos (Wiens 1989, Recher 1990) caracterizados por su abundancia, disponibilidad y calidad (Franzreb 1978). Por una parte, los nichos pueden expandirse durante épocas de escasez de recursos disponibles o puede observarse que si los recursos son abundantes, los nichos se tornarán estrechos, tanto que los individuos pueden especializarse en recursos más óptimos para ellos (Wiens 1989). Si los requerimientos de una especie son variados más que específicos, el nicho es amplio, lo que originará gran densidad de individuos (Klopfer y MacArthur 1960, Vandermeer 1972, Bock y Ricklefs 1983). Por lo que la amplitud del nicho puede estar relacionado positivamente con la abundancia de especies en función de microhábitat adecuados que proporcionen abundancia y disponibilidad de recursos (Seagle y McCracken 1986).

De acuerdo con Svardson (1949) y MacArthur (1972), un incremento en la competencia interespecífica asociado a un aumento en el traslape del nicho, podría originar una reducción de éste; de modo que las especies especializadas sobre un recurso podrían

utilizarlo más efectivamente. Asimismo, puede ocurrir que algunas especies incrementen la competencia por un determinado microhábitat*, estrechando su nicho, mientras mantienen o incrementan la amplitud de la dieta (MacArthur y Pianka 1966).

Los efectos de la competencia interespecífica sobre la dimensión del nicho son complejos y en condiciones diferentes pueden favorecer la restricción o expansión del nicho; pero existe la predicción de que la amplitud del nicho, por lo general aumenta a medida que la disponibilidad del recurso disminuye (MacArthur y Pianka 1966, Emlen 1966, 1968, Schoener 1971, MacArthur 1972, Charnov 1976), lo que sugiere que el tamaño del nicho esté limitado por la diversidad del hábitat que proporciona mayor diversidad de recursos (Finch 1989). No obstante, cuando existe gran suministro de alimento puede ocurrir, por una parte, una selectividad en la alimentación que origina que la amplitud del nicho trófico se reduzca considerablemente, decreciendo en comunidades con alta riqueza y diversidad de especies (Cody 1983), o bien, como ocurre en comunidades aisladas, un decremento en la amplitud debido a un empobrecimiento de especies que reduce la competencia (Blondel 1985, Blondel et al. 1988).

Por otro lado, en presencia de especies dominantes, las subordinadas pueden ampliar su nicho, si la población no está limitada a un recurso en particular, o reducirlo si existe dicha limitación (Williams y Batzli 1979a, b).

Por consiguiente, se podría esperar que cuando los recursos son escasos, las especies se muestren más generalistas, ampliando sus nichos. Contrariamente, nichos estrechos en especies con requerimientos específicos y en aquellas que, durante la abundancia de recursos, se especialicen en los más óptimos, en comunidades con alta diversidad de especies. Asimismo, durante la abundancia de recursos, en especies con

* Microhábitat es el sitio particular de un hábitat en el cual se encuentra un individuo en el curso de sus actividades (Ricklefs 1979). En el presente trabajo dicho término tendrá este significado.

requerimientos variados, los nichos serán amplios lo que ocasionará gran densidad de organismos.

Traslape del nicho

El traslape de nichos, llamado también similitud ecológica (Power 1971), se produce cuando dos especies utilizan los mismos recursos. En el sentido de Hutchinson (1957), es la región en el espacio del nicho que muestran dos o más nichos contiguos. El traslape es completo cuando dos especies presentan nichos idénticos; por el contrario, no existe traslape si dos nichos son enteramente distintos.

Klopfer y MacArthur (1961), argumentan que un factor importante que genera mayor diversidad de especies en los trópicos con respecto a las zonas templadas, es la capacidad de las especies para tolerar traslapes. Según los autores, un incremento en el traslape implica que la porción exclusiva del nicho de la especie se reduzca, esto sucede cuando la estabilidad de las condiciones ambientales asegura la disponibilidad tanto de alimento como de sitios de percha. Por otra parte, el traslape está relacionado con la amplitud del nicho, debido a que las especies con nichos grandes son más factibles de traslaparse que aquellas con nichos estrechos (Wiens 1989, Bell y Ford 1990).

La teoría del nicho contempla el uso del recurso por las especies en una variedad de dimensiones, en consecuencia, las especies evitan la competencia ya sea explotando distintos microhábitat, consumiendo otros alimentos o no coincidiendo en los tiempos de actividad con otras especies. Por consiguiente, el número efectivo de dimensiones del nicho puede ser reducido a tres: lugar, alimento y tiempo (Pianka 1982). Por lo cual, las especies que observen grandes traslapes sobre una dimensión podrán diferir en otras (MacArthur 1972, Schoener 1974). Así pues, los nichos pueden traslaparse o ser idénticos a lo largo de un eje y estar separados a lo largo de otro (Pianka 1982), de tal manera que algunas especies

pueden trasladarse en la conducta forrajera pero no en el tipo de presa utilizada (Poulin y Lefebvre 1996).

Se ha discutido ampliamente sobre la relación entre la cantidad de traslape y el grado de competencia entre dos especies. Aunque Williams y Bartzli (1979a) consideran que el traslape es una medida indicativa de las dimensiones del nicho en las cuales puede ocurrir la competencia, no pocos investigadores han intentado aplicar medidas de traslape del nicho más adecuadas (e.g. Whitmore 1977, Hurlbert 1978, Abrams 1980, Linton et al. 1981, Mueller y Altenberg 1985, Loman 1986), sin lograr aclarar si un mayor o menor traslape indica una alta o baja competencia (Colwell y Futuyma 1971, Wiens 1977b, Abrams 1980, Lawlor 1980).

Sin embargo, se ha observado que el traslape, al igual que la amplitud del nicho, varía de acuerdo a la abundancia y disponibilidad de los recursos. Cuando éstos son abundantes, aunque sea a menudo inferido más que medido (Wiens 1989), muchas especies utilizan, por lo general, un amplio intervalo de recursos y su traslape se incrementa (Recher 1990). En estas condiciones, dicho aumento puede ser evidencia de la pérdida de competencia (Colwell y Futuyma 1971, Wiens y Rotenberry 1979, Pianka 1981, Schoener 1982), de tal manera que especies ecológicamente semejantes coexistirán sin competencia alguna, incrementando su densidad (Rosenberg et al. 1982). Por otro lado, cuando los recursos son limitados, un traslape mayor podría incidir en la competencia; pero puede ocurrir que el traslape disminuya en especies que se especialicen sobre un recurso independientemente de cualquier acción competitiva (Pulliam 1986). Es así que la competencia puede estar relacionada con el grado de traslape dependiendo de la abundancia y disponibilidad del recurso, los requerimientos fisiológicos y la dinámica de cada especie, así como de las dimensiones del nicho (Abrams 1986, Holt 1987, Recher 1990).

Por consiguiente, se esperaría encontrar un mayor traslape de las especies con nichos amplios, durante la época de abundancia de recursos; y menor traslape en algunas especies que buscan minimizar la competencia durante periodos de escasez. Las especies

con requerimientos específicos y aquellas que seleccionan un recurso más óptimo, mostrarán una reducción en su traslape.

Gremios

En la comunidad, las especies se distribuyen sobre las dimensiones del nicho de una manera no casual ni azarosa, sino por similitudes ecológicas; las especies que se unen de esta manera suelen agruparse en entidades conocidas como gremios. El estudio de estos gremios permite un análisis más profundo de la comunidad, que no se cumple tomando en cuenta únicamente el número de especies y su diversidad. Root (1967), formaliza el concepto de gremio estudiando a la especie *Polioptila caerulea* en chaparrales y bosques de encino de California y en el Desierto de Arizona; fundamenta su investigación sobre los aspectos de abastecimiento del recurso alimenticio y dieta de la especie y, los relaciona con los de otras especies insectívoras de la comunidad, haciendo énfasis en dos aspectos: la similitud del recurso utilizado y la manera de explotación de éste por las especies. Por consiguiente, Root define gremio ecológico, al grupo de especies que explotan la misma clase de recurso de una manera similar, sin considerar su posición taxonómica, traslapándose significativamente en sus requerimientos del nicho.

La segregación del nicho dentro del gremio, según Root (1957), se debe a las diferencias en la eficiencia de las especies para explotar determinadas porciones dentro de un intervalo común de recursos. Por lo anterior, existe una estrecha relación entre la teoría del nicho y los gremios, lo que explica el porqué numerosas investigaciones sobre este aspecto, se han basado en relaciones alimenticias entre las especies. Siendo el alimento un recurso limitado, las comunidades podrían estructurarse en base a la repartición de éste entre las especies.

Algunos autores han utilizado categorías muy generales (i. e. insectívoros, frugívoros, omnívoros) y sobre la base de sus observaciones de hábitos forrajeros* (e. g. Cody 1983a) designan a las especies dentro de estas categorías. Sin embargo, en considerable número, los estudios que han analizado los patrones que presentan las especies dentro de un gremio, se observa que dichas especies se diferencian en la técnica y sitios de forrajeo, el tamaño de las presas consumidas y en su morfología, traslapándose de alguna manera en estas características; siendo las dos primeras las más significativas (Landres y MacMahon 1983).

Por otro lado, algunos autores han observado variaciones en los patrones comparando los gremios de una comunidad. Wagner (1981), observó cambios en los gremios durante distintas estaciones del año, también en la misma estación en diferentes años; señalando que la presencia de migrantes no influye sobre el comportamiento de los residentes, de tal forma que los gremios no se ven modificados por aquellas especies sino por la disponibilidad de alimento. Asimismo, Stapanian et al. (1994) concluyen que la variación de los gremios está influenciada por la variación anual del recurso alimenticio.

Otras investigaciones han centrado su interés en relacionar la estructura de los gremios con la estructura de la comunidad de aves y la vegetación. Por ejemplo, Terborgh (1977), analizó diferentes gremios en un gradiente altitudinal, observando un decremento en el número de especies en los gremios al incrementarse la complejidad de la vegetación, lo que atribuyó a la abundancia de recursos en las partes bajas. May (1982) reportó un incremento en el número de gremios durante la sucesión, observando un reemplazo de especies generalistas por especialistas.

Por otro lado, Landres y MacMahon (1983), argumentan que la variación en los gremios se debe a la diferencia en los estratos de la vegetación y a las variaciones del clima,

* El término forrajeo es comúnmente referido como el suministro o abastecimiento del recurso por las aves, por lo que, a lo largo de este trabajo se usarán las tres connotaciones indistintamente.

que modifican la abundancia de recursos, concluyendo que la competencia interespecífica no influye de manera importante en la repartición de los recursos.

Por último, Blake (1983), Faaborg (1985) concluyen que existe una relación entre el incremento en el número de gremios y el de especies en gremios de la comunidad, el cual Finch (1989) atribuye al efecto del incremento de los estratos del hábitat. Sin embargo, Wilson (1974) encontró que los cambios en la complejidad de la estructura de la vegetación no están relacionados con el incremento de los gremios, a pesar del aumento en el número de especies en la comunidad.

Siendo los gremios, grupos de especies sintópicas que se abastecen del mismo recurso de manera similar, sin tomar en cuenta sus relaciones taxonómicas, entonces éstos se verán modificados de acuerdo con la disponibilidad y abundancia de los recursos. Debido a lo anterior, las especies migratorias se adicionarán a gremios ya existentes en la comunidad, por lo que el número de especies en los gremios, dependerá del nivel de recursos existentes. Si la complejidad en la estructura de la vegetación es un factor importante, ya que mayor número de estratos sustentan mayor diversidad de recursos, los hábitat más heterogéneos contendrán mayor número de gremios.

Objetivos

El objetivo general de este capítulo es analizar la repartición de los recursos por las especies en las distintas comunidades a lo largo del año, estableciendo las semejanzas entre dichas especies. Con base en la técnica y sitio de forrajeo, se evaluarán:

- a) La variación de la amplitud del nicho de cada especie.
- b) El grado de traslape entre pares de especies.
- c) La relación entre amplitud y traslape del nicho de las especies con la estructura de la comunidad y de la vegetación.

d) El agrupamiento de las especies en gremios, y la relación entre estos con la estructura de la comunidad y de la vegetación.

MÉTODOS

Para evaluar la amplitud y traslape del nicho así como el agrupamiento de especies en cada comunidad, durante verano e invierno se tomaron en cuenta técnica y sitio de forrajeo de las aves. Dichos datos se registraron durante los censos realizados en 1991. En cada recorrido se anotaron, además del número de individuos de cada especie, datos relacionados con la técnica y sitio forrajero (Apéndices 2-5).

Con base en observaciones previamente realizadas de forrajeo de cada especie, se establecieron para cada variable considerada (técnica y sitio forrajero) las categorías siguientes (los códigos utilizados en el presente trabajo aparecen entre paréntesis):

a) Técnica forrajera:

- Colector en el follaje (CF); captura insectos en el follaje.
- Colector en la corteza (CC); captura insectos de la superficie de la corteza y ramas gruesas.
- Colector en el suelo (CS); captura insectos del suelo.
- Colector al vuelo (CV); captura insectos en el aire mediante persecuciones cortas.
- Picatronco (PT); captura insectos del interior de la corteza y ramas gruesas mediante picóteos.
- Acechador (A); captura insectos al vuelo que detecta en posición de asecho.
- Colector de néctar (CN); colecta néctar del interior de las flores.
- Robanéctar (RN); colecta néctar perforando las flores en su base.
- Colector de granos del suelo (GS); recolecta granos del suelo.

- Colector de granos en frutos (GF); recolecta granos directamente de los frutos.
 - Frugívoro (F); recolecta frutos enteros o parte de estos.
 - Rapaz (R); captura pequeños vertebrados al vuelo.
- b) Sitio forrajero: suelo (1); hierba (2); arbusto (3); árbol (4); aire (5); cultivo (6).

Los valores de cada variable fueron los porcentajes que resultaron del número de observaciones de cada categoría entre el total de observaciones realizadas en cada hábitat (Apéndices 2-5).

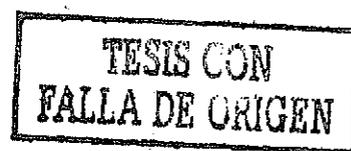
La amplitud del nicho de cada especie para cada variable fue evaluada mediante la fórmula: $B_i = 1 / \sum p_{ij}^2$ donde p_{ij} es la proporción de individuos de la especie i que utilizaron la categoría j (Levins 1968).

El grado de traslape entre dos especies (i, h) para cada variable considerada fue calculada con la fórmula: $O_{ih} = \sum p_{ij} p_{hj} / \sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{hj}^2}$ donde p_{ij} y p_{hj} son las proporciones de individuos de las especies i y h que utilizaron la categoría j (Pianka 1973).

La amplitud del nicho de cada especie, y el traslape de nicho entre dos especies consideradas, resultaron del producto de los valores calculados de las dos variables forrajeras: técnica y sitio forrajero.

Análisis estadístico

Para determinar los gremios en cada comunidad se utilizó un análisis de conglomerados a partir de los datos de técnica y sitio forrajero. Los gremios se establecieron tomando en cuenta los agrupamientos significativos (Strauss 1982), partiendo de la similitud evaluada por el promedio de las distancias euclidianas de todas las combinaciones de pares de especies en cada comunidad (Holmes et al. 1979).



Se realizó un análisis de correlación para observar la relación entre la amplitud del nicho, traslape del nicho y abundancia de cada especie en cada hábitat y estación. Se aplicó el mismo análisis para correlacionar número de gremios y especies en gremios con abundancia, diversidad de especies y variables de la vegetación. Mediante la prueba de χ^2 se evaluaron las diferencias significativas en el número de especies en cada gremio en las cuatro comunidades.

RESULTADOS

Amplitud del nicho

Los valores de amplitud del nicho de las especies, tomando en cuenta técnica y sitio forrajero en los cuatro hábitat se muestran en el Cuadro 11. En pino-aile se obtuvieron los valores promedio más bajos (0.219 en verano y 0.197 en invierno) y, en cultivo los más altos (0.295 y 0.252); mientras que en el resto de los hábitat, valores intermedios: ecotono (0.263 y 0.245) y pino (0.276 y 0.243 respectivamente). Asimismo, se observó que dichos valores, en las cuatro comunidades, fueron más altos en verano.

A lo largo del transecto altitudinal, *Contopus cinereus*, *Empidonax sp*, *Poecile sclateri*, *Sitta carolinensis*, *Certhia americana* y *Peucedramus taeniatus* presentaron nichos con valores más bajos (0.10 en las dos estaciones) que el resto de las especies residentes; mientras que las especies con nichos marcadamente amplios, en ambas estaciones, en orden, fueron *Thryomanes bewickii* (0.82 en verano y 0.75 en invierno), *Carduelis pinus* (0.62 y 0.47), *Pheucticus melanocephalus* (0.41 y 0.60), *Carpodacus mexicanus* (0.63 y 0.66), *Guiraca caerulea* (0.53 y 0.50), *Carduelis psaltria* (0.58 y 0.46), *Sialia mexicana* (0.45 y 0.52), *Turdus migratorius* (0.43 y 0.35), *Aphelocoma californica* (0.42 y 0.36), y *Oriturus superciliosus* (0.43 y 0.38)

(Cuadro 11, Figs. 12 y 13). Las especies migratorias de verano tuvieron nichos más amplios (entre 0.14 y 0.26) que las especies migratorias de invierno (entre 0.10 y 0.18).

Los cambios estacionales en la amplitud del nicho de las especies residentes en cada hábitat (Figs. 12 y 13) fueron observados en: 1) cultivo, de 16 especies (25 %), cuatro ampliaron su nicho en invierno (*Psaltriparus minimus*, *Lanius ludovicianus*, *Carpodacus mexicanus* y, de forma muy evidente, *Pheucticus melanocephalus*), dos especies no variaron sus nichos y 10 fueron más generalistas en verano; 2) ecotono, fueron evaluadas 27 especies, de las cuales cuatro (15 %) incrementaron su nicho en invierno (*Thryomanes bewickii*, *Lanius ludovicianus*, *Toxostoma curvirostre*, y *Pheucticus melanocephalus*); 3) pino, tres especies (*Troglodytes aedon*, *Sialia mexicana*, y *Catharus occidentalis*) que representan 30 % del total, tuvieron nichos más grandes en invierno y 4) pino-aile, de 20 especies únicamente cinco (25 %), de las cuales tres sobresalen (*Troglodytes aedon*, *Oriturus superciliosus* y *Diglossa baritula*), presentando nichos más amplios en invierno.

Al comparar los valores de amplitud del nicho de nueve especies residentes que se encontraron en más de dos hábitat a lo largo del gradiente (véase Fig. 14), los resultados mostraron que: *Colaptes auratus* tiene un nicho más estrecho en cultivo que en los tres hábitat restantes durante las dos estaciones; *Carduelis pinus* y *Sialia mexicana* son notoriamente más generalistas en pino con respecto a ecotono y pino-aile en ambas épocas; *Turdus migratorius* es más especialista en ecotono durante verano, ampliando su nicho en invierno, mientras que *Junco phaeonotus* estrecha su nicho en invierno en el mismo hábitat y *Troglodytes aedon* lo reduce en pino durante verano.

En los cuatro hábitat, la amplitud del nicho de todas la especies residentes fue mayor en verano (Cuadro 11), lo mismo se apreció tomando en cuenta los resultados (Capítulo II) de diversidad de especies (H') (Fig. 17). De igual manera, la abundancia total de especies, con excepción de pino-aile, fue mayor en verano (véase Fig. 5). Sin embargo, el análisis de correlación entre amplitud del nicho y abundancia de especies de cada

comunidad reveló resultados significativos ($r = 0.720$, $gl = 16$, $P < 0.05$) únicamente en cultivo durante verano (Cuadro 13).

Traslape del nicho

El promedio de los traslapes totales de las especies en cada comunidad, fue mayor en ecotono (4.048 en verano y 5.423 en invierno) y menor en pino (1.707 y 2.402 respectivamente), observándose valores intermedios, y similares entre cultivo (2.546 y 3.333) y pino-aile (2.618 y 3.064). En los cuatro hábitat se presentaron valores mayores en invierno (Cuadro 12). Resultados semejantes se observaron tomando en cuenta la suma de los traslapes de las especies residentes (Cuadro 12, Fig. 17).

La mayoría de las especies residentes de cultivo, ecotono y pino incrementaron su traslape en invierno (Figs.15 y 16), sin embargo, algunas especies presentaron mayores traslapes en verano: en cultivo, *Carpodacus mexicanus*, *Carduelis psaltria*, *Aphelocoma californica*, *Toxostoma curvirostre* y *Pheucticus melanocephalus*; en ecotono, *Guiraca caerulea*; en pino, ligeramente, *Colaptes auratus* y *Junco phaeonotus*. En pino-aile, *Poecile sclateri*, *Psaltriparus minimus*, *Myioborus miniatus* y *Peucedramus taeniatus* aumentaron su traslape durante invierno; mientras que *Troglodytes aedon* y *Ergaticus ruber* en verano, en el resto de las especies, los valores en las dos estaciones fueron muy semejantes.

El traslape de cada especie se correlacionó significativamente con la amplitud del nicho sólo en pino ($r = 0.575$, $gl = 9$, $P < 0.05$) y pino-aile ($r = 0.450$, $gl = 22$, $P < 0.05$) durante verano (Cuadro 13).

CUADRO 11. Amplitud del nicho de las especies, tomando en cuenta el producto de la técnica y sitio forrajero de las aves, durante verano e invierno, en los cuatro hábitat estudiados en el volcán Malinche.

Especie	Cultivo		Ecotono		Pino		Pino-aile	
	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno
<i>Cyrtonyx montezumae</i>	0.119	0.110	0.120	0.109				
<i>Zenaida macroura</i>	0.111	0.108	0.112	0.110				
<i>Columbina inca</i>	0.114	0.109	0.115	0.109				
<i>Colibri thalassinus</i>			0.193		0.159		0.156	
<i>Eugenes fulgens</i>							0.141	
<i>Selasphorus platycercus</i>	0.201		0.257				0.237	
<i>Selasphorus rufus</i>	0.256		0.235				0.265	
<i>Picoides scalaris</i>			0.193	0.160			0.153	0.180
<i>Colaptes auratus</i>	0.180	0.141	0.329	0.280	0.334	0.272	0.285	0.302
<i>Contopus cinereus</i>	0.100	0.100	0.100	0.100			0.100	0.100
<i>Empidonax sp.</i>	0.100	0.100	0.100	0.100	0.100	0.100	0.100	0.100
<i>Aphelocoma californica</i>	0.426	0.365	0.419	0.376				
<i>Poecile sclateri</i>			0.100	0.100			0.100	0.100
<i>Psaltriparus minimus</i>	0.124	0.140	0.147	0.134			0.192	0.134
<i>Sitta carolinensis</i>			0.100	0.100			0.100	0.100
<i>Certhia americana</i>			0.100	0.100	0.100	0.100	0.100	0.100
<i>Thryomanes bewickii</i>	0.829	0.750	0.859	0.891				
<i>Troglodytes aedon</i>			0.392	0.376	0.341	0.384	0.368	0.388
<i>Regulus calendula</i>		0.160		0.160		0.172		0.187
<i>Sialia mexicana</i>			0.417	0.349	0.451	0.521	0.377	0.306
<i>Catharus occidentalis</i>					0.183	0.199	0.190	0.195
<i>Turdus migratorius</i>			0.439	0.359	0.413	0.347	0.427	0.318
<i>Toxostoma curvirostre</i>	0.313	0.257	0.340	0.355				
<i>Lanius ludovicianus</i>	0.154	0.231	0.179	0.198				
<i>Vermivora celata</i>				0.185				0.193
<i>Dendroica coronata</i>		0.100		0.100		0.100		0.100
<i>Dendroica townsendi</i>		0.100		0.100		0.100		0.100
<i>Wilsonia pusilla</i>		0.174		0.172				0.183
<i>Ergaticus ruber</i>							0.193	0.179
<i>Myioborus miniatus</i>							0.276	0.158
<i>Peucedramus taeniatus</i>			0.100	0.100	0.100	0.100	0.100	0.100
<i>Pheucticus melanocephalus</i>	0.412	0.600	0.411	0.652				
<i>Guiraca caerulea</i>	0.539	0.501	0.538	0.470				
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>							0.152	0.157
<i>Pipilo fuscus</i>	0.124	0.115	0.134	0.121				
<i>Diglossa baritula</i>							0.121	0.172
<i>Oriturus superciliosus</i>			0.439	0.386			0.358	0.406
<i>Spizella passerina</i>		0.131		0.152				
<i>Melospiza lincolni</i>		0.130		0.148				
<i>Junco phaeonotus</i>			0.195	0.143	0.195	0.190	0.198	0.194
<i>Carpodacus mexicanus</i>	0.632	0.665	0.458	0.389				
<i>Carduelis pinus</i>			0.620	0.474	0.670	0.585	0.588	0.494
<i>Carduelis psaltria</i>	0.580	0.464	0.382	0.377				
Total	5.314	5.552	8.423	8.335	3.046	3.17	5.277	4.946
Residentes	4.857	4.738	7.738	7.318	2.909	2.798	4.478	4.183
Migratorias	0.457	0.795	0.685	1.017	0.159	0.372	0.799	0.763
Promedio	0.295	0.252	0.263	0.245	0.276	0.243	0.219	0.197

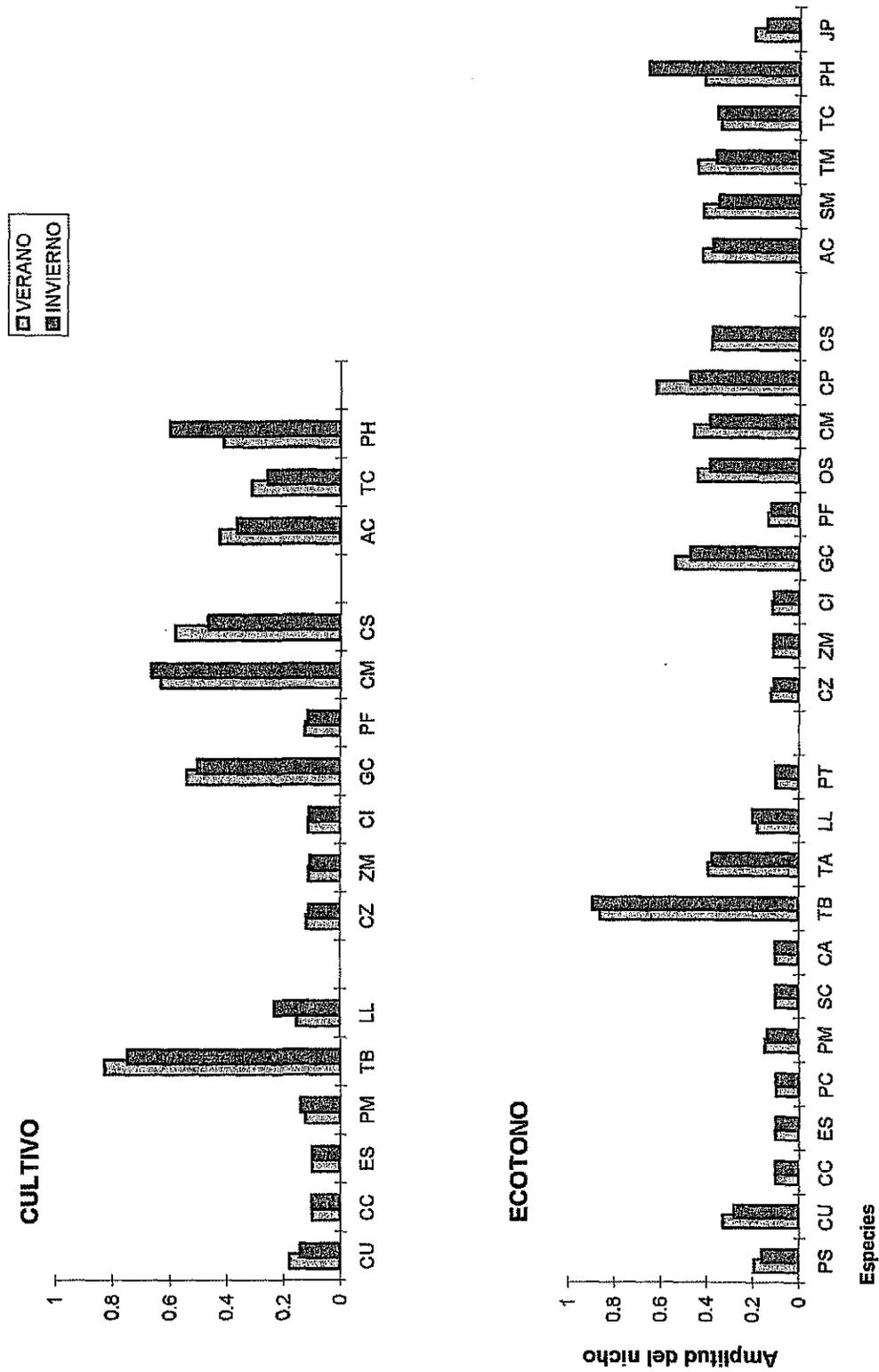


Fig. 12. Amplitud del nicho de las aves residentes de cultivo y ecotono en el volcán Malinche, durante verano e invierno. En cada gráfica: especies insectívoras (izquierda), granívoras (centro), omnívoras (derecha). El código de especies aparece en el Cuadro 3.



Fig. 13. Amplitud del nicho de las aves residentes de pino y pino-ale en el volcán Malinche, durante verano e invierno. En cada gráfica: especies insectívoras (izquierda), granívoras (centro), omnívoras (derecha). El código de especies aparece en el Cuadro 3.

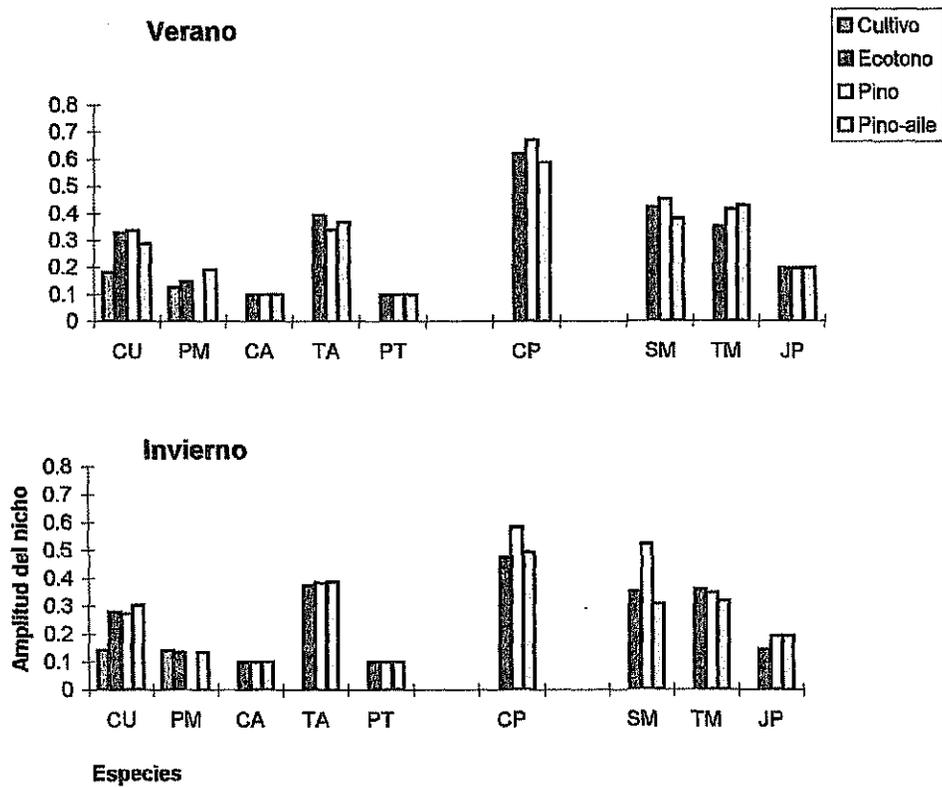


Fig. 14. Amplitud del nicho de nueve especies que se distribuyen cuando menos en tres de los cuatro hábitat estudiados en el volcán Malinche. *Colaptes auratus* (CU), *Psaltriparus minimus* (PM), *Certhia americana* (CA), *Troglodytes aedon* (TA), *Peucedramus taeniatus* (PT), *Carduelis pinus* (CP), *Sialia mexicana* (SM), *Turdus migratorius* (TM) y *Junco phaeonotus* (JP).

CUADRO 12. Traslape total del nicho de cada especie, tomando en cuenta el producto de la técnica y sitio forrajero de las aves durante verano e invierno, en los cuatro hábitat estudiados en el volcán Malinche.

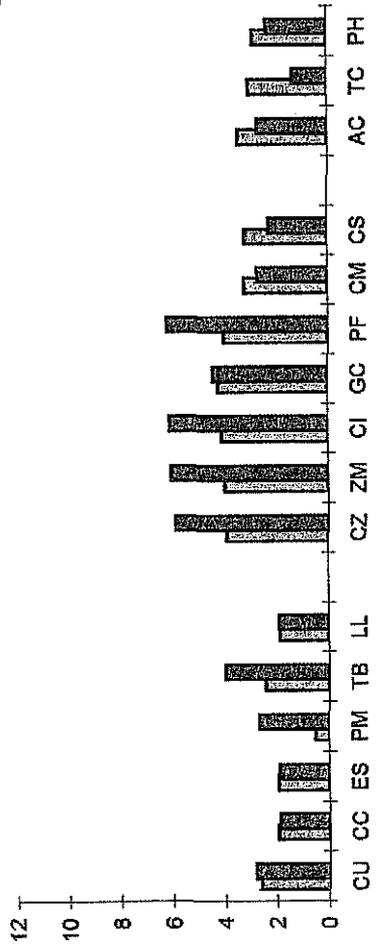
Especie	Cultivo		Ecotono		Pino		Pino-aile	
	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno
<i>Cyrtonyx montezumae</i>	3.905	5.905	7.897	9.901				
<i>Zenaida macroura</i>	4.000	6.043	8.08	10.096				
<i>Columbina inca</i>	4.104	6.100	7.918	9.99				
<i>Colibri thalassimus</i>			1.988		0		2940	
<i>Eugenes fulgens</i>							2945	
<i>Selasphorus platycercus</i>	0.994		1.895				2939	
<i>Selasphorus rufus</i>	0.994		1.921				2937	
<i>Picoides scalaris</i>			0.151	0.150			0.150	0.148
<i>Colaptes auratus</i>	2.613	2.819	4.679	4.551	2.425	2.350	2.304	2.300
<i>Contopus cinereus</i>	1.940	1.910	2.014	1.993			1.074	1.074
<i>Empidonax sp.</i>	1.940	1.910	2.014	1.993	0.074	0.099	1.074	1.074
<i>Aphelocoma californica</i>	3.451	2.675	4.426	5.246				
<i>Poecile sclateri</i>			0.613	3.790			3.163	4.990
<i>Psaltriparus minimus</i>	0.523	2.675	0.906	3.660			0.873	3.100
<i>Sitta carolinensis</i>			1.851	1.842			1.124	1.124
<i>Certhia americana</i>			1.851	1.842	0.124	0.100	1.124	1.124
<i>Thryomanes bewickii</i>	2.443	4.005	4.876	6.542				
<i>Troglodytes aedon</i>			4.015	4.950	1.990	2.067	1.977	3.157
<i>Regulus calendula</i>		2.859		3.666		3.073		3.030
<i>Sialia mexicana</i>			5.833	6.297	4.362	4.441	3.140	3.660
<i>Catharus occidentalis</i>					3.111	3.197	4.145	4.000
<i>Turdus migratorius</i>			9.378	10.916	2.850	2.222	4.904	4.900
<i>Toxostoma curvirostre</i>	3.037	1324.000	9.234	10.440				
<i>Lanius ludovicianus</i>	1.880	1901.000	2.104	2.010				
<i>Vermivora celata</i>				3.570				3.383
<i>Dendroica coronata</i>		1.791		3.790		3.073		4.499
<i>Dendroica townsendi</i>		1.791		3.790		3.073		4.499
<i>Wilsonia pusilla</i>		2.308		3.012				3.379
<i>Ergaticus ruber</i>							3.570	2.094
<i>Myioborus miniatus</i>							3.221	4.159
<i>Peucedramus taeniatus</i>			0.613	3.790	0.073	3.000	3.163	4.499
<i>Pheucticus melanocephalus</i>	2.410	2.331	3.006	3.186				
<i>Guiraca caerulea</i>	4.216	4.422	5.875	5.820				
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>							4.293	4.296
<i>Pipilo fuscus</i>	4.020	6.193	7.869	10.010				
<i>Diglossa baritula</i>							0.122	0.130
<i>Oriturus superciliosus</i>			10.198	10.300			4.020	4.012
<i>Spizella passerina</i>		6.100		9.989				
<i>Melospiza lincolni</i>		6.010		9.901				
<i>Junco phaeonotus</i>			8.798	10.681	2.677	2.601	4.480	4.489
<i>Carpodacus mexicanus</i>	3.000	2.695	2.972	3.449				
<i>Carduelis pinus</i>			4.365	4.679	1.760	1.310	3.586	3.480
<i>Carduelis psaltria</i>	3.184	0.243	2.813	3.290				
Total	45.834	7.334	129.540	184.385	18.781	31.227	6.855	76.606
Residentes	43.846	52.476	125.724	147.080	18.781	22.008	5.109	57.443
Migratorias	1.988	20.859	3.816	37.305		9.219	11.761	19.163
Promedio	2.546	3.3.33	4.048	5.423	1.707	2.402	2.618	3.064



 VERANO

 INVIERNO

CULTIVO



ECOTONO

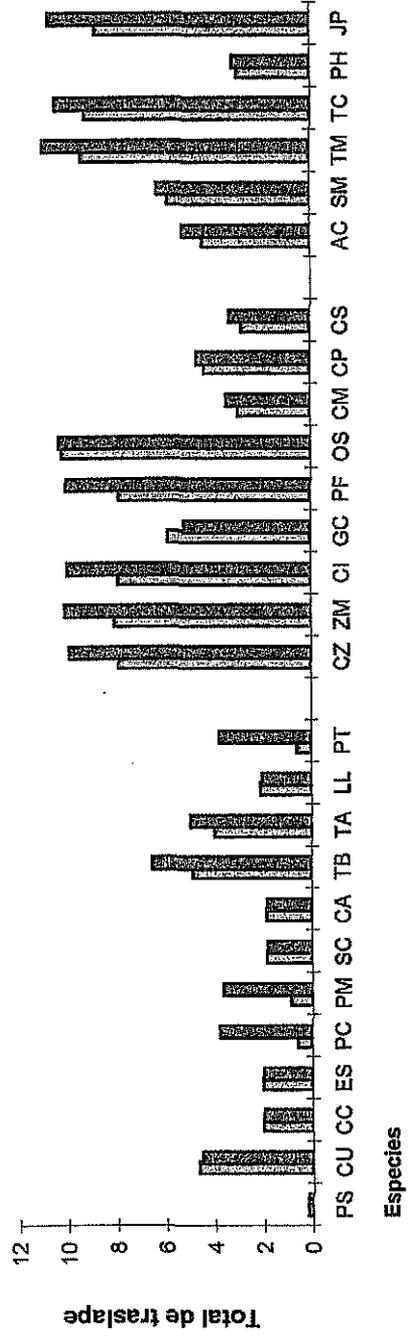
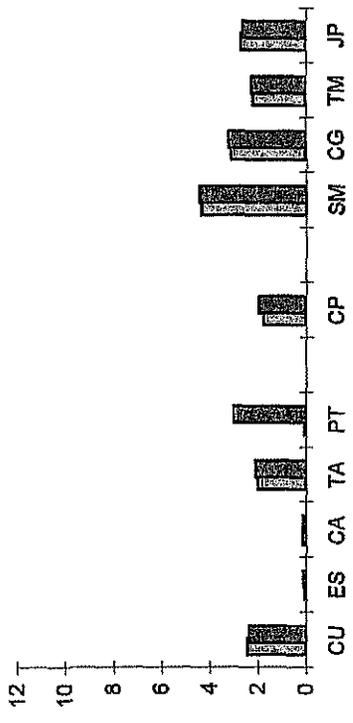


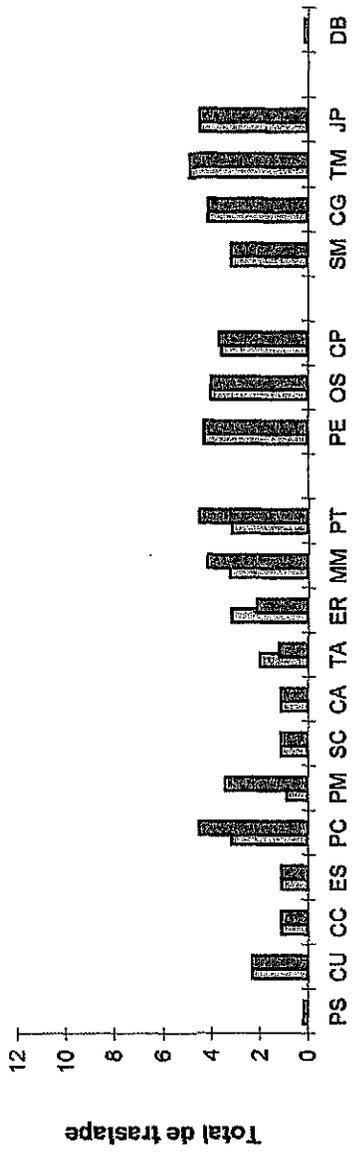
Fig. 15. Total de traslape de las aves residentes de cultivo y ecotono en el volcán Malinche, durante verano e invierno. En cada gráfica: especies insectívoras (izquierda), granívoras (centro), omnívoras (derecha). El código de especies aparece en el Cuadro 3.

□ VERANO
 ■ INVIERNO

PINO



PINO-AILE



Especies

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

Fig. 16. Total de traslape de las aves residentes de pino y pino-aile en el volcán Malinche durante verano e invierno. En cada gráfica, de izquierda a derecha: especies insectívoras, granívoras, omnívoras y nectarívoras. El código de especies aparece en el Cuadro 3.

CUADRO 13. Análisis de correlación entre abundancia, amplitud y traslape del nicho de las especies de aves de cultivo, ecotono, pino y pino-aile durante verano e invierno en el volcán Malinche; * = coeficientes estadísticamente significativos.

	Cultivo			Ecotono			Pino			Pino-Aile		
	Verano (n = 18)	Invierno (n = 22)		Verano (n = 30)	Invierno (n = 34)		Verano (n = 11)	Invierno (n = 13)		Verano (n = 24)	Invierno (n = 25)	
Amplitud vs traslape	r = 0.080 P = 0.745	r = - 0.196 P = 0.381		r = 0.240 P = 0.197	r = 0.070 P = 0.679		r = 0.575 * P = 0.049	r = 0.367 P = 0.216		r = 0.450 * P = 0.027	r = 0.270 P = 0.407	
Amplitud vs abundancia	r = 0.720 * P = 0.0007	r = - 0.155 P = 0.490		r = 0.220 P = 0.224	r = - 0.060 P = 0.728		r = 0.129 P = 0.704	r = 0.203 P = 0.504		r = 0.190 P = 0.370	r = - 0.110 P = 0.601	
Traslape vs abundancia	r = - 0.034 P = 0.892	r = 0.389 P = 0.732		r = 0.180 P = 0.322	r = 0.270 P = 0.115		r = 0.059 P = 0.861	r = - 0.183 P = 0.548		r = 0.210 P = 0.320	r = 0.290 P = 0.161	

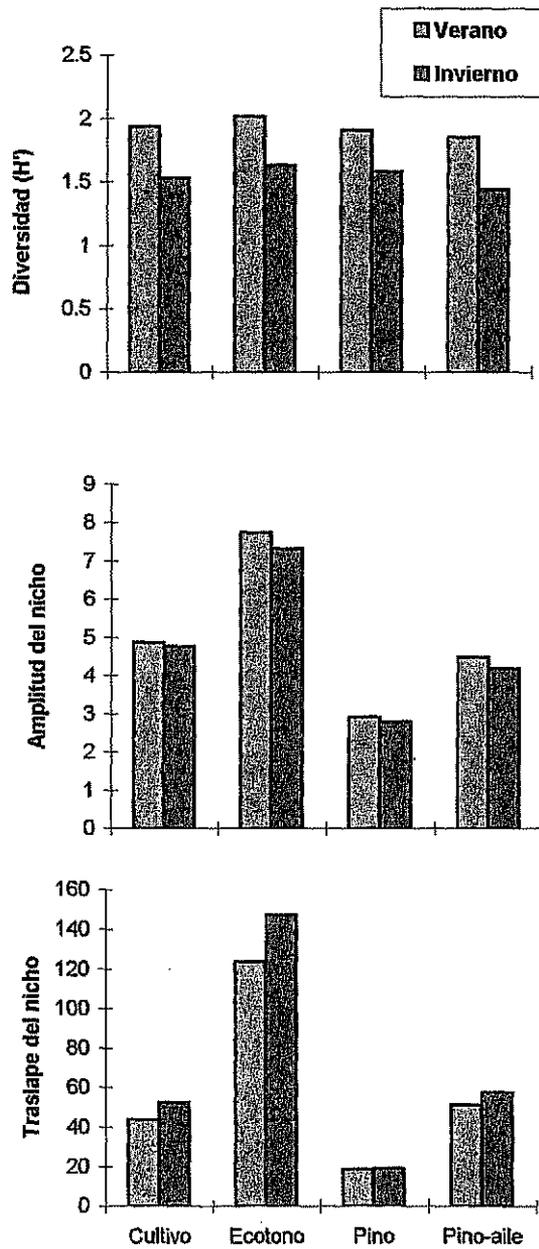


Fig. 17. Totales de amplitud y traslape del nicho de las especies residentes, comparados con la diversidad de especies de las comunidades de aves de los cuatro hábitat estudiados en el volcán Malinche, durante verano e invierno.

Gremios

Un total de 10 gremios resultaron de los agrupamientos significativos, considerando sitio y técnica forrajera, en las cuatro comunidades (Cuadros 14 y 15). Dichos gremios fueron: colectores de insectos en el suelo (I); en el follaje de arbustos (II); en el follaje de árboles (III); en la corteza (IV); acechadores (V); chupanéctar (VI); colectores de granos en el suelo y hierba (VII); en frutos (VIII); en frutos y/o cultivo (IX) y, frugívoros de árbol (X).

En los dendrogramas por estación en cada comunidad (Figs. 18-21), partiendo del promedio de las distancias euclidianas entre todas las combinaciones de pares de especies, se encontró en: cultivo, cinco gremios en verano y, seis en invierno (no se presentaron los colectores de insectos en el suelo y de follaje de árboles); ecotono, ocho y ocho; pino, dos y tres (únicamente se observaron los colectores de insectos en el suelo y de follaje de árboles, también los colectores de granos en suelo y hierba); pino-aile seis y seis respectivamente (no estuvieron presentes los colectores de granos de frutos y los frugívoros de árbol) (Figs. 22 y 23). Se encontraron diferencias significativas ($\chi^2 = 19.83$, $gl = 6$, $P < 0.01$) en el número de especies de cada gremio durante verano e invierno en las diferentes comunidades (Cuadro 14).

De 43 especies consideradas a lo largo del transecto altitudinal, ocho especies residentes y una migratoria se agruparon de manera distinta, de acuerdo a las dos variables forrajeras consideradas, en cada hábitat y estación (Cuadro 15): *Catharus occidentalis* varió del gremio de insectívoros del suelo al de granívoros del suelo en pino durante invierno; *Turdus migratorius*, en pino-aile durante invierno se observó lo contrario; *Toxostoma curvirostre*, se agrupó con los granívoros del suelo en ecotono, mientras que en cultivo en verano con los frugívoros de árbol y en invierno, en el mismo hábitat, no formó parte de ningún gremio; *Ergaticus ruber* y *Myoborus miniatus*, en pino-aile, compartieron el gremio de insectívoros de follaje de árbol en verano, pero en invierno se mostraron como insectívoros de follaje de arbustos; *Pheucticus melanocephalus* en cultivo y ecotono, se colocó

con los frugívoros de árbol en verano, ubicándose en invierno con los forrajeros de granos de frutos y cultivo; *Guiraca caerulea* se situó en el gremio antes mencionado en cultivo y ecotono durante invierno, cambiando al gremio de granívoros de frutos durante verano en cultivo; *Junco phaeonotus*, compartió el gremio de granívoros del suelo en ecotono y pino en las dos estaciones, mientras que en pino-aile en verano e invierno se agrupó con los insectívoros del suelo.

Regulus calendula fue la única especie migratoria que modificó su gremio en los distintos hábitat; de insectívoro de follaje de arbustos en cultivo, ecotono y pino-aile a insectívoro de árboles en pino. Mientras tres especies residentes (*Picoides scalaris*, *Thryomanes bewickii* y *Diglossa baritula*) no se agruparon en ningún gremio (Cuadro 15).

El número de gremios de cada hábitat se correlacionó positivamente ($r = 0.937, P < 0.05$) con el número de especies en gremios, y negativamente con variables de la vegetación tales como diversidad a la altura del follaje (DAF) ($r = -0.761, gl = 6, P < 0.05$) y densidad de árboles ($r = -0.852, gl = 6, P < 0.05$). De igual forma, existió una correlación negativa entre el número de especies en gremios (Fig. 23) con la diversidad a la altura del follaje ($r = -0.674, gl = 6, P < 0.05$) y la densidad de árboles ($r = -0.783, gl = 6, P < 0.05$) (Cuadro 16).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CUADRO 14. Número de especies en cada gremio, que resultó del análisis de conglomerados, tomando en cuenta técnica y sitio forrajero de las aves en cultivo, ecotono, pino y pino-aile durante verano (V) e invierno (I) en el volcán Malinche.

a	Gremios	Cultivo		Ecotono		Pino		Pino-Aile	
		V	I	V	I	V	I	V	I
	Insectos								
I	Suelo			2	2	4	3	5	4
II	Follaje de arbustos		3		4				6
III	Follaje de árboles		2	2	4		4	4	4
IV	Corteza			2	2			2	2
V	Acechadores	3	3	3	3			2	2
	Néctar								
VI	Chupanéctar	2		3				4	
	Granos								
VII	Suelo y hierba	4	6	9	11	3	4	3	4
VIII	Frutos	3	2	2	2				
IX	Frutos y/o cultivo		2		2				
	Frutos								
X	Árbol	3		2					
	Total de gremios	5	6	8	8	2	3	6	6
	Especies en gremios	15	18	25	30	7	11	20	22

^a Representa el número de gremio

CUADRO 15. Aves estudiadas durante 1991 en el volcán Malinche, indicando en que gremio se agruparon en cultivo, ecotono, pino y pino-aile durante verano (V) e invierno (I). Colectores de insectos en: suelo (I), follaje de arbustos (II), follaje de árboles (III), corteza (IV); acechadores (V), chupaneclar (VI) colectores de granos en: suelo y hierba (VII), frutos (VIII), frutos y/o cultivo (IX); frutos de árbol (X).

Especie	Cultivo		Ecotono		Pino		Pino-Aile	
	V	I	V	I	V	I	V	I
<i>Cyrtonyx montezumae</i>	VII	VII	VII	VII				
<i>Zenaida macroura</i>	VII	VII	VII	VII				
<i>Columbina inca</i>	VII	VII	VII	VII				
<i>Colibri thalassinus</i>			VI				VI	
<i>Eugenes fulgens</i>							VI	
<i>Selasphorus platycercus</i>	VI		VI				VI	
<i>Selasphorus rufus</i>	VI		VI				VI	
<i>Picooides scalaris</i> ^b								
<i>Colaptes auratus</i>	I	I	I	I	I	I	I	I
<i>Contopus cinereus</i>	V	V	V	V			V	V
<i>Empidonax sp.</i>	V	V	V	V			V	V
<i>Aphelocoma californica</i>	X		X					
<i>Poecile sclateri</i>			III	III			III	III
<i>Psaltiriparus minimus</i>		II		II				II
<i>Sitta carolinensis</i>			IV	IV			IV	IV
<i>Certhia americana</i>			IV	IV			IV	IV
<i>Thryomanes bewickii</i> ^b								
<i>Troglodytes aedon</i>					I	I		
<i>Regulus calendula</i> ^a		II		II		III		II
<i>Sialia mexicana</i>			I	I	I	I	I	I
<i>Catharus occidentalis</i> ^a					I	VII	I	I
<i>Turdus migratorius</i> ^a			VII	VII	VII	VII	I	VII
<i>Toxostoma curvirostre</i> ^a	X		VII	VII				
<i>Lanius ludovicianus</i>	V	V	V	V				
<i>Vermivora celata</i>				III				III
<i>Dendroica coronata</i>		III		III		III		III
<i>Dendroica townsendi</i>		III		III		III		III
<i>Wilsonia pusilla</i>		II		II				II
<i>Ergaticus ruber</i> ^a							III	II
<i>Myioborus miniatus</i> ^a							III	II
<i>Peucedramus taeniatus</i>			III	III		III	III	III
<i>Pheucticus melanocephalus</i> ^a	X	IX	X	IX				
<i>Guiraca caerulea</i> ^a	VIII	IX		IX				
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>							VII	VII
<i>Pipilo fuscus</i>	XI	XI	XI	XI				
<i>Diglossa baritula</i> ^b								
<i>Oriturus superciliosus</i>			VII	VII			VII	VII
<i>Spizella passerina</i>		VII		VII				
<i>Melospiza lincolni</i>		VII		VII				
<i>Junco phaeonotus</i> ^a			VII	VII	VII	VII	I	I
<i>Carpodacus mexicanus</i>	VIII	VIII	VIII	VIII				
<i>Carduelis pinus</i>			VII	VII	VII	VII	VII	VII
<i>Carduelis psaltria</i>	VIII	VIII	VIII	VIII				

^a Especies que variaron de gremio entre los hábitat y estaciones.

^b Especies que no se agruparon.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

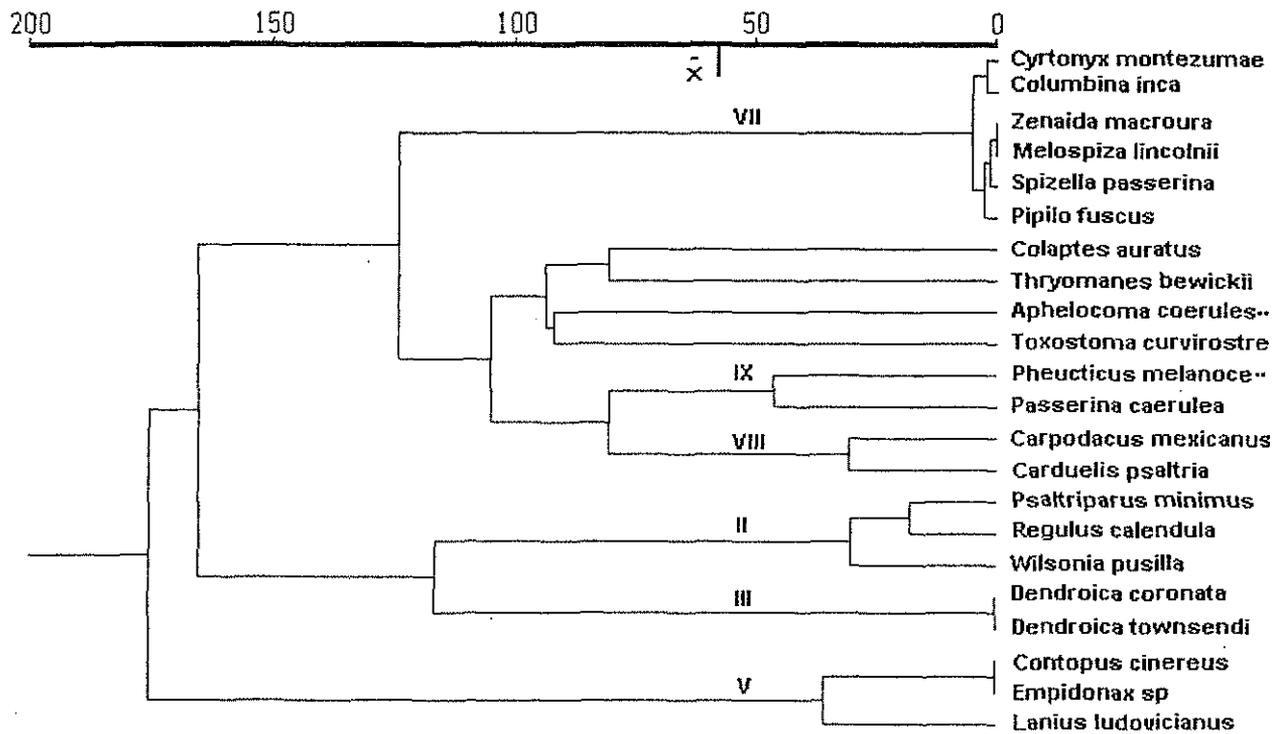
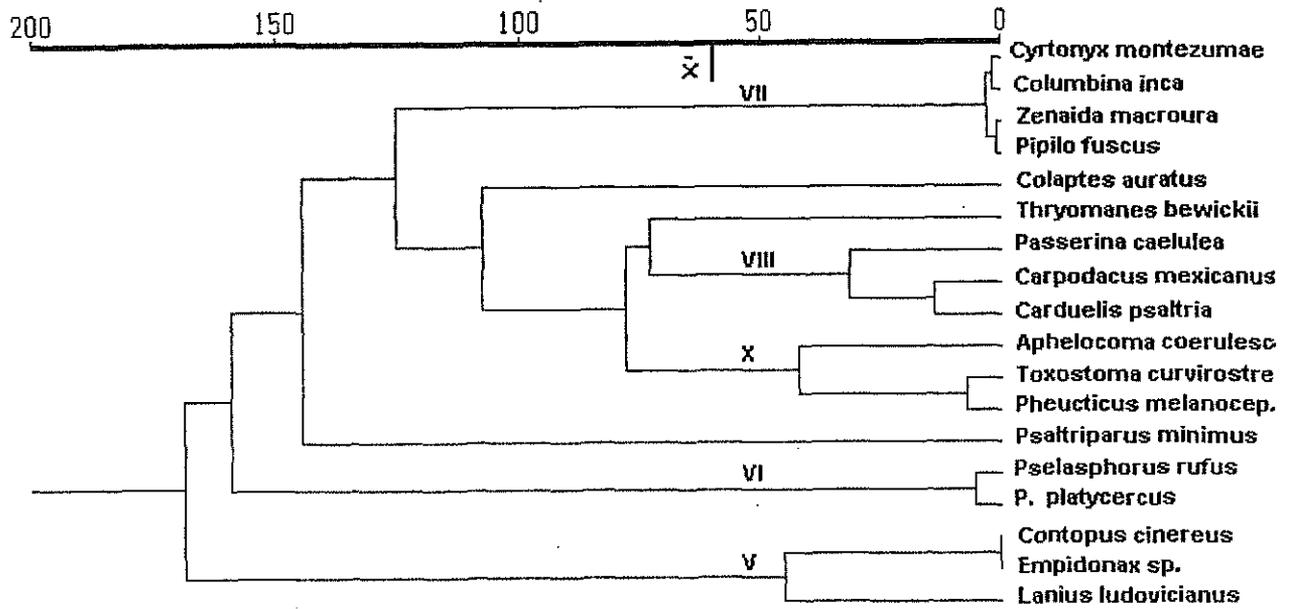


Fig. 18. Dendrograma de la comunidad de aves de cultivo en el volcán Malinche. La pequeña línea vertical indica el promedio de las distancias euclidianas de todas las combinaciones de pares de especies: Verano (arriba), $\bar{x} = 59.3$; invierno (abajo), $\bar{x} = 57.4$. Los números romanos representan los gremios en los que se agruparon las especies en cada estación (véase Cuadro 14). *Guiraca (Passerina) caerulea*, *Aphelocoma californica (coerulescens)*.

82

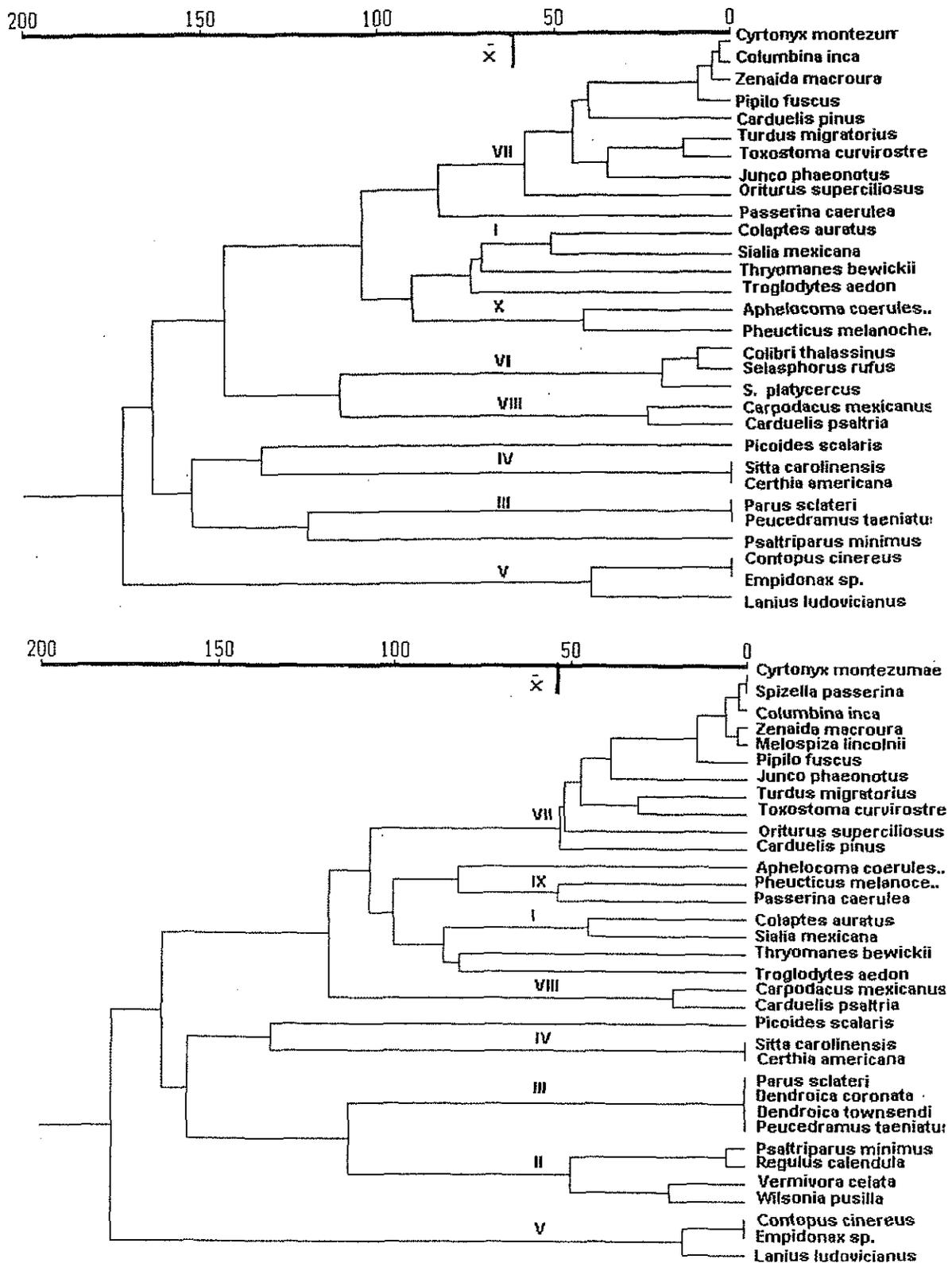


Fig. 19. Dendrograma de la comunidad de aves de ecotono en el volcán Malinche. La pequeña línea vertical indica el promedio de las distancias euclidianas de todas las combinaciones de pares de especies: Verano (arriba), $\bar{x} = 62.6$; invierno (abajo), $\bar{x} = 54.6$. Los números romanos representan los gremios en los que se agruparon las especies en cada estación (véase Cuadro 14). *Guiraca (Passerina) caerulea*, *Aphelocoma californica (coerulescens)*, *Poecile (Parus) sclateri*.

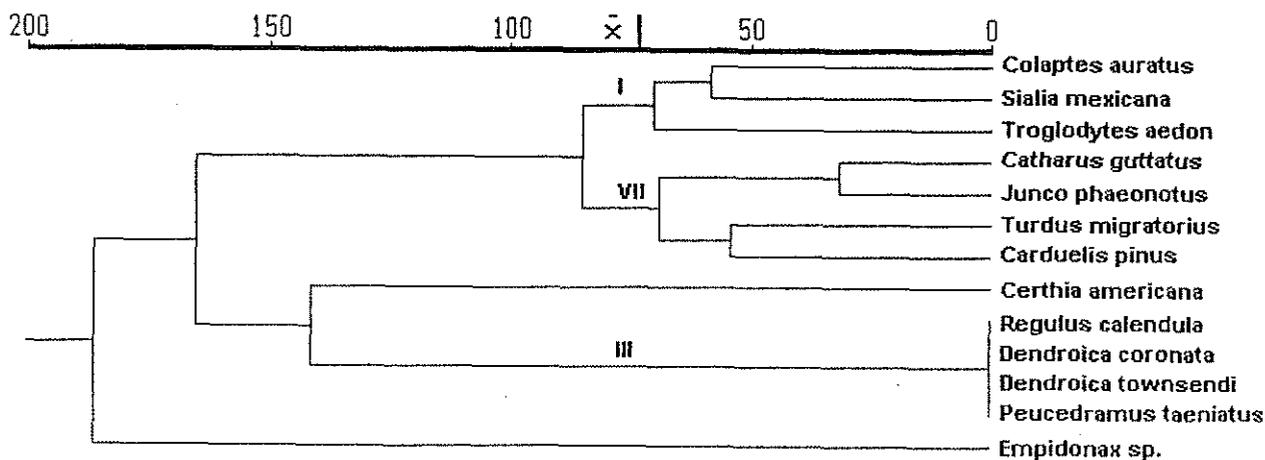
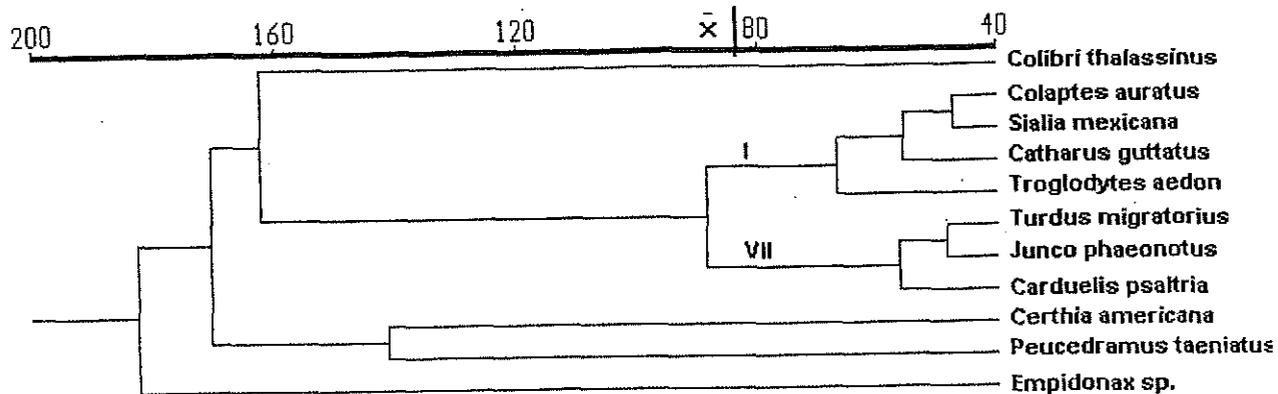


Fig. 20. Dendrograma de la comunidad de aves de pino en el volcán Malinche. La pequeña línea vertical indica el promedio de las distancias euclidianas de todas las combinaciones de pares de especies: Verano (arriba), $\bar{x} = 85.6$; invierno (abajo), $\bar{x} = 73.4$. Los números romanos representan los gremios en los que se agruparon las especies en cada estación (véase Cuadro 14). *Catharus occidentalis* en lugar de *C. guttatus*.

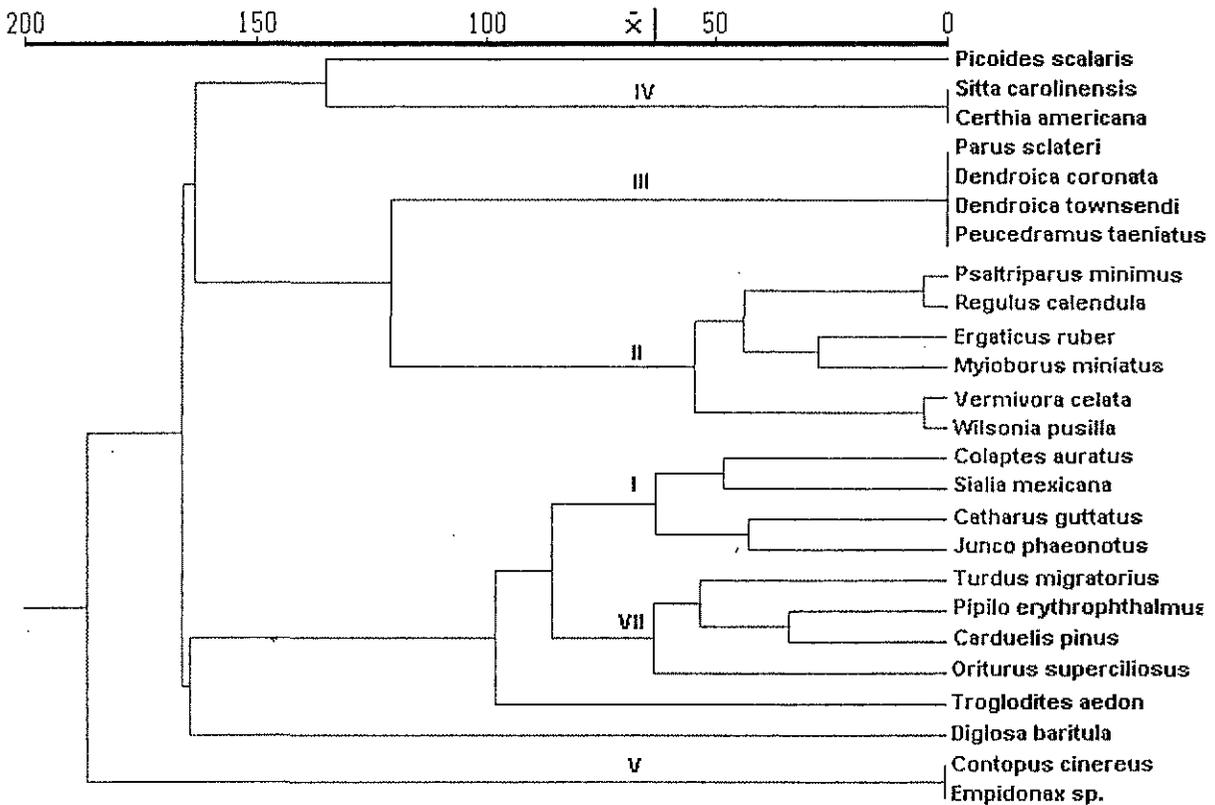
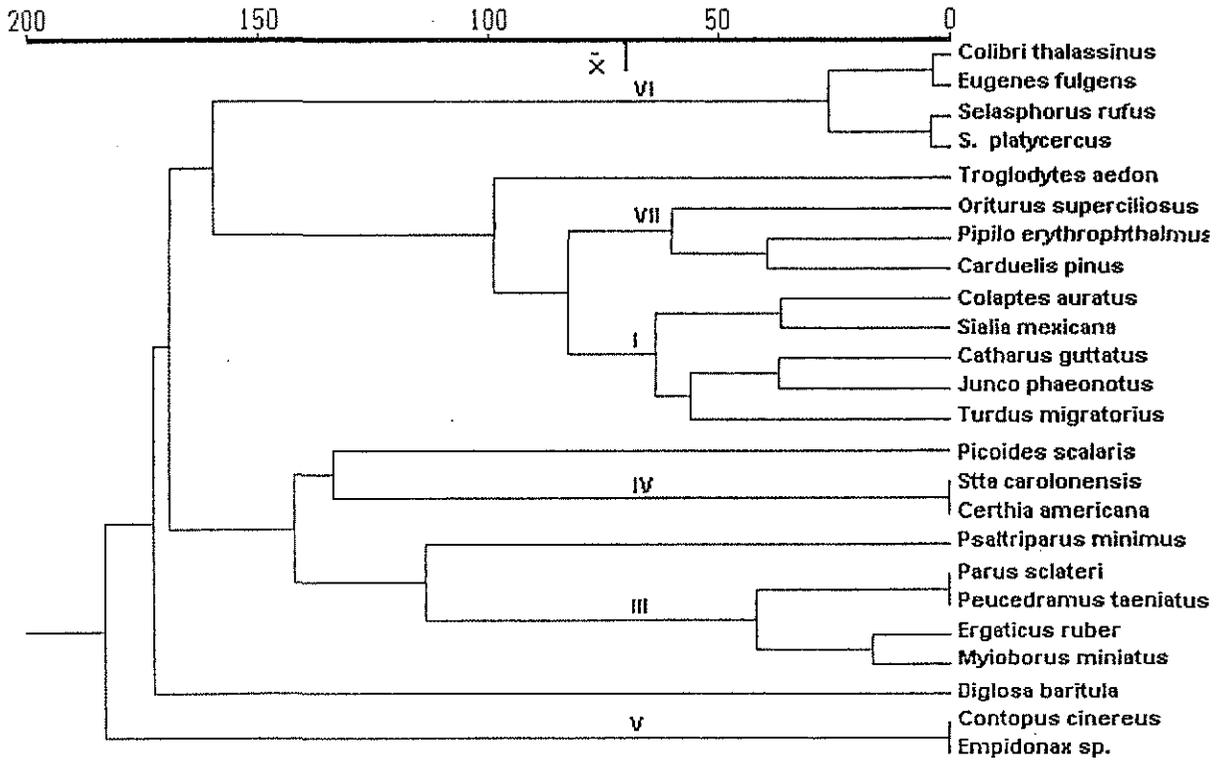


Fig. 21. Dendrograma de la comunidad de aves de pino-áile en el volcán Malinche. La pequeña línea vertical indica el promedio de las distancias euclidianas de todas las combinaciones de pares de especies: Verano (arriba), $\bar{x} = 71.2$; invierno (abajo), $\bar{x} = 65.6$. Los números romanos representan los gremios en los que se agruparon las especies en cada estación (véase Cuadro 14). *Poecile (Parus) sclateri*, *Catharus occidentalis* en lugar de *C. guttatus*.

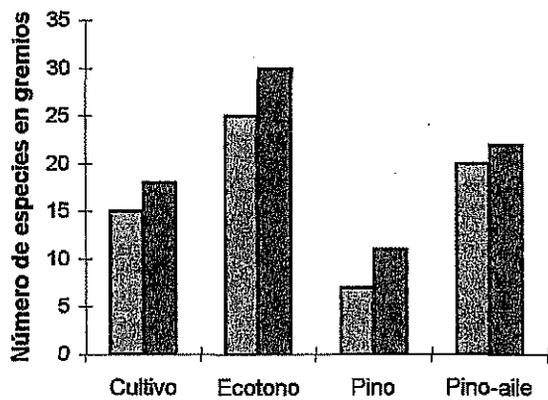
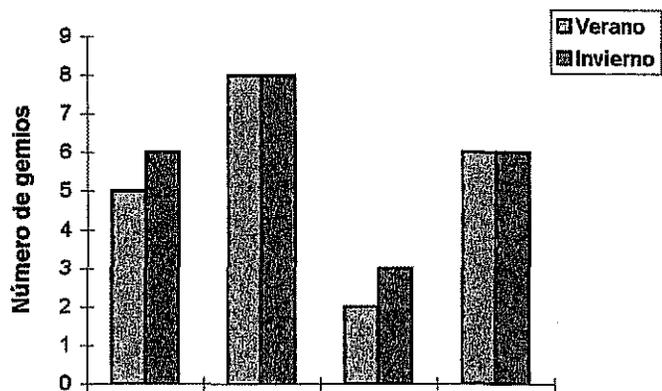


Fig. 22. Número de gremios y de especies de aves agrupadas en dichos gremios, en los cuatro hábitat estudiados durante verano e invierno en el volcán Malinche.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

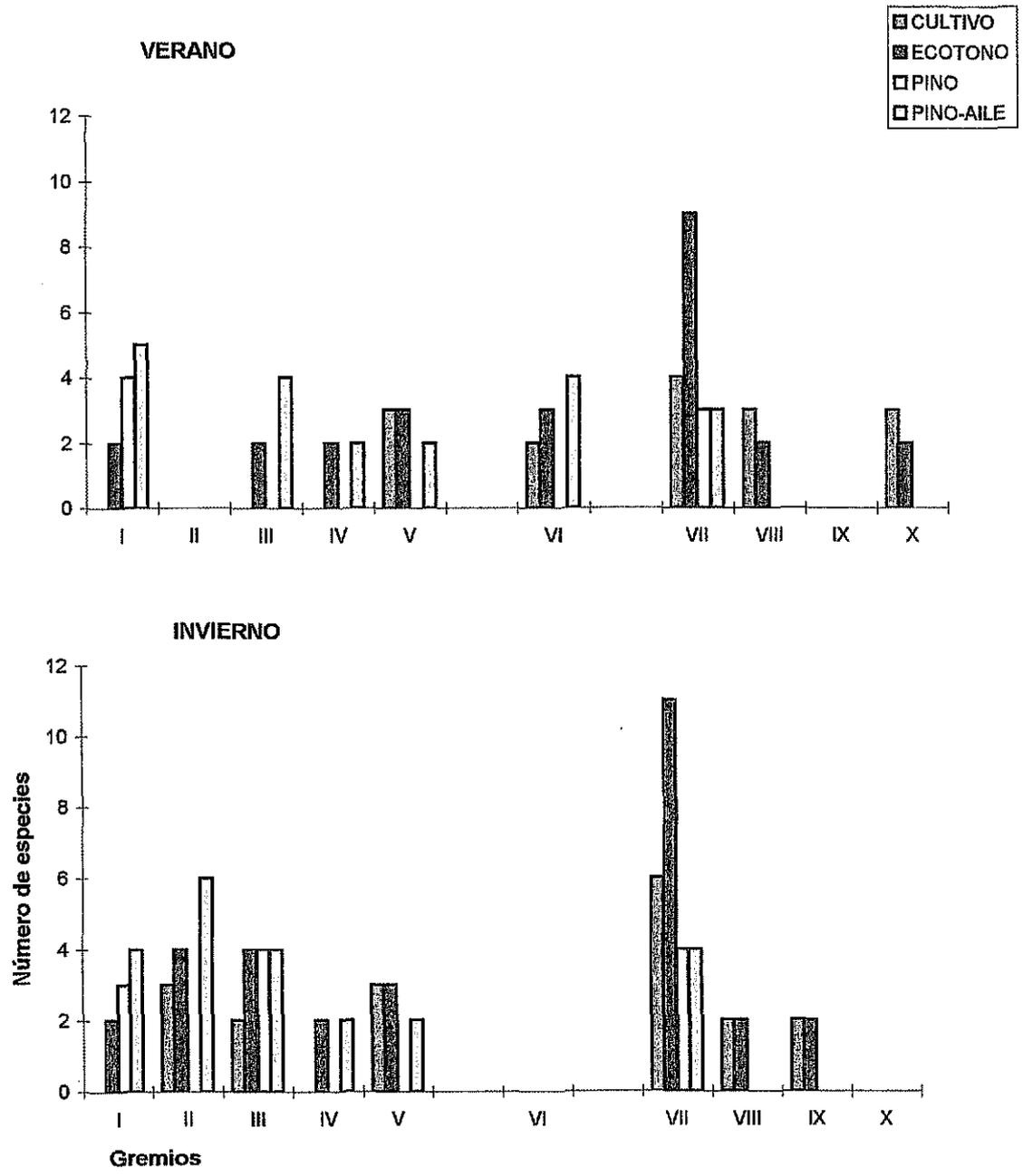


Fig. 23. Número de especies en cada gremio que resultó del análisis de conglomerados, tomando en cuenta técnica y sitio forrajero, en cada hábitat durante verano e invierno en el volcán Malinche. Especies que colectan insectos en: suelo (I), follaje de arbustos (II), follaje de árboles (III), corteza (IV). Acechadores (V). Chupanéctar (VI). Colectoras de granos en: suelo y hierba (VII), frutos (VIII), frutos y/o cultivo (IX). Frugívoras de árbol (X).

CUADRO 16. Análisis de correlación entre gremios y parámetros de la estructura de las comunidades de aves y de vegetación de cultivo, ecotono, pino y pino-aile, durante verano e invierno en el volcán Malinche. DAF = Diversidad a la Altura del Follaje, DEP = Diversidad de Especies de Plantas; $n = 8$, * $P < 0.05$.

Parámetros	Número de gremios	Especies en gremios
Comunidad de aves		
Especies en gremios	0.937 *	
Abundancia	0.614	0.615
Diversidad (H')	0.441	0.218
Vegetación		
DAF	- 0.761 *	- 0.674 *
DEP	0.559	0.592
Área basal	- 0.621	- 0.558
Densidad de árboles	- 0.852 *	- 0.783 *
Densidad de arbustos	0.240	0.309
Densidad de hierbas	0.288	0.254
Densidad de gramíneas	0.585	0.356

DISCUSIÓN

Amplitud del nicho

El promedio total de la amplitud del nicho de las especies, fue mayor en cultivo debido a la presencia de: *Carpodacus mexicanus* y *Carduelis psaltria*, las cuales presentaron los nichos más amplios, ya que forrajearon granos de hierbas, frutos y cultivo, siendo éstos más abundantes en dicho hábitat con respecto a los demás. Estos resultados indican lo que han concluido algunos autores (e. g. Wagner 1981, Finch 1989, Recher 1990), en el sentido que las especies son más generalistas en los hábitat que les ofrecen mayor abundancia de recursos, reduciendo sus nichos en mayor o menor grado, cuando dicha abundancia disminuye.

Por otro lado, en pino-aile un mayor número de especies insectívoras, con nichos muy estrechos, determinó que el valor promedio de amplitud fuera menor en dicho hábitat. En estas especies insectívoras (*Contopus cinereus*, *Empidonax sp.*, *Poecile sclateri*, *Certhia familiaris*, *Sitta carolinensis*, y *Peucedramus taeniatus*) se observó una tendencia a no variar, o muy escasamente, la amplitud de sus nichos en los distintos hábitat, lo cual puede indicar que para estas especies el nivel de recursos disponibles en cada hábitat no es determinante, debido a que son restrictivas a un sustrato en particular que les brinda el recurso alimenticio necesario (Franzreb 1978, Holmes y Robinson 1981, Airola y Barret 1985).

Contrariamente, las especies con nichos más amplios, los variaron de forma notoria entre los hábitat, en particular especies que utilizaron el suelo en alguna proporción: *Carduelis pinus* y *Carpodacus mexicanus*, granívoras, así como las omnívoras *Pheucticus melanocephalus*, *Sialia mexicana* y *Turdus migratorius*. De acuerdo con Franzreb (1978), la explicación de estos resultados podría descansar en el hecho de que las especies,

ya sea omnívoras o granívoras, que utilizan el suelo o hierba en alguna proporción, son más plásticas ya que no necesitan seleccionar un sustrato en particular de un árbol determinado. Además, la hojarasca depositada en el suelo ofrece mayor diversidad de presas, particularmente de insectos, que las especies omnívoras pueden consumir (Rosenberg 1990).

El argumento expuesto (e. g. MacArthur 1972, Charnov 1976, Cody 1983, Wiens 1989, Loiselle y Blake 1990) de que la contracción o expansión del nicho de las especies está en función de la abundancia y disponibilidad de los recursos, se evidenció al analizar la amplitud de nicho de las especies que se presentaron en más de dos hábitat en el transecto altitudinal (Fig.14). Lo más destacado fue lo observado en tres especies que forrajearon en mayor proporción en el suelo: *Colaptes auratus* fue más especialista en cultivo que en el resto de los hábitat, en los cuales posiblemente exista mayor abundancia de insectos en el suelo, debido a la gran cantidad de gramíneas amacolladas y de hojarasca acumulada de cultivos y otros árboles; *Carduelis pinus* y *Sialia mexicana* forrajeros de granos de suelo y hierba, así como insectos de suelo, fueron más generalistas en pino donde existe menor densidad de hierbas y gramíneas (véase Cuadro 9) y no se presentan arbustos cuyas fructificaciones, al madurar, dejan caer las semillas al suelo. Estos resultados mostraron lo afirmado por Bell y Ford (1990) y Loiselle y Blake (1990), en el sentido de que algunas aves son más selectivas sobre un recurso cuando existe en forma abundante; pero cuando dicho recurso escasea, las especies se comportan más generalistas.

Sin embargo, en las cuatro comunidades, tomando en cuenta sólo a las especies residentes, el valor de amplitud del nicho fue mayor en verano. Durante esta estación, en el volcán Malinche se observa mayor abundancia de hierbas (véase Cuadro 9), asimismo, ocurre la floración y fructificación de gran cantidad de plantas y la maduración de los granos del cultivo (Cuadro 1). Debido a este estado de la vegetación durante verano, en los cuatro hábitat, es posible que se incremente la densidad de artrópodos, los cuales constituyen un importante recurso para las aves, ya que se ha observado que dicho

aumento está relacionado con la densidad de la vegetación (Southwood 1961, 1980) y la época de lluvias (Levings y Windsor 1985, Poulin et al. 1992).

Adicionalmente, los cambios estacionales en la amplitud del nicho de algunas especies con requerimientos variados, ilustran que el tamaño del nicho está relacionado con la abundancia de los recursos en cada hábitat y estación (Recher 1990). De tal forma se observó que *Thyomanes bewickii* en cultivo, fue más generalista en verano que en invierno, pero en ecotono se apreció lo contrario; en cambio *Troglodytes aedon* fue más especialista en pino y pino-aile en verano, ampliando su nicho en la misma estación en ecotono. Esto significa que dichas especies insectívoras ampliaron sus nichos durante verano en los hábitat (cultivo y ecotono respectivamente), donde encontraron mayor número de insectos disponibles en los sustratos bajos, en los cuales forrajearon ambas especies. Lo contrario se observó en *Carpodacus mexicanus*, especie que forrajó en mayor porcentaje granos en frutos de hierbas, que son más abundantes en cultivo (véase Cuadro 9) fue más especialista en cultivo durante verano, ampliando su nicho durante esta estación en ecotono, donde existe mayor cantidad de hierbas.

A lo anterior, se puede agregar lo mostrado por *Pheucticus melanocephalus*, especie que se abasteció de insectos y de granos y/o frutos en proporciones más o menos semejantes, al ampliar su nicho marcadamente en cultivo y ecotono durante invierno, debido a la presencia de granos de maíz maduros en esa estación, de los cuales forrajó en mayor grado.

Por consiguiente, se puede resumir que: 1) las especies con requerimientos específicos no varían sus nichos entre los hábitat y estaciones; 2) algunas especies, con requerimientos variados, son más generalistas en hábitat y épocas con mayor abundancia de recursos, sin embargo, bajo estas condiciones, otras especies con iguales características pueden especializarse en un recurso más óptimo para ellas; 3) en hábitat con vegetación muy homogénea, (se observó en el bosque de pino), en los cuales existe menor abundancia y variedad de recursos, las especies con mayor plasticidad, que generalmente se alimentan

en estratos bajos, amplían sus nichos, consumiendo el recurso que esté a su alcance. Lo anterior se adecua a la hipótesis planteada en este aspecto.

Por otro lado, la relación positiva abundancia-amplitud del nicho de las aves que se ha encontrado (e.g. Vandemeer 1972, Bock y Ricklefs 1983, Brown 1984) únicamente se observó en cultivo durante verano. Lo que seguramente se debió a que en el hábitat y durante esa estación, especies con mayor abundancia como *Thryomanes bewickii*, *Pheucticus melanocephalus*, *Carpodacus mexicanus* y *Carduelis psaltria* tuvieron los nichos más amplios. Sin embargo, en ecotono, estas especies, al no variar significativamente sus nichos, su abundancia disminuyó notablemente (véase Fig 9). Los resultados están de acuerdo con lo expuesto por Seagle y McCracken (1986), que consiste en afirmar que especies con requerimientos variados, y por consiguiente nichos amplios, tendrán abundancias altas siempre y cuando el hábitat ofrezca el nivel de recursos adecuado.

Por último, es importante señalar que el promedio de la amplitud del nicho de las especies residentes en las cuatro comunidades fue menor en invierno, lo cual expresa, de acuerdo con Fretwell (1972) y Alatalo y Alatalo (1980) una tendencia general de las aves, a estrechar su nichos, cuando se intensifican las interacciones entre éstas debido a la escasez de alimento. Dichos resultados coinciden con los de diversidad de especies en cada comunidad (Fig. 17). Por lo tanto es posible suponer que si existe gran disponibilidad de recursos, las comunidades tendrán gran diversidad y sus especies tenderán a ser más generalistas.

Traslape del nicho

El valor promedio de los traslapes de las especies en cada hábitat mostró una relación con el número de especies, lo cual explica el porqué en ecotono se observó el valor más alto y en pino el más bajo. De igual forma, los valores fueron mayores en invierno en los cuatro

hábitat, debido a que la presencia de especies migratorias de invierno, más numerosas que las de verano, origina un incremento en el traslape total de las especies residentes con las cuales interactúan.

Sin embargo, algunas especies residentes mostraron un incremento en el traslape en ambas estaciones. En cultivo, *Carpodacus mexicanus*, *Carduelis psaltria*, *Aphelocoma californica*, *Toxostoma curvirostre* y *Pheucticus melanocephalus*, presentaron mayor traslape en verano debido a que las cinco especies forrajearon frutos de árboles (capulines y tepozanes) que maduran en verano; pero en invierno, *Aphelocoma californica* y *Pheucticus melanocephalus* se alimentaron de granos de cultivo de maíz, los cuales están disponibles en esa estación, representando un recurso más atractivo. En ecotono, *Guiraca caerulea*, junto con otras cuatro especies, forrajó granos de hierbas en verano, en cambio en invierno redujo su tralape, ya que sólo compartió su nicho con tres especies con las cuales se aprovisionó de granos de maíz. En pino, *Colaptes auratus* y *Junco phaeonotus*, con otras cuatro especies, se abastecieron de especies de insectos, que se encuentran en el suelo en mayor proporción en verano, con respecto a invierno. Lo mismo ocurrió con *Troglodytes aedon* en pino aile (Apéndice 4).

Los resultados anteriores, al igual que los encontrados por Rotenberry y Wiens (1980) indican que el traslape total de cada especie, puede estar relacionado con el número de especies con las que cada una de ellas se traslapa, dependiendo del recurso que en cada hábitat y estación se encuentre disponible. De esta forma, durante invierno, existe una tendencia de las aves a reducir sus traslapes debido, ya sea a la escasez de alimento (Bell y Ford 1990, Recher 1990) o a la selectividad de ciertos recursos disponibles durante esta estación, que les son más atractivos (Loiselle y Blake 1990). Asimismo, durante invierno, dicha tendencia se ve reforzada por el flujo de especies migratorias, que pueden representar competidores potenciales. La presencia de dichas especies, si son dominantes, provocan un cambio en el sustrato forrajero de las especies con las que interactúan (Williams y Batzli 1979a, Recher 1990). Lo anterior se observó en *Ergaticus ruber*, especie

propia del bosque de pino-aile, la cual disminuyó su traslape en invierno, cambiando de sitio forrajero a los arbustos, con reducción de su nicho, debido posiblemente a la presión ejercida de las especies migratorias muy abundantes, entre las que se encuentra *Dendroica coronata*, que se alimentaron en los estratos más altos

Se ha mencionado que existe una correlación positiva entre la amplitud y traslape del nicho de las aves (e. g. Wiens 1989, Bell y Ford 1990), no obstante, los resultados demostraron una correlación significativa únicamente en ambos bosques durante verano; época en la cual la abundancia de insectos y granos de hierbas permite que las especies amplíen sus nichos provocando un mayor grado de traslape. Dichos resultados aceptan la hipótesis planteada en este aspecto: mayor traslape en especies con nichos amplios. Sin embargo, en cultivo y ecotono se apreció una gran cantidad de granívoras del suelo con nichos muy estrechos, éstas presentaron traslapes altos en ambas estaciones, indicando que dicho sustrato les ofrece la cantidad de recursos necesarios para poder coexistir (Franzreb 1978). Lo anterior explica el porqué no se encontró ninguna relación entre el traslape y la abundancia de cada especie tomando en cuenta las cuatro comunidades. Asimismo, parece indicar, lo afirmado por Landres y MacMahon (1983), que la especialización ecológica no necesariamente se correlaciona con un decremento de las interacciones de una especie y que las generalistas tienen un gran potencial para interactuar con otras especies, siempre y cuando el nivel de recursos lo permita.

Por último, el incremento del traslape total de las especies residentes de los cuatro hábitat durante invierno, en relación con los valores de diversidad de especies de aves en cada comunidad (Fig. 17), expresa que en comunidades con altas diversidades, las especies tienden a reducir sus traslapes.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Gremios

Los resultados mostraron una correlación positiva entre el número de gremios y especies en los gremios en cada comunidad, lo cual indica, como era de esperarse, que comunidades con un número alto de especies tienen mayor número de gremios que aquellas que contengan menos especies. Sin embargo, el análisis de correlación también reveló que los hábitat más heterogéneos presentan mayor número de gremios que los de vegetación más uniforme (véase Cuadro 16). Esto parece sugerir que la estructura de la vegetación, guardando una clara relación con el número de especies de aves, juega un papel importante en la determinación de los gremios de una comunidad, por lo que la heterogeneidad de la vegetación, mayor en ecotono y menor en pino, fue un factor determinante. Lo anterior ha sido observado por otros autores (e. g. Terborg 1977, Landres y MacMahon 1983, Faaborg 1985, Remsen 1985, Holmes y Recher 1986), quienes han concluido que el incremento de los gremios es el resultado a su vez, del aumento de los estratos de vegetación que ofrecen mayor variedad de sustratos que las aves pueden utilizar. De tal forma que la complejidad en la estructura de la vegetación, la cual determina la variedad y abundancia de recursos en un hábitat, influye de manera importante en la repartición de los recursos entre las especies de la comunidad (Finch 1989).

Asimismo, los resultados obtenidos muestran que existe una variación estacional tanto en el número como en la composición de especies en los gremios; lo cual se evidenció en los cambios ocurridos en cultivo durante invierno, por el reacomodo en los gremios de las especies que consumen frutos y granos, debido a la maduración de frutos de árboles (en particular de tejocote) y granos de maíz y trigo en esta estación (véase Cuadro 1).

Dichos resultados concuerdan con los encontrados por Landres y MacMahon (1983) y Stapanian et al. (1994) que demuestran que la variación anual en la abundancia y disponibilidad de los recursos son importantes para la determinación de los gremios en los

diferentes hábitat y estaciones. Landres y MacMahon (1983) son enfáticos en señalar que las variaciones climáticas modifican el estado de los recursos, y consecuentemente la estructura de los gremios, y que la competencia interespecífica no influye de manera importante en la repartición de los recursos. Sin embargo, con respecto a esto último, en el presente estudio se observó, contra lo esperado, que las especies migratorias insectívoras, provocaron la adición de nuevos gremios en las cuatro comunidades (véase Figs. 18-21). Particularmente en pino-aile, se apreció que cuatro especies residentes, que forrajeaban insectos del follaje de árboles, se dividieron en dos gremios en invierno, buscando, al parecer, interactuar con el menor número de migratorias y así lograr una mejor repartición de los recursos. Al respecto, Wagner (1981), analizando a un grupo pequeño de colectores de follaje, concluyó que la presencia de las migrantes no afecta la conducta de las residentes, pero reconoció que la escasez de recursos podría influir para que este patrón no se manifestara. De tal forma que en este estudio, un decremento de insectos en los árboles durante invierno (Poulin y Lefebvre 1996) aunado a la presión ejercida por las especies migratorias, las cuales constituyen competidores potenciales, pudieron ser las causas en la variación de la estructura de los gremios de las especies insectívoras de follaje.

No obstante lo anterior, este patrón no se manifestó en cultivo y ecotono en relación con las especies migratorias granívoras (*Spizella passerina* y *Melospiza lincolnii*), las cuales compartieron con las residentes el gremio de colectores de granos de suelo, demostrando, que independientemente del número de agremiadas, dicho sustrato les ofrece el recurso necesario para subsistir (Stapanian et al. 1994).

Para mayor explicación, los cambios registrados en nueve especies que se agruparon en distintos gremios en las cuatro comunidades (Cuadro 15) indicaron, de una parte, que en cultivo y ecotono la variación estacional en frutos de árboles y granos de cultivo tiene relación con la composición de los gremios como se expresó anteriormente. De acuerdo a la abundancia de dichos recursos, *Aphelocoma californica*, *Toxostoma curvirostre*, *Pheucticus melanocephalus* y *Guiraca caerulea*, cambiaron de gremio durante

verano e invierno. En los bosques las especies omnívoras que forrajean en el suelo también se agremiaron de manera distinta de acuerdo al hábitat y estación: *Catharus occidentalis*, *Turdus migratorius* y *Junco phaeonotus*, del gremio de colectores de insectos en el suelo a colectores de granos en el suelo.

Lo anterior reveló que algunas especies, particularmente las que utilizan los recursos animal y vegetal en proporciones más o menos semejantes, muestran cierta plasticidad (Franzreb 1978) y cambian de gremio, según la abundancia del recurso, vegetal o animal, independientemente del número de especies con las cuales se agremien. Sin embargo, dicha plasticidad no se observa en especies colectoras de insectos del follaje con nichos más estrechos como *Ergaticus ruber* y *Myioborus miniatus*, las cuales cambiaron de gremio en invierno, al parecer por la influencia ejercida de cinco especies migratorias.

Debido a que en el análisis de agrupamientos se tomaron en cuenta únicamente los grupos estadísticamente significativos (Strauss 1980), los resultados mostraron que nueve especies residentes no se agruparon con alguna otra en un momento dado (Cuadro 15); lo cual puede indicar una reducción o incluso pérdida de competencia, sin embargo, en la mayoría de éstas no se observó un decremento en el traslape, sugiriendo que las especies agrupadas en los gremios, las más semejantes ecológicamente, no necesariamente son las únicas que se traslapan y que éstas interactúan, de alguna manera, con especies de otros gremios.

Un buen ejemplo de lo anterior se observó en *Thyomanes bewickii*, especie abundante en cultivo y ecotono, donde tiene un nicho muy amplio pues se provee, en menor o mayor proporción, de insectos del suelo, corteza y follaje (Apéndices 2 y 3); siendo la única especie que forrajea de esta manera no se agremió con ninguna otra, no obstante tuvo un traslape alto, especialmente en invierno (Cuadro 12).

Considerando estos resultados se puede concluir, que no obstante las especies en los gremios representan competidores potenciales, no en todos los miembros de un gremio se establece una acción competitiva, sobre todo cuando los recursos son suficientes (Wagner 1981); pero en periodos de escasez y en presencia de especies migratorias, esta interacción puede influir en la repartición de los recursos, modificando la estructura de los gremios.

CAPÍTULO IV

Morfología y uso de recursos

INTRODUCCIÓN

Las especies de aves que se encuentran en un hábitat determinado muestran semejanzas ecológicas importantes, pero difieren, de alguna manera, en su morfología, conducta forrajera y uso de recursos para lograr su coexistencia (Moermond 1990). Así, por ejemplo, las especies de *Parus* estudiadas por Lack (1971) distaban en su morfología, tamaño y tipo de presa y los sitios y estratos de alimentación durante las estaciones del año. Estas diferencias, presumiblemente indican los límites de competencia interespecífica sobre el número de especies que pueden coexistir (Schoener 1974), y son de suma importancia en la disposición de las comunidades.

De igual manera, existen especies que sin mostrar distinciones morfológicas significativas, se reparten el recurso alimenticio, sobre la base de su ocurrencia en diversos sitios del hábitat, o empleando distintas técnicas forrajeras, evitando así la competencia (MacArthur 1958); o por el contrario, las especies que ocurren en el mismo sitio pueden diferir en su morfología y conducta o en ambas a la vez (Wagner 1981).

El análisis de las relaciones entre morfología y conducta forrajera y su influencia sobre el uso de recursos por las especies es de sumo interés en el estudio de las comunidades de aves (Ford 1985, Terborgh y Robinson 1986).

Morfología y conducta forrajera

Ha existido cierta tendencia, particularmente en los estudios sobre aves, de relacionar algunas características morfológicas, por ejemplo, la forma del pico con los hábitos alimenticios. Asimismo, otras han mostrado claras correlaciones ecológicas: el tarso de las aves que forrajean sobre las ramas es generalmente más corto que las que forrajean en el suelo (Richardson 1942, Dilger 1956), y las alas de las aves que maniobran en hábitats cerrados son más redondeadas que las que habitan zonas abiertas (Savile 1957, James 1982). Por consiguiente, se pueden encontrar diferencias claras entre las especies respecto de las dimensiones del pico, alas, tarso, tamaño del cuerpo u otras características morfológicas entre las especies, ya sea de un gremio o de toda la comunidad, que tengan relación con la conducta forrajera.

Los estudios de ecomorfología (Leisler y Winkler 1985) en las comunidades de aves no son escasos, debido principalmente a que los datos morfológicos de los organismos resultan más fáciles de obtener que información sobre hábitos alimenticios, uso del hábitat o conducta (Ricklefs y Travis 1980). Las medidas de los individuos pueden tomarse de ejemplares de museo, independientemente del hábitat o taxonomía, facilitando una comparación muy amplia (Miles et al. 1987). Algunos de estos estudios (e. g. Karr y James 1975, Miles y Ricklefs 1984) han mostrado una asociación clara entre las variables ecológicas (sustrato y conducta forrajera) con las características morfológicas de las aves, sugiriendo, que la morfología de las especies predice su ecología. Por lo tanto, los estudios morfológicos podrían ser útiles para describir las relaciones entre las especies (Miles et al. 1987).

En este sentido, el valor de un análisis morfológico, en un estudio sobre comunidades, se justifica debido a los resultados de algunas investigaciones que han evidenciado la relación estrecha entre morfología y ecología. Por ejemplo, la que existe entre el tamaño del cuerpo del individuo y el de la presa en vertebrados carnívoros

(Vézina 1985). Particularmente en aves, por lo regular, las especies son separadas a nivel de familia por sus características morfológicas y estos patrones reflejan diferencias ecológicas entre dichos grupos. En las columbiformes de bosques tropicales, por ejemplo, las especies que se alimentan en el suelo son más pequeñas, de alas más cortas y tarso más grande que las que se alimentan en los árboles, las cuales presentan picos más fuertes (Karr y James 1975). Algunas especies de mieleros que principalmente colectan insectos del follaje o de la corteza, generalmente tienen picos más cortos que los que se alimentan en mayor proporción de néctar (Ford y Paton 1977).

Se ha observado que la morfología de algunos insectívoros cuya alimentación es de presas con ciertas adaptaciones antipredatorias, se correlaciona con la captura de la presa (Lederer 1975, 1984). Por otro lado, los frutos a menudo tienen características para atraer a las aves frugívoras, para que éstas dispersen las semillas. Los frutos son entonces más accesibles que los insectos, por lo que se podría esperar que la morfología de los frugívoros estuviera más ampliamente relacionada con las características de los frutos y semillas (Wiens 1989).

Ricklefs (1977) estudiando los patrones morfológicos de especies que se alimentaban de cuatro tipos de frutos, encontró diferenciación con base en la razón de las dimensiones de ala/cuerpo, tarso/cuerpo, dedo medio/cuerpo, pero ninguna en relación con las medidas del pico. Por otro lado, Wheelwright (1985) observó que las especies frugívoras con mayor amplitud del pico, consumían mayor variedad de frutos que las que tenían amplitudes pequeñas; asimismo, el tamaño de los frutos grandes consumidos estaba en función de la abertura del pico, pero en los frutos pequeños no se observó esta relación. Ciertamente, el tamaño máximo de frutos consumidos puede estar limitado por la morfología, lo cual no significa que las especies con picos amplios se abstengan de comer frutos pequeños.

Si la morfología de una especie está ampliamente correlacionada con el tipo de presa, la manera de captura y su manipulación, entonces, considerando estas

características, el grado de traslape pudiera estar dado por las similitudes morfológicas entre las especies. Ricklefs y Cox (1977) encontraron correlaciones significativas entre las similitudes del sitio forrajero, de la estructura del pico y la razón ala/tarso, así como entre la de esta última con la de la técnica forrajera; sin embargo, el traslape del hábitat no se correlacionó con la similitud morfológica. Miles y Ricklefs (1984) observaron una marcada relación entre las longitudes del dedo medio y el tarso de las especies con el sustrato forrajero, lo cual, discuten los autores, indica que la variación en las características de locomoción explica mejor que cualquier otra variable morfológica, dónde y cómo las aves forrajeen; y que sus resultados sugieren un paralelismo entre la selección del tamaño de la presa y la morfología de las patas. Estos argumentos se adecuan a la hipótesis planteada por Hespeneheide (1975), en el sentido de que el sitio forrajero es más fácilmente segregado que el tamaño de la presa, y que las características locomotoras involucradas en la conducta forrajera podrían variar más entre especies que las características tróficas.

La relación morfología-ecología, es desde luego más aparente dentro de grupos taxonómicos. En distintas especies de *Parus (Poecile)* en Europa, por ejemplo, se observó una relación entre el tamaño del pico y la utilización del recurso (Partridge 1976, Herrera 1978a). De igual forma, en nectarívoros especializados como los colibríes, existe una relación entre el tamaño del pico y el de la corola de las flores en las cuales forrajeen (Kodric-Brown et al. 1984). Keast y Saunders (1991) encontraron mayor longitud del tarso y ala en *Regulus calendula* que en *R. satrapa*, concluyendo que el tarso más grande permite a la especie mayor variabilidad en el uso de sustratos, lo cual indica una explotación más amplia de recursos, y que la longitud de las alas está relacionada con la captura de las presas en el aire.

No obstante, a pesar que los estudios referidos anteriormente, han demostrado una estrecha relación entre la morfología y aspectos de la dieta y conducta forrajera, otros resultados no han encontrado dicha asociación. No se observó relación entre el tamaño

del pico y el de la presa en insectívoros colectores de follaje (Root 1967), ni tampoco con el tamaño de las semillas en aves granívoras (Thompson y Lawton 1983). Esto debido quizá a que la morfología está influenciada por otras fuerzas selectivas o que los patrones morfológicos varían: de acuerdo al nivel de la escala de que se trate; de localidad a localidad y entre grupos de especies (Wiens 1989).

Morfología y abundancia de especies

Al igual que la morfología, la abundancia difiere entre especies de una misma comunidad. Sin embargo, se ha demostrado una relación inversa entre la abundancia y el tamaño del cuerpo en una variedad de animales (Elton 1927, Damuth 1981, Peters 1983, 1984, Dobson et al. 1995), debida a que las poblaciones de diferentes especies tienden a utilizar la misma cantidad de energía. Particularmente en aves, los trabajos de Newton (1979), Juanes (1986) y Brown y Maurer (1987) han encontrado una relación similar sólo en aves depredadoras.

Recientemente, Damuth (1991, 1993) y Nee et al. (1991) concluyen que la correlación es muy pobre como para asumir que la talla de una especie sea un buen indicador de su abundancia, mientras que Brawn et al. (1995) argumentan que la relación negativa, en todo caso, pudiera estar en función del tamaño de la muestra considerada; por su parte, Gaston y Blackburn (1996) afirman que dicha correlación está en función del grupo taxonómico que se trate.

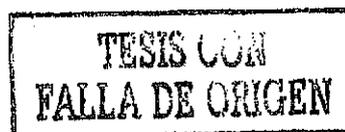
Según Brown y Maurer (1987), la disminución de la abundancia a medida que se incrementa la talla del cuerpo, se debe a que existe una tasa máxima de energía para cada especie que ocasiona un ajuste, resultando: poblaciones con alta densidad de individuos de pequeño tamaño o poblaciones de baja densidad con individuos de gran tamaño.

No obstante, si la abundancia de las poblaciones se ve influenciada por las interacciones competitivas entre las especies, se puede esperar que no exista una correlación significativa entre las densidades de las especies de tamaño similar, es decir, las especies abundantes en una comunidad no necesariamente tendrían la misma talla. James y Boecklen (1984) encontraron que la abundancia relativa de especies en la comunidad varía, independientemente del grado de similitud morfológica. Asimismo, Griffiths (1986) observó, en diversas comunidades, que especies de determinado tamaño eran más abundantes que otras; lo cual se podría deber, según el autor, a una convergencia evolutiva hacia la semejanza de tamaño en algunos miembros de ciertos grupos (i. e. granívoros, insectívoros), con relación a la explotación del recurso.

Conducta forrajera y uso del microhábitat

Debido a la facilidad que existe para observar los hábitos forrajeros de las aves, la mayor parte de las investigaciones realizadas sobre uso del hábitat, se han basado más en las características forrajeras que en la dieta de las especies (Wiens 1989). Dichas investigaciones, han sido conducidas bajo el supuesto de que las diferencias de los hábitos forrajeros reflejan la manera de cómo las especies hacen uso del recurso alimenticio (MacArthur 1958, 1972). Por consiguiente, la variación en la conducta forrajera ofrece importantes indicios para apreciar e interpretar los patrones de explotación del alimento y habilidades de las aves en la comunidad (Moermond 1990).

En consecuencia, las especies de un determinado grupo pueden diferir en sus técnicas forrajeras y uso del microhábitat. Así por ejemplo, en las cinco especies del género *Dendroica*, estudiadas por MacArthur (1958) en bosques de coníferas durante el verano, se observaron diferencias en la forma de obtener el alimento y en el sitio de aprovisionamiento de éste, aunque dos especies se traslaparon en estas características.



Otras investigaciones encontraron estas diferencias en grupos de especies en determinados hábitat (Root 1967, Morse 1968, Feinsinger 1976, Wolf et al. 1976); o en comunidades que ocupan hábitat similares (Cody 1968; Morse 1971, 1976; Diamond 1975; Karr 1976; Rabenold 1978; Noon y Able 1978).

Manuwal (1983) observó un cambio en el sitio forrajero de las especies, incluyendo las insectívoras y las granívoras, que normalmente forrajean en el suelo, durante el periodo en el que el renuevo se concentra en la parte superior del dosel. Asimismo, Maurer y Whitmore (1981) encontraron cambios en técnica y sitio forrajero de algunas aves insectívoras en bosques deciduos jóvenes y maduros. En el estudio realizado por Sabo y Holmes (1983), dos especies insectívoras cambiaron considerablemente de estrato forrajero en hábitat de diferentes alturas. Asimismo, cambios en la conducta forrajera han sido observados por Landres y MacMahon (1983) en especies que se distribuyen en bosques de encino en Sonora y California y por Rabenold (1978) en bosques de los Apalaches y de Maine.

De igual manera, Alatalo (1982) señala que ocho especies colectoras de follaje lo hacían en diferentes árboles y sitios de éstos, cambiando su técnica forrajera de verano a invierno; y Seather (1982) reportó cambios estacionales muy semejantes en passeriformes en bosques de aile en Noruega.

Algunos autores (e. g. Holmes y Robinson 1981, Robinson y Holmes 1982, Morrison et al. 1985, Holmes y Schultz 1988, Petit et al. 1990) afirman que la conducta forrajera y uso del microhábitat por las aves en bosques templados, tienen relación con la disponibilidad de los recursos alimenticios. Los resultados de sus investigaciones han concluido que dicha disponibilidad está en función de: *a*) los tipos y abundancia de las presas, las cuales varían entre las especies de plantas; *b*) la estructura del follaje y las características de la vegetación, las cuales influyen en la detectabilidad y accesibilidad y *c*) la morfología y habilidades conductuales de cada especie para detectar y capturar a las presas.

Por lo anterior, es de esperarse que la conducta forrajera y el uso del microhábitat, varíen espacial y temporalmente de acuerdo a la fluctuación en el nivel de recursos, por lo cual la estructura de la vegetación juega un papel muy importante en la determinación de estos aspectos.

Objetivos

El objetivo general de este capítulo es analizar aspectos relacionados con la ecomorfología de las especies de aves consideradas en este estudio, y la variación temporal en el uso del recurso que dichas especies hacen a lo largo del transecto altitudinal. Por lo que se pretende evaluar:

- a) La asociación entre la morfología y conducta forrajera de las especies de aves.
- b) La relación entre morfología y abundancia de especies.
- c) La variación de la conducta forrajera en los distintos hábitat y estaciones, y su relación con el uso de recursos.

MÉTODOS

La morfología de las especies de aves consideradas para estudiar este aspecto, se describió tomando en cuenta seis variables: largo total, cuerda alar, tarso, y largo, ancho y altura del pico (Miles et al. 1987). Los valores promedios fueron tomados de los ejemplares recolectados en el volcán Malinche. Se midieron de cuatro a nueve ejemplares dependiendo de la especie; cuando fue posible, hembras y machos por igual. También, se registró el peso promedio de cada especie.

De la conducta forrajera de 43 especies (véase Cuadro 3 y Apéndices 2-5), se consideraron 12 variables de técnica forrajera, y seis de sitio forrajero (véase págs. 64 y 65). En cada comunidad se evaluó el porcentaje de uso de cada especie (número de observaciones de cada variable forrajera entre el total de observaciones de la especie). Asimismo, de cada variable forrajera se obtuvo el valor promedio de los porcentajes, tomando en cuenta todos los hábitat donde se encontró la especie.

Análisis estadístico

Debido a que se ha encontrado que algunas variables morfológicas están relacionadas, por ejemplo, la longitud del cuerpo y del tarso (Rising y Somers 1989, Freeman y Jackson 1990), se aplicó un análisis de correlación entre dichas variables.

Para el análisis de la posible asociación entre las variables morfológicas medidas en las especies y variables forrajeras (técnica y sitio forrajero) se utilizó la técnica multivariada de Análisis de Correlación Canónica (ACC). Dicho análisis consiste en la superposición geométrica del espacio forrajero con el morfológico de cada especie,

revelando el grado en el cual los dos puntos se sobreponen (Miles y Ricklefs 1984, Miles et al. 1987).

Asimismo, la relación entre variables morfológicas, tales como la masa del cuerpo y la abundancia relativa de cada especie, se evaluó mediante un análisis de correlación entre los valores transformados a logaritmos del peso de cada especie y su abundancia (promedio de los datos de todos los hábitat en donde se registró la especie). Para dicho análisis únicamente fueron consideradas 29 especies residentes (véase Apéndice 1), debido a que hay un gran número de especies migratorias de tamaño pequeño (e. g. *Spizella passerina*, *Dendroica coronata*), cuyas parvadas son muy aparentes, lo que puede ocasionar el registro de una gran abundancia, provocando un sesgo en el análisis. Para observar la relación masa-abundancia en grupos de especies tomando en cuenta el tipo de recurso consumido, cada especie fue asignada a uno de los siguientes grupos: 1) granívoros, se alimentan de semillas colectadas en el suelo o directamente de frutos o bien de frutos enteros; 2) insectívoros, se alimentan de insectos; 3) omnívoros, se alimentan de todos los recursos mencionados, animales y vegetales en proporciones más o menos semejantes.

El espacio forrajero ocupado por cada grupo de especies en cada hábitat y estación, se describió por medio de un Análisis de Componentes Principales (ACP) (Morrison 1986). Éste se realizó tomando en cuenta las variables forrajeras ya mencionadas y permitió observar cuáles de éstas fueron las más importantes en la formación de grupos de especies; así como la variación en el uso del microhábitat por las especies de verano a invierno en las cuatro comunidades estudiadas.

RESULTADOS

Morfología y conducta forrajera

Debido a que se encontró una correlación significativa, tanto en algunas variables morfológicas como forrajeras de las especies residentes, únicamente se consideraron cinco variables morfológicas y nueve forrajeras (Cuadro 17).

A partir del Análisis de Correlación Canónica (ACC) (Cuadro 17) se obtuvieron tres variables canónicas. La primera quedó constituida por las variables morfológicas, largo y alto del pico, ya que éstas presentaron los coeficientes mayores; las variables forrajeras consideradas fueron CN (colector de néctar) y suelo. El coeficiente de correlación canónico entre este grupo de variables ($R = 0.9034$) resultó estadísticamente significativo ($P < 0.001$) y explicó 81.62 % de la variación de los datos. La segunda variable canónica la constituyeron una variable morfológica, ancho del pico; y dos forrajeras, F (frugívoro) y cultivo. Asimismo, el coeficiente de correlación entre estas variables ($R = 0.8546$) fue significativo ($P < 0.001$), explicando 73.03 % de la variación de los datos. Se consideró una tercera variable canónica que relacionó a dos variables morfológicas, largo y alto del pico, con la variable forrajera CF (colector en el follaje); en este caso el coeficiente de variación ($R = 0.8192$) fue significativo ($P < 0.001$) y explicó 67.11 % de la variación de los datos.

Por consiguiente, el ACC describió las asociaciones entre variables morfológicas con la técnica y sustrato forrajero de algunos grupos de aves en el volcán Malinche. Las correlaciones positivas fueron: largo del pico con colectoras de néctar; alto del pico con especies que forrajearon en el suelo y ancho del pico con colectoras de frutos y granos de cultivo. De igual forma se evidenció una correlación negativa de la longitud tarso y las especies que forrajearon en hierbas; así como entre el ancho y largo del pico y las

colectoras de follaje, lo cual significa que esta conducta forrajera se asoció con la característica de pico corto y angosto.

Morfología y abundancia de especies

La dispersión de los valores, transformados a logaritmos, peso y abundancia de 29 especies residentes mostró dos cuestiones importantes: el logaritmo de la abundancia no presentó su valor máximo en la especie más pequeña y las poblaciones de menor abundancia no decrecieron con relación al incremento de peso, sino que se mantuvieron más o menos constantes independientemente del tamaño del cuerpo (Fig. 24). Los resultados no mostraron una asociación masa-abundancia. Excluyendo a la especie más abundante, *Junco phaeonotus* (18.5 g), la especie más pequeña, *Psaltriparus minimus* (5.2 g) y, la segunda más grande, *Aphelocoma californica* (104 g) tuvieron abundancias más altas que el resto de las especies.

En el espacio dimensional log abundancia - log peso, las especies de los distintos grupos analizados se distribuyeron de manera homogénea, ya que el tamaño del cuerpo parece distinguirlos (Figs. 24 y 25). Las especies insectívoras, con excepción de dos carpinteros, tuvieron menor peso (< 15 g), y su abundancia disminuyó con relación al incremento del peso. Las granívoras (excluyendo a dos especies no passeriformes) tuvieron un peso intermedio (10-45 g) y la mayoría de las omnívoras un peso mayor (30-100 g). Sin embargo, a diferencia de las insectívoras, la abundancia de las especies de estos dos últimos grupos varió con independencia del peso.

Lo anterior fue confirmado mediante el análisis de correlación entre los logaritmos de abundancia y peso de cada especie (Cuadro 18). Dicho análisis mostró que la correlación fue significativa ($r = -0.72$, $gl = 10$, $P < 0.05$) únicamente considerando a las insectívoras.

CUADRO 17. Análisis de Correlación Canónica entre las variables forrajeras (promedios de los porcentajes de forrajeo de 29 especies residentes de cultivo, ecotono, pino y pino-aile) y las variables morfológicas de las aves del volcán Malinche. Colector: en el follaje (CF), el suelo (CS), al vuelo (CV), de néctar (CN); frugívoro (F).

Variables	Variables canónicas		
	1	2	3
Morfológicas			
Cuerda alar	- 0.3567	- 0.0926	- 0.0652
Tarso	- 0.2347	0.8878 *	0.0878
Pico			
Largo	- 0.7387 *	- 0.4753	0.5028 *
Ancho	0.4559	0.9906 *	0.6624 *
Alto	0.9463 *	- 0.1518	- 0.1869
Forrajeras			
Técnica			
CF	- 0.1451	0.3240	- 0.6778 *
CS	0.3717	0.3902	0.4787
CV	- 0.0241	0.0762	0.0547
CN	- 0.6820 *	- 0.3160	- 0.2026
F	0.2128	0.4844 *	0.4991 *
Sitio			
Suelo	0.7939 *	- 0.2546	- 0.6138
Hierba	- 0.2046	- 0.4139 *	- 0.2399
Arbusto	0.487	- 0.0181	- 0.0858
Cultivo	0.5806	0.9253 *	- 0.1195
% de varianza	81.62	73.03	67.11
R canónica	0.9034	0.8546	0.8192
x	16.4922	104.786	58.264
Probabilidad	0.001	0.001	0.001

CUADRO 18. Correlaciones de los promedios de peso y abundancia de 29 especies residentes de cultivo, ecotono, pino y pino-aile en el volcán Malinche.

Grupo	<i>r</i>	<i>n</i>
Insectívoros	- 0.72 *	12
Granívoros	- 0.58	10
Omnívoros	- 0.10	7
Todos	- 0.35	29

* = $P < 0.05$

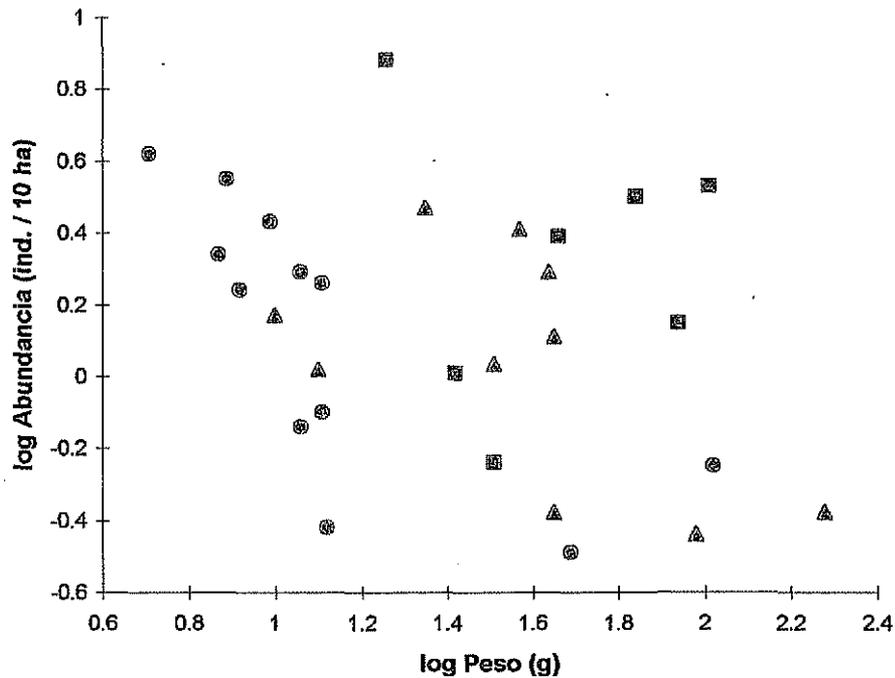


Fig. 24. Diagrama de dispersión de las variables peso y abundancia, transformadas a logaritmos, de 29 especies de aves residentes (véase Cuadro 3) del volcán Malinche. Insectívoros (círculos), granívoros (triángulos), omnívoros (cuadrados).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

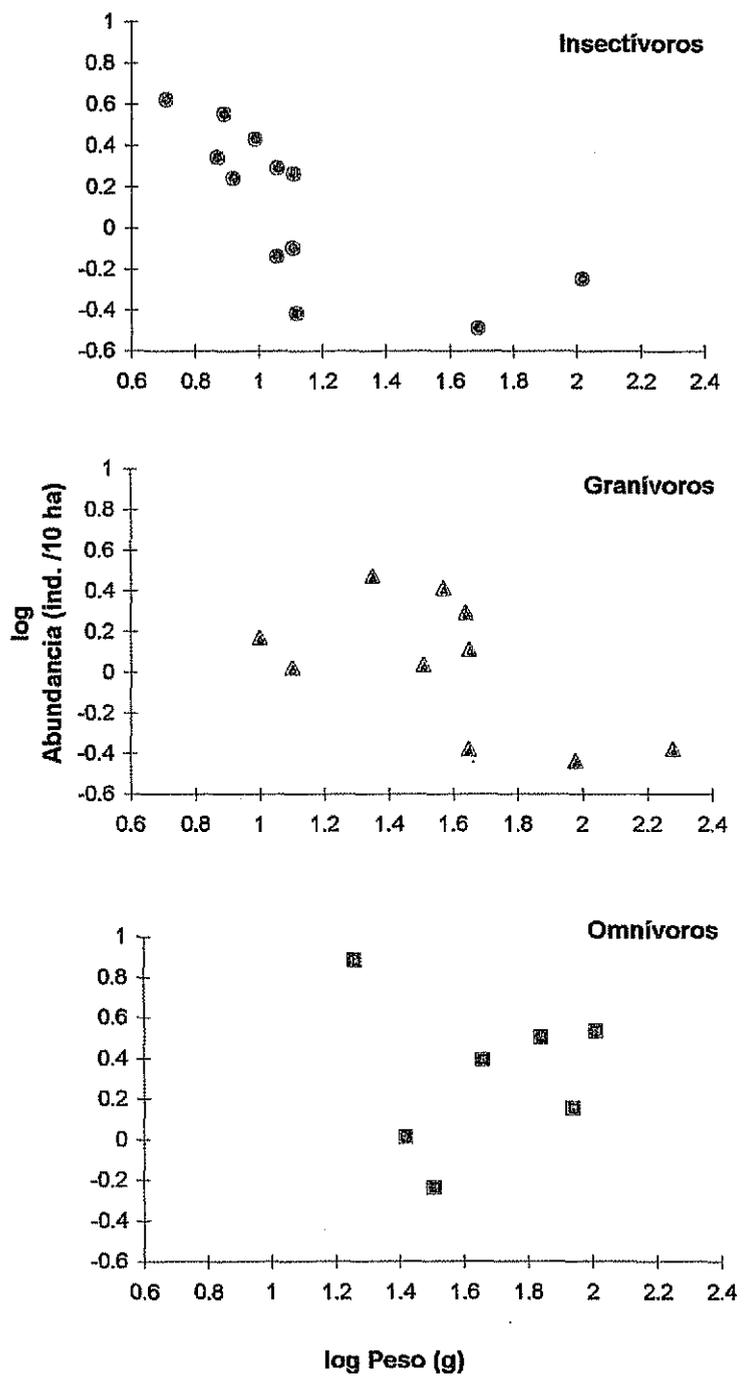


Fig. 25. Diagrama de dispersión de las variables peso y abundancia de tres grupos de aves residentes, tomando en cuenta el recurso consumido, en el volcán Malinche.

Conducta forrajera y uso del microhábitat

Las especies residentes en cultivo y ecotono utilizaron una mayor proporción de granos del suelo seguida de insectos en el suelo, mientras que en pino se observó lo contrario. En el bosque de pino-aile los valores más altos fueron para las especies que forrajearon insectos en el follaje seguidas por las colectoras de insectos y granos del suelo (Fig. 26). Las aves residentes incrementaron el porcentaje de uso durante invierno, como: colectoras de insectos del follaje y corteza en pino-aile; colectoras al vuelo en ecotono y pino-aile; colectoras de granos del suelo en ecotono, pino y pino-aile; y colectoras de granos de frutos en ecotono.

Tomando en cuenta la totalidad de las especies, incluyendo a las migratorias, los cambios más aparentes se observaron en invierno y fueron de mayor proporción en aves que utilizaron granos del suelo en cultivo, observándose un incremento importante, en los cuatro hábitat de las colectoras de follaje (Fig. 26).

En cuanto al sitio forrajero (Fig. 27) el suelo fue el estrato más utilizado por las aves en cultivo, ecotono y pino, pero en pino-aile los árboles tuvieron mayor proporción de aves; mientras que los arbustos resultaron ser menos visitados. Durante invierno se incrementó la proporción de aves que se encontraron en el suelo en pino, así como las que se observaron en los árboles en pino-aile. Incluyendo a las especies migratorias, se observó un aumento en la proporción de aves que forrajearon en arbustos en cultivo, ecotono y pino-aile; y también de las que lo hicieron en los árboles en pino y pino-aile. En todas los hábitat, el porcentaje de aves que forrajearon en la hierba fue menor durante invierno.

Por otra parte, el Análisis de Componentes Principales (ACP) mostró que los tres primeros componentes explicaron una varianza del 45 al 55 %, por lo que fue necesario analizar un cuarto y quinto componente, para lograr interpretar del 65 al 85 % del total de la varianza. En los cuatro hábitat cada componente tuvo un valor característico > 1.00

(Cuadro 20). El primer componente explicó entre 17.85 y 24.39 % del total de la varianza y estuvo constituido: en cultivo y pino por los colectores al vuelo (CV) y los colectores de néctar (CN); en ecotono, por los colectores de granos del suelo (GS); y en pino-aile, por los colectores de insectos del suelo (CS) y los colectores de granos del suelo (GS). El segundo componente explicó entre 15.5 y 22.16 % del total de la varianza y lo constituyeron: en cultivo y ecotono, los acechadores (A); en pino, los colectores de insectos en suelo (CS) y de granos en suelo (GS); y en pino-aile, los colectores en corteza (CC). El tercer componente manifestó entre 13.29 y 17.72 % del total de la varianza y estuvo constituido por los grupos: colectores de granos de suelo (CG) en cultivo; colectores de néctar (CN) en ecotono; y acechadores (A) en pino y pino-aile. El cuarto componente dilucidó entre 10.21 y 12.48 % del total de la varianza y lo constituyeron: los colectores en corteza (CC) y los frugívoros (F) en cultivo; los colectores en follaje (CF) en arbustos (3) en ecotono; los colectores de insectos en suelo (CS) y los picatroncos (PT) en pino; y los colectores en la corteza. El quinto y último componente, esclareció del 8.99 al 9.64 % del total de la varianza y lo formaron: los picatroncos (PT) colectores de insectos en el suelo (CS) en cultivo; los colectores de granos en frutos (GF) en ecotono; los colectores en la corteza (CC) en pino; y los colectores de néctar (CN) en pino-aile (Cuadro 19).

El ACP permitió explorar los cambios en el espacio forrajero de las especies en las distintas comunidades, así como su variación estacional. Dichos cambios se apreciaron en el espacio forrajero delimitado por los ejes (componentes principales), los cuales representan a las variables forrajeras arriba mencionadas (Figs 28-31).

Por consiguiente, en cultivo y ecotono, las variaciones de la conducta forrajera durante invierno fueron: la utilización de granos de cultivo por *Aphelocoma californica*, *Guiraca caerulea* y *Pheucticus melanocephalus*; un incremento en forrajeo de frutos de árbol por *Toxostoma cuvirostre*, y de insectos del suelo por *Thryomanes bewickii* y *Colaptes auratus*.

De igual manera, en cultivo, *Carpodacus mexicanus* forrajó en mayor proporción en el estrato herbáceo que en los árboles, mostrando lo contrario en ecotono (Figs. 28 y 29).

De igual durante invierno, en pino, *Turdus migratorius*, *Catharus occidentalis* y *Carduelis pinus*, mostraron un incremento en la utilización de granos del suelo, mientras que *Colaptes auratus* forrajó en mayor proporción de insectos del suelo que de los troncos y *Sialia mexicana* se mostró más acechadora (Fig. 30). En pino-aile se observó un incremento importante como colector de granos del suelo en *Turdus migratorius*, *Pipilo erythrophthalmus*, *Oriturus superciliosus*, y *Carduelis pinus*; en el mismo hábitat, *Colaptes auratus* colectó en mayor proporción insectos de los troncos que del suelo, *Psaltriparus minimus* y *Ergaticus ruber* incrementaron su forrajeo de insectos en arbustos que en los árboles, *Troglodytes aedon* se aprovisionó en mayor grado de insectos de los árboles que del suelo, *Sialia mexicana* fue en mayor proporción colectora al vuelo que acechadora, *Myioborus miniatus* se suministró en mayor grado de insectos en el follaje que al vuelo y *Diglossa baritula* lo hizo de insectos que de néctar (Fig. 31).

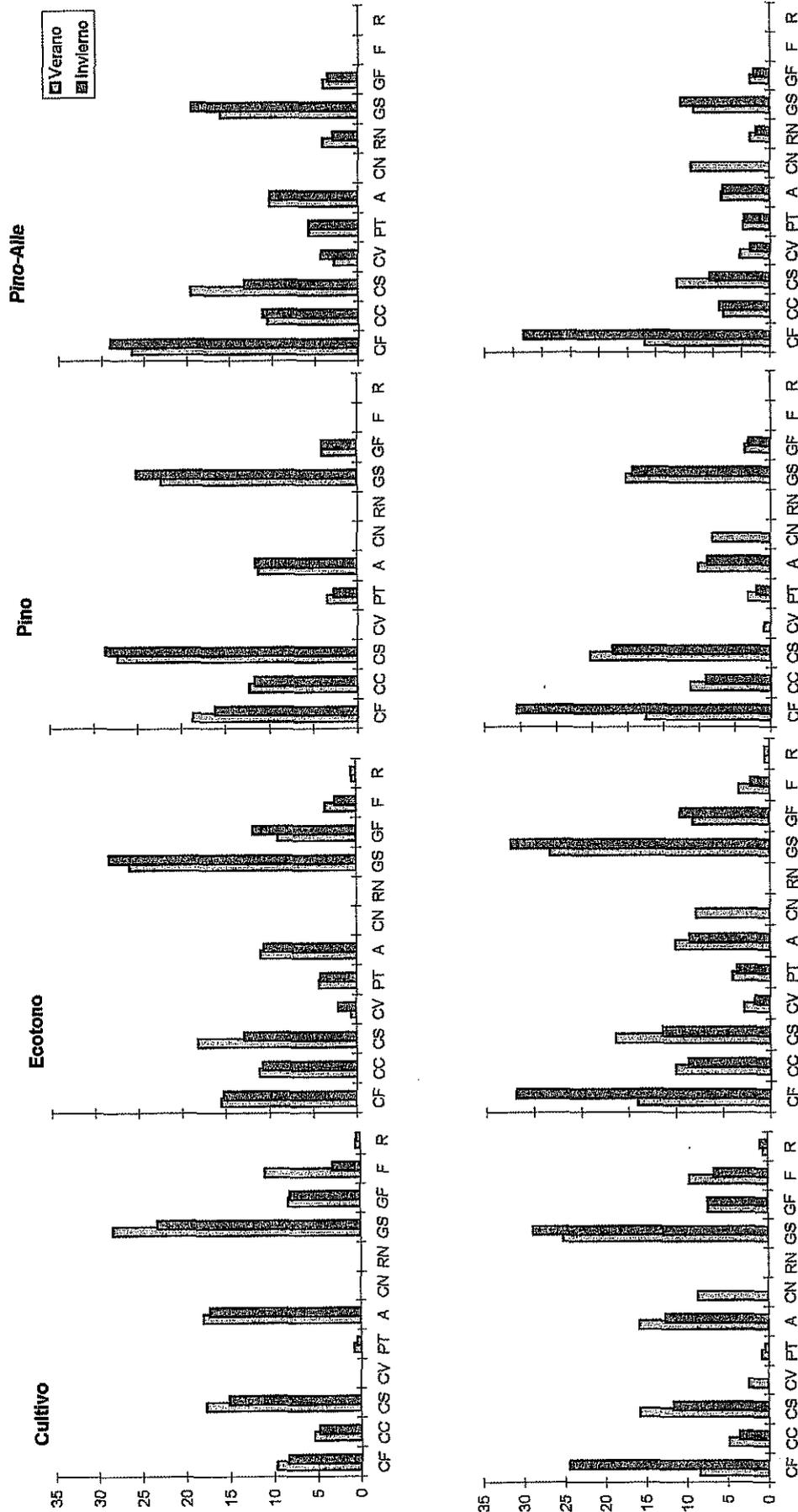


Fig. 26. Porcentaje de uso, de acuerdo a la técnica forrajera de las aves en los cuatro hábitats en el volcán Malinche: de las especies residentes (arriba); de todas las especies (abajo). CF colector en el follaje, CC colector en la corteza, CV colector en el suelo, CS colector al vuelo, PT picatronco, A acechador, CN colector de néctar, RN robanéctar, CS colector de granos del suelo, GF colector de granos de frutos, F frugívoro, R rapaz. El significado de cada variable forrajera se explica en la págs. 64 y 65.

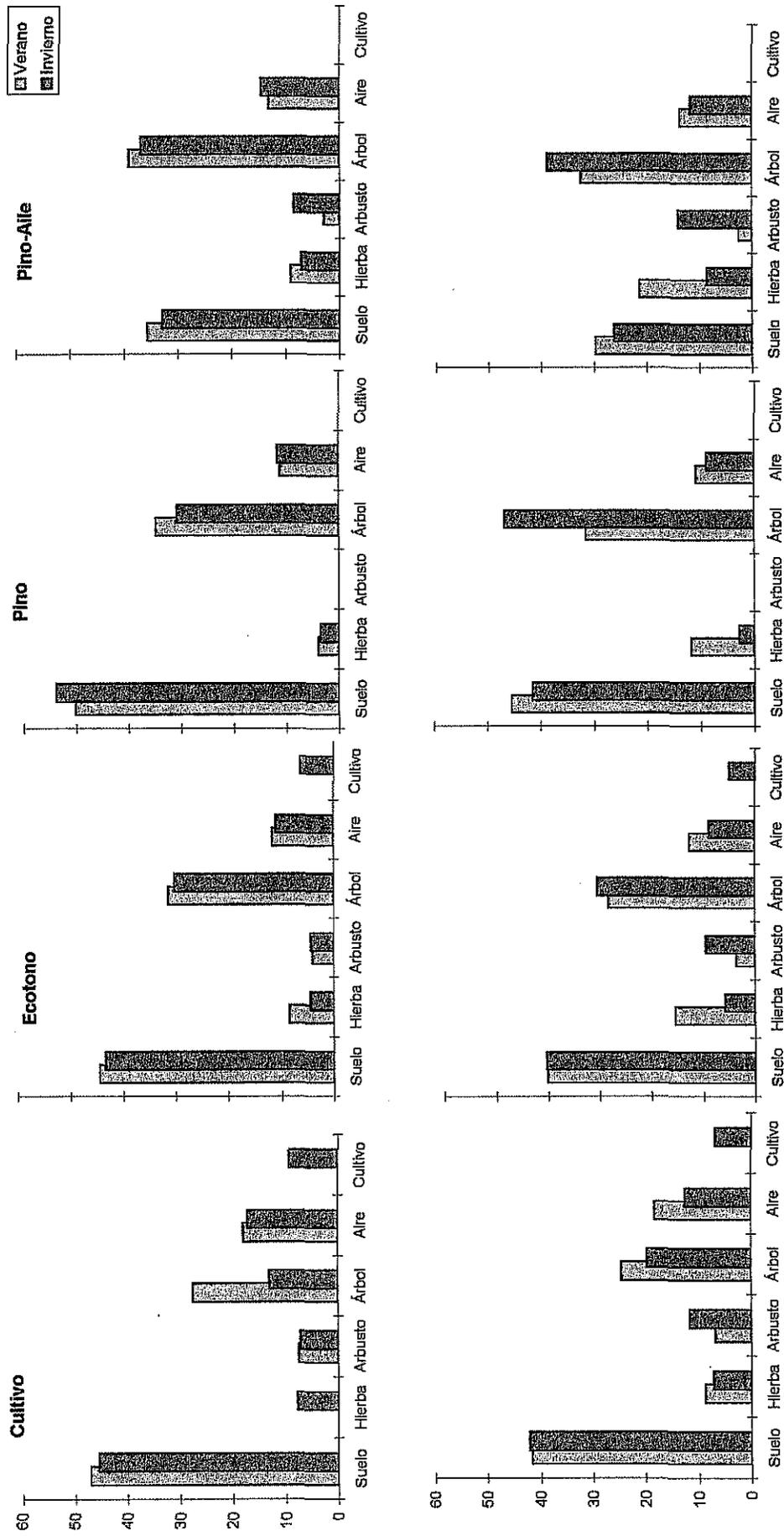


Fig. 27. Porcentaje de uso, de acuerdo al sitio forrajero de las aves en los cuatro hábitats en el volcán Malinche durante verano e invierno: de las especies residentes (arriba); de todas las especies (abajo).

CUADRO 19. Análisis de Componentes Principales para cultivo, ecotono, pino y pino-aile, tomando en cuenta la técnica y el sitio forrajero, de las aves del volcán Malinche durante verano e invierno.

Hábitat	Componente	Valor característico	% total de varianza	% acumulado	Variables ^a
Cultivo	I	3.03	17.85	17.85	CV, CN, 2
	II	2.60	15.32	33.16	A
	III	2.59	15.26	48.42	GS, 1
	IV	2.12	12.48	60.90	CC, F, 4
	V	1.64	9.64	70.54	CS, PT
Ecotono	I	2.89	17.01	17.01	GS, 1
	II	2.57	15.15	32.16	A, 5
	III	2.26	13.29	45.45	CN, 2
	IV	1.74	10.21	55.66	CF, 3
	V	1.59	9.35	65.01	GF
Pino	I	3.17	24.39	24.39	CV, CN, 2
	II	2.88	22.16	46.55	CS, GS, 1
	III	2.30	17.72	64.27	A, 5
	IV	1.60	12.34	76.61	CS, PT
	V	1.21	9.35	85.96	CC
Pino-aile	I	2.92	22.49	22.49	CS, GS, 1
	II	2.34	17.99	40.48	2
	III	2.00	15.42	55.90	A, 5
	IV	1.60	10.68	66.58	3
	V	1.33	8.99	75.57	CV, CN

^a. Colector de: insectos en el follaje (CF), insectos en la corteza (CC), insectos en el suelo (CS), insectos al vuelo (CV), néctar (CN), granos del suelo (GS), granos de frutos (GF). Acechador (A), picatronicos (PT), frugivoro (F). Suelo (1), hierba (2), arbusto (3), árbol (4), aire (5).

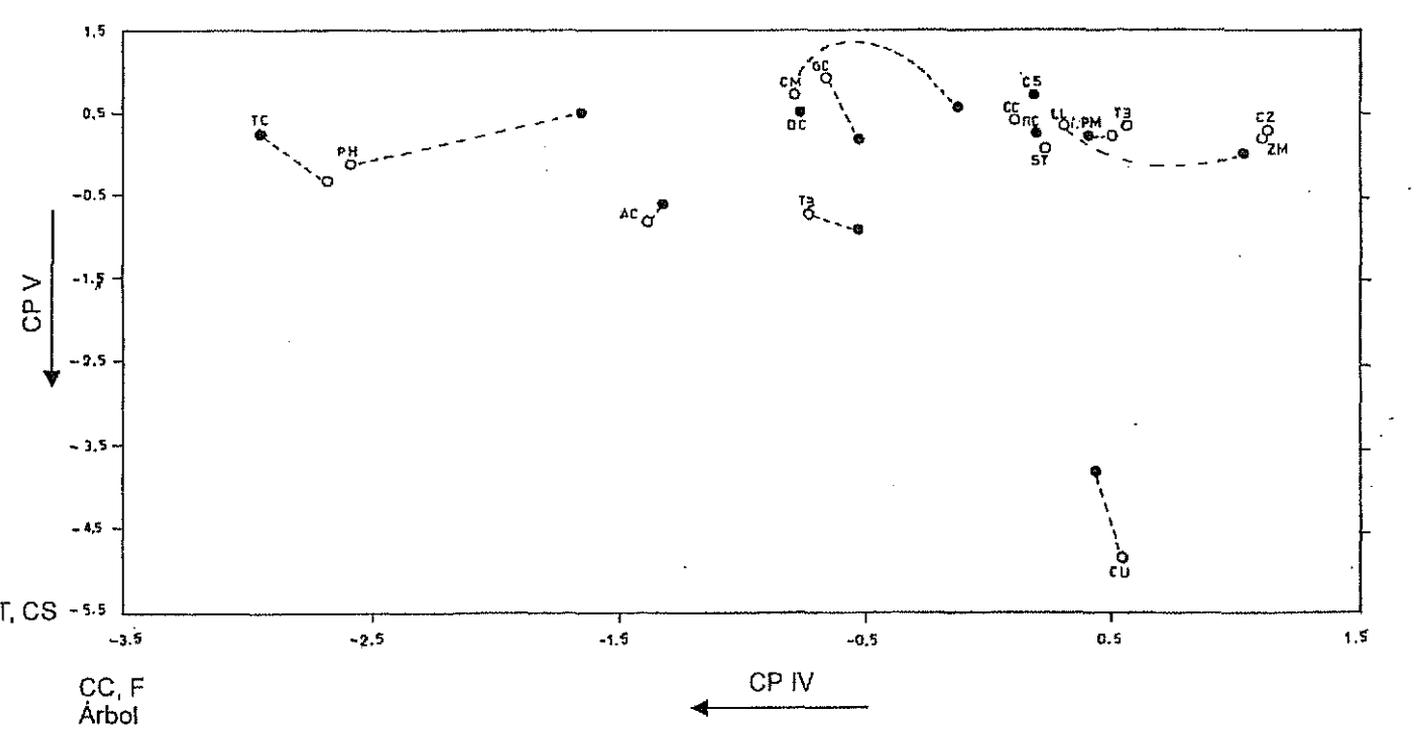
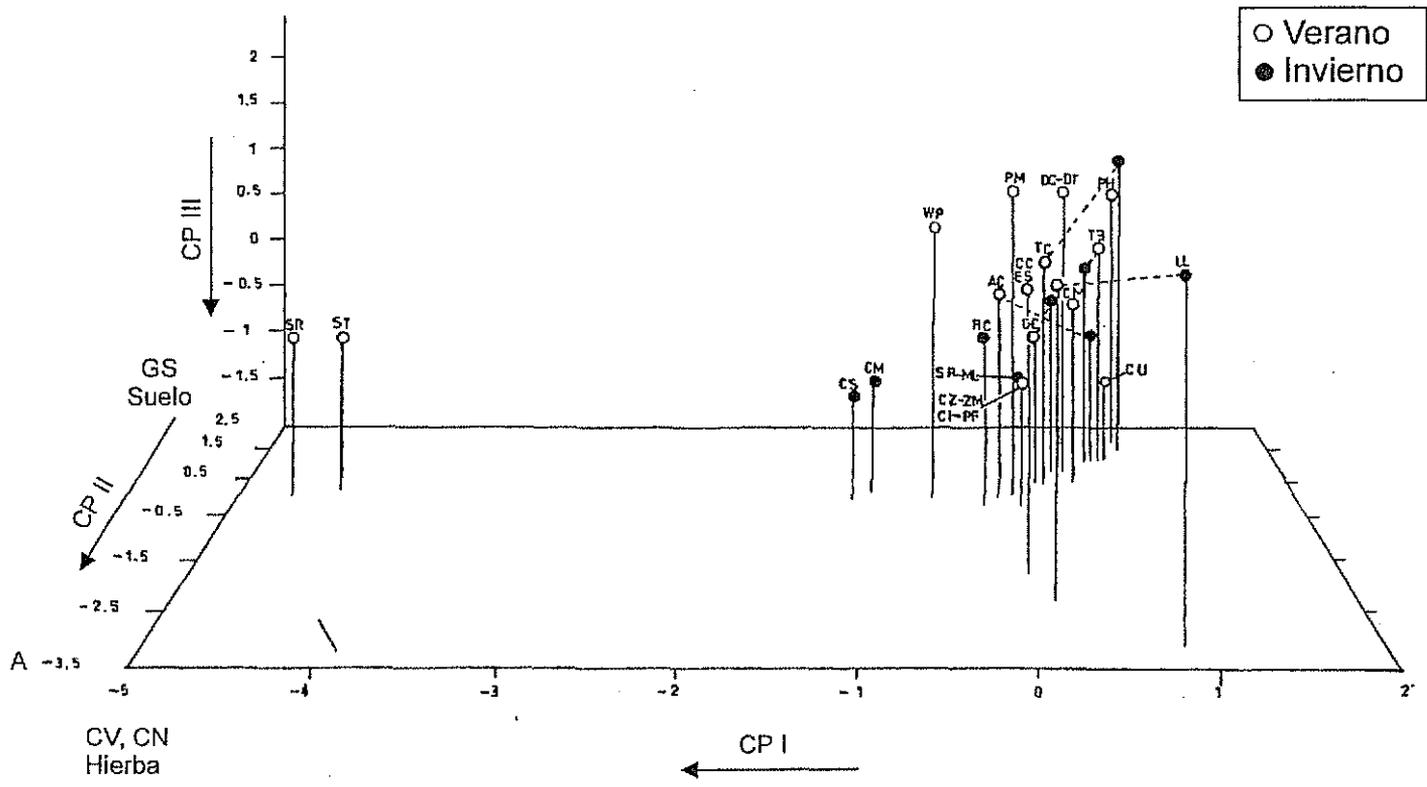


Fig. 28. Distribución de las aves de cultivo en el volcán Malinche, en un espacio forrajero definido por el ACP. Arriba los tres primeros componentes; abajo, los ejes del cuarto y quinto componentes. El sentido de las flechas indica el incremento de las variables forrajeras representadas por los ejes: CP I, CV (colector al vuelo), CN (colector de néctar); CP II, A (acechador); CP III, GS (colector de granos de suelo); CP IV, CC (colector en corteza), F (frugívoro); CP V, PT (picatronco), CS (colector en suelo). Las líneas punteadas señalan los cambios estacionales de cada especie (véase código de especies en el Cuadro 3).

120

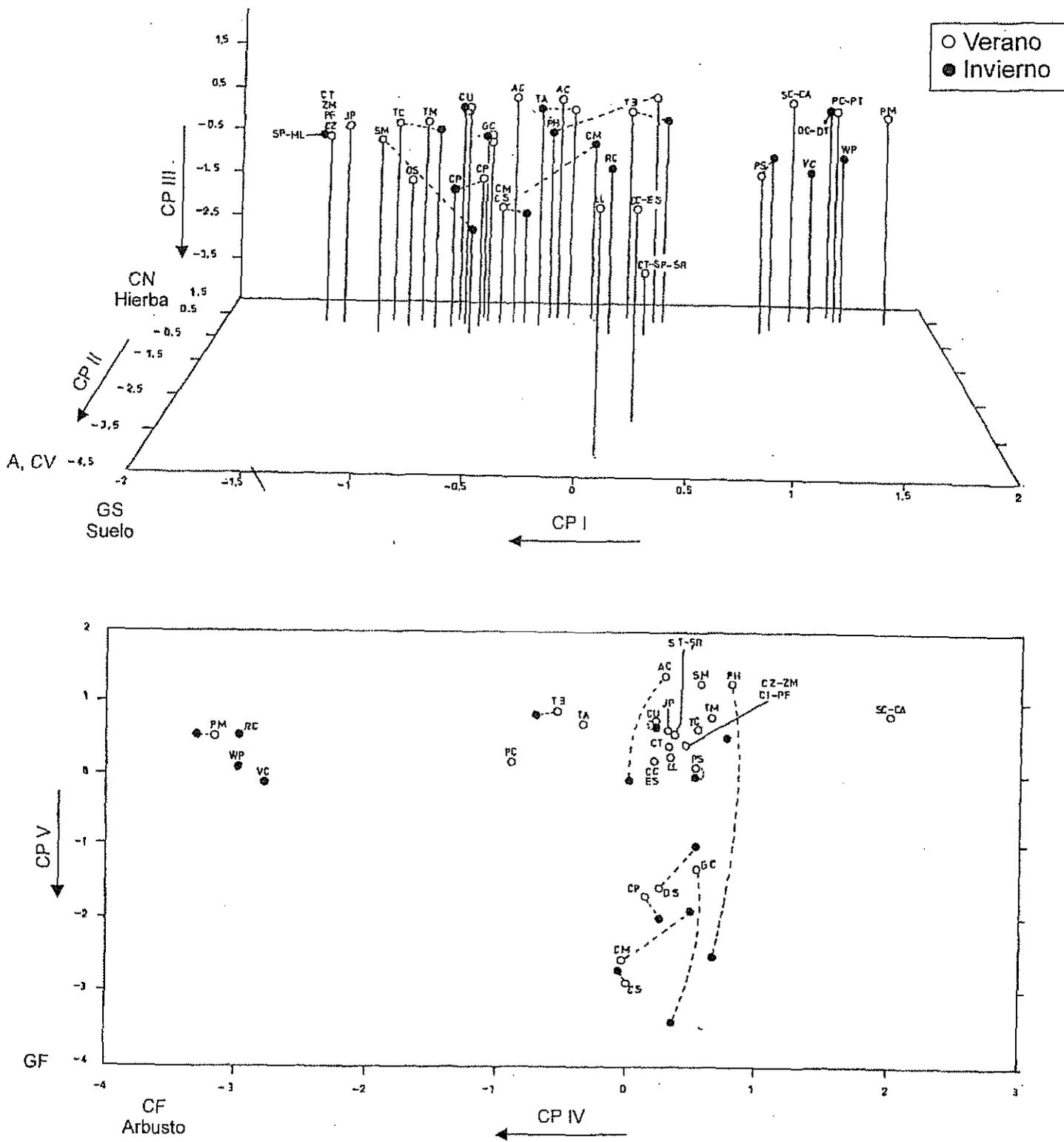


Fig. 29. Distribución de las aves de ecotono del volcán Malinche, en el espacio forrajero definido por el ACP. Arriba los tres primeros componentes; abajo, los ejes del cuarto y quinto componentes. El sentido de las flechas indica el incremento de las variables forrajeras representadas por los ejes: CP I, GS (colector de granos del suelo); CP II, A (acechador), CV (colector al vuelo); CP III, CN (colector de néctar); CP IV, CF (colector en el follaje); CP V, (colector de granos de frutos). Las líneas punteadas señalan los cambios estacionales de cada especie (véase código de especies en el Cuadro 3).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

121

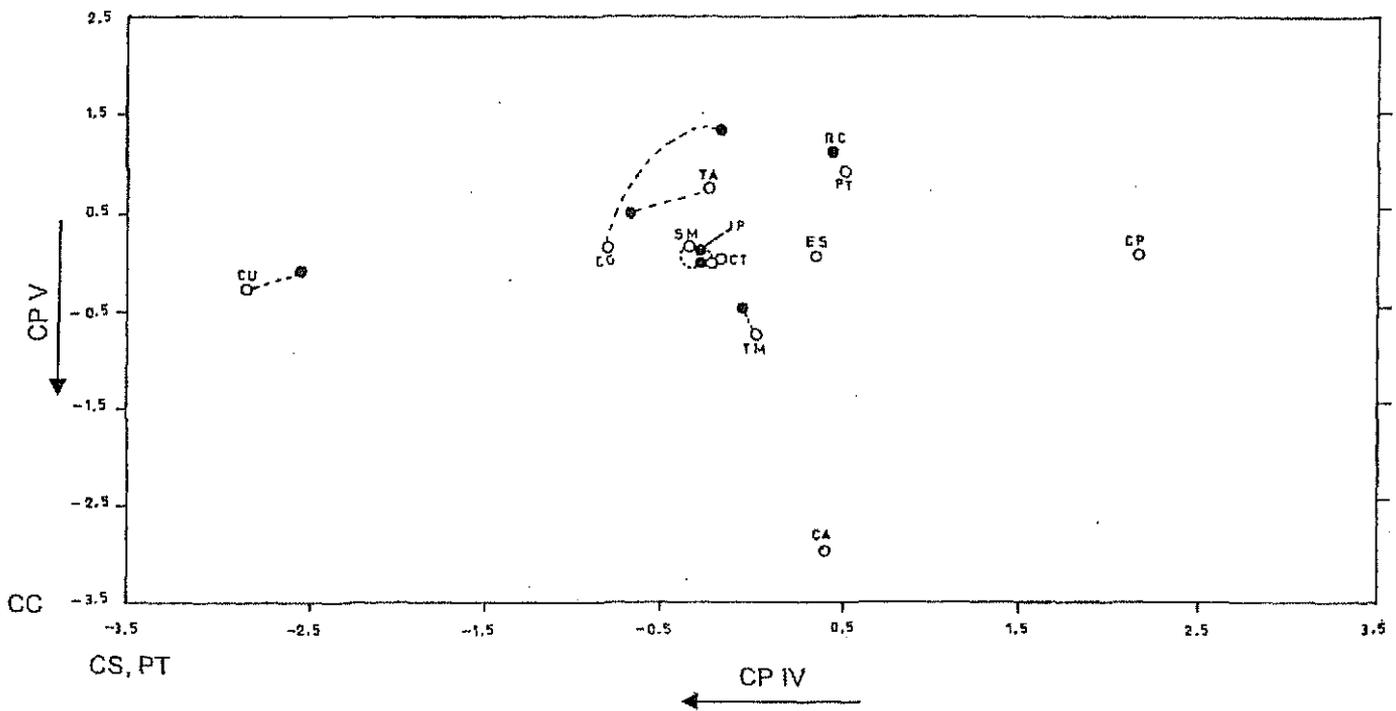
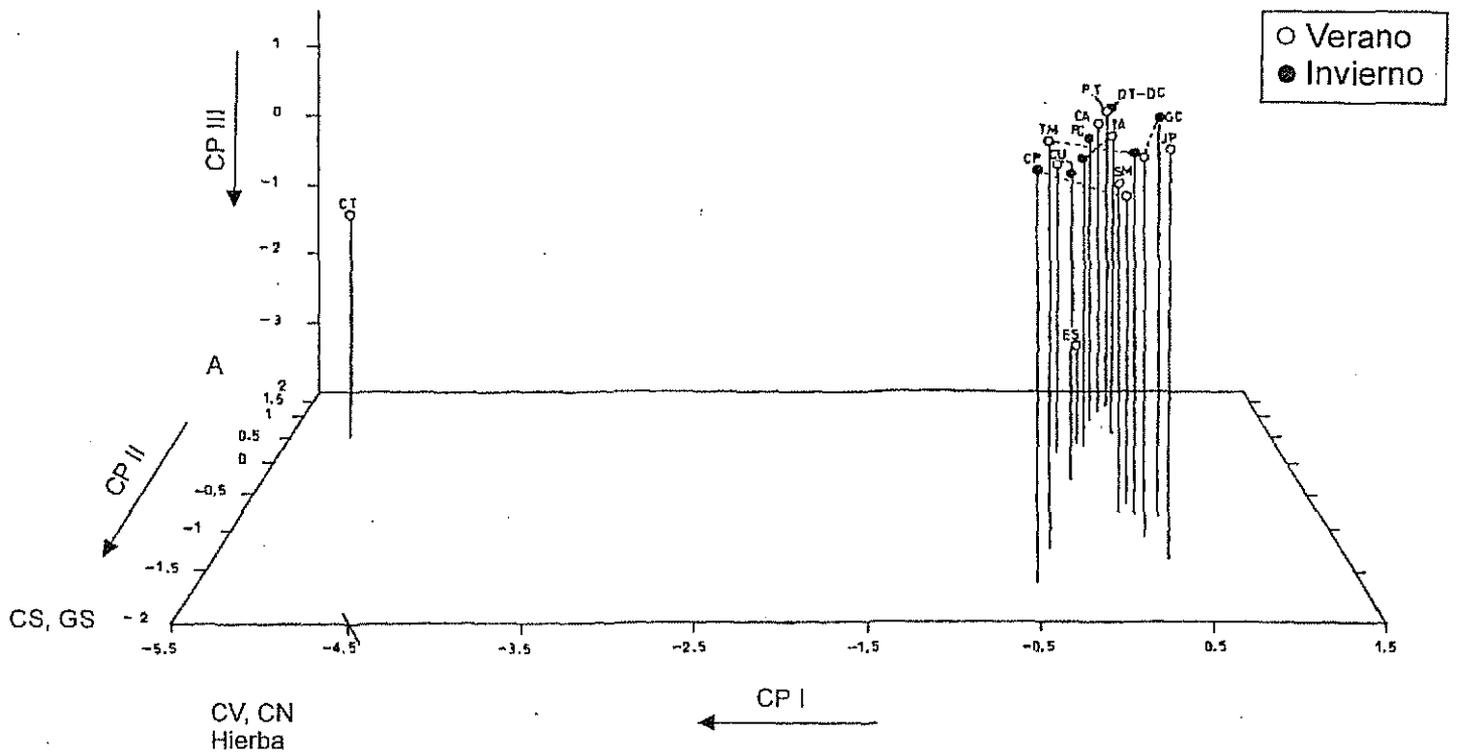


Fig. 30. Distribución de las aves de pino en el volcán Malinche, en un espacio forrajero definido por el ACP. Arriba los tres primeros componentes; abajo, los ejes del cuarto y quinto componentes. El sentido de las flechas indica el incremento de las variables forrajeras representadas por los ejes: CP I, CV (colector al vuelo), CN (colector de néctar); CP II, CS (colector de insectos en suelo), GS (colector de granos en suelo); CP III, A (acechador); CP IV, CS (colector de insectos en el suelo), PT (picatronco); CP V, CC (colector en corteza). Las líneas punteadas señalan los cambios estacionales de cada especie (véase código de especies en el Cuadro 3).

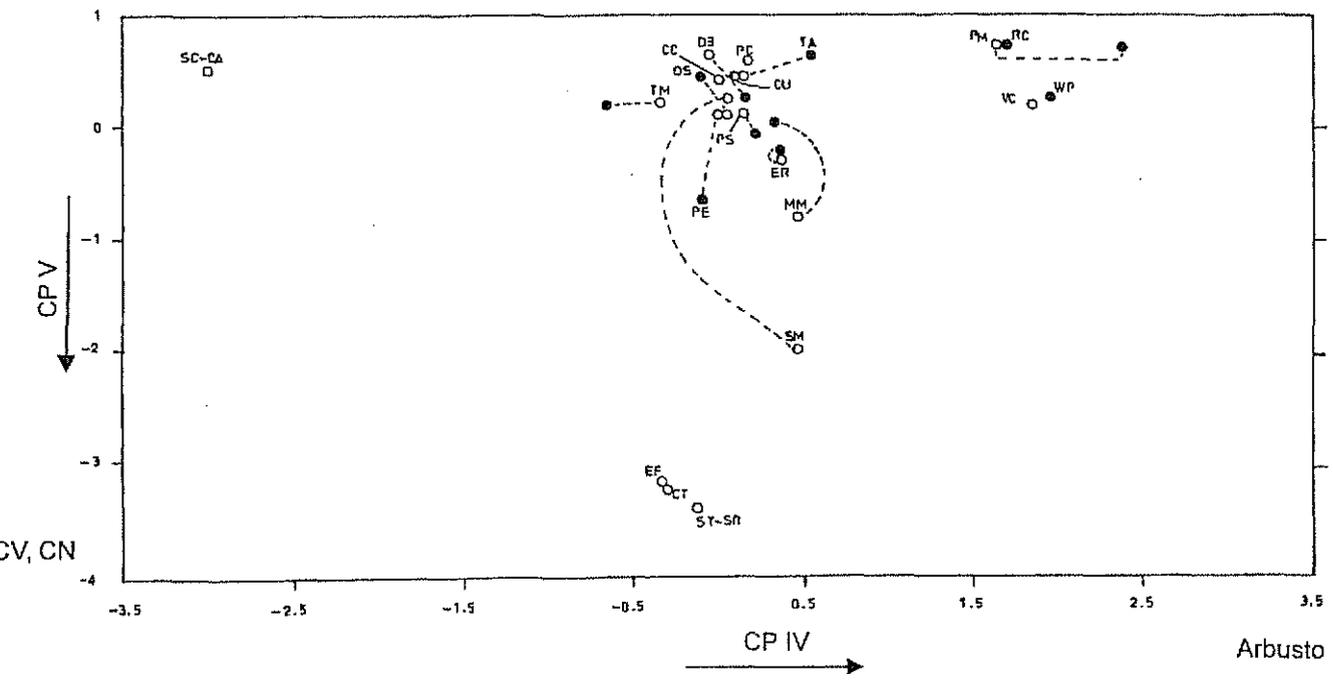
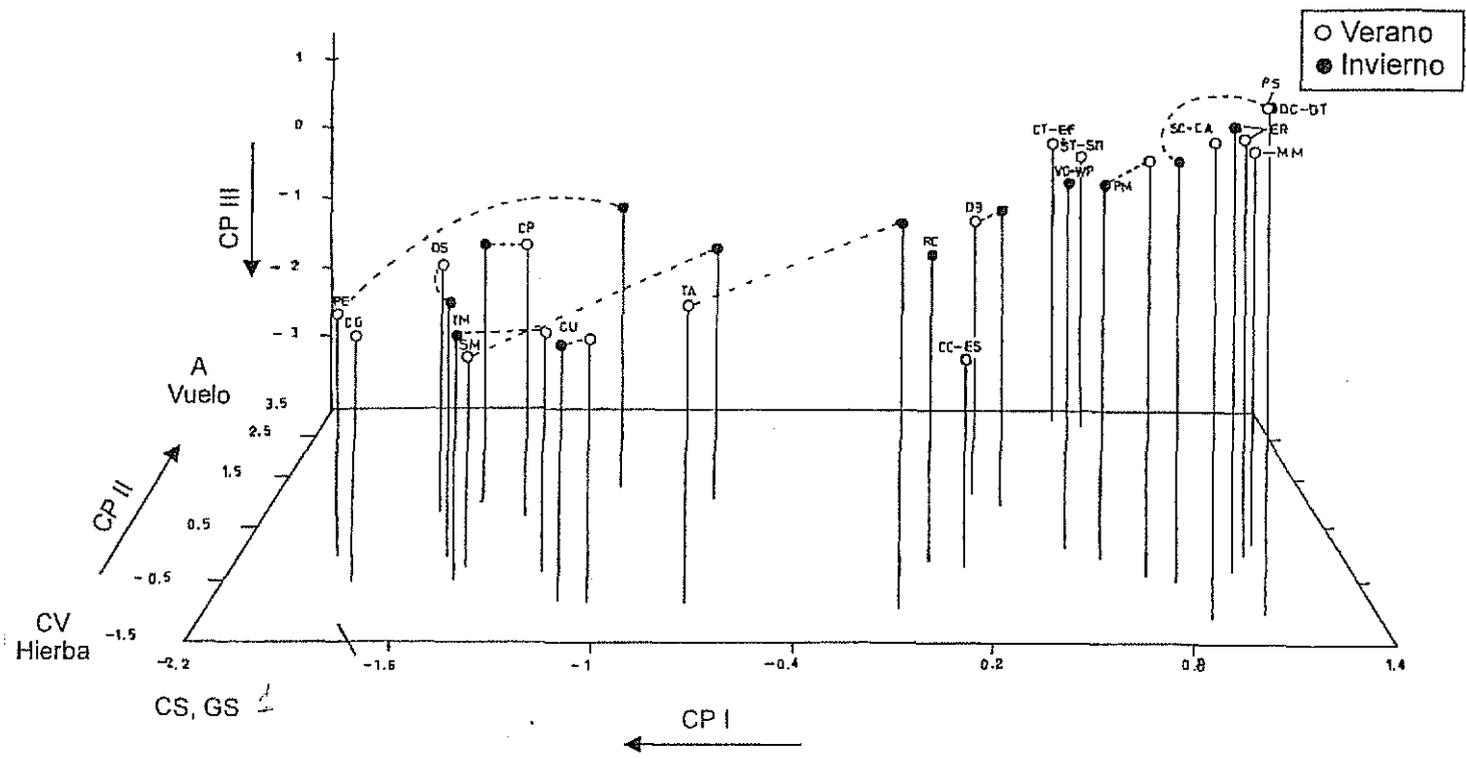


Fig. 31. Distribución de las aves de pino-áile en el volcán Malinche, en un espacio forrajero definido por el ACP. Arriba los tres primeros componentes; abajo, los ejes del cuarto y quinto componentes. El sentido de las flechas indica el incremento de las variables forrajeras representadas por los ejes: CP I, CS (colector de insectos en suelo), CG (colector de granos del suelo); CP II, CV (colector al vuelo); CP III, A (acechador); CP IV, colector en arbustos; CP V, CN (colector de néctar). Las líneas punteadas señalan los cambios estacionales de cada especie (véase código de especies en el Cuadro 3).

123

DISCUSIÓN

Morfología y conducta forrajera

Los resultados del Análisis de Correlación Canónica (ACC) mostraron la relación entre algunas variables morfológicas con la técnica y el sitio forrajero en algunos grupos de especies. En primer término, la longitud del pico se asoció a las aves que colectaron néctar. Al respecto se puede mencionar que la longitud del pico de las aves nectarívoras está muy relacionado con el tamaño de la corola de las flores en las cuales forrajean, y en consecuencia dicha característica morfológica puede ser un factor que intervenga en la segregación del microhábitat por estas especies (Kodric-Brown et al. 1984). Asimismo, en cuanto a la asociación encontrada entre las aves que forrajearon en el suelo, la mayor parte granívoras, con la característica de poseer picos altos, se puede señalar que en especial, dicha dimensión del pico determina el tamaño y la dureza de las semillas que pueden ser colectadas (Schluter 1982, Schluter y Grant 1984). Además de que las aves que poseen picos con mayor altura pueden seleccionar semillas en mayor diversidad de tamaños que aquellas que poseen picos con menor abertura (Willson 1971, Pulliam y Enders 1971). Por consiguiente, la variación de esta característica entre las especies que se alimentan en el suelo puede tener relación con la repartición de las semillas.

De igual forma, se ha encontrado que las especies frugívoras con mayor amplitud del pico consumen mayor variedad de frutos que las especies con amplitudes menores (Wheelwright 1985), por lo cual la asociación que resultó entre el ancho del pico y las aves que se abastecieron de frutos y granos de cultivo, puede apoyar la idea de que dicho carácter es importante para la selección de los frutos en este grupo de especies. El ACC también mostró una relación, negativa en este caso (véase Cuadro 19), entre las colectoras de follaje y las dimensiones del pico (largo y ancho), lo cual parece indicar que la variación de dichas dimensiones puede ser determinante en la repartición de los

insectos en estas aves. En este sentido Schoener (1965) afirma que el tamaño del pico (en especies de la misma familia) está directamente relacionado con el tamaño de las presas preferidas, y que sus dimensiones pueden estar implicadas en la selección de los insectos, por ejemplo en los parúlidos, grupo importante de forrajeros de follaje. Además Wagner (1981) ha encontrado que cinco especies colectoras de follaje compartiendo el mismo sitio forrajero diferían en las medidas del pico mencionadas, dos más no mostraron diferencias, las cuales, según el autor, pueden ser competidoras potenciales.

Algunas investigaciones han concluido que existe relación muy significativa entre la estructura del ala y tarso con la técnica y el sustrato forrajero, y que principalmente el tarso puede determinar la manera y el sitio de aprovisionamiento del recurso (Hespenheide 1975, Ricklefs y Cox 1977, Miles y Ricklefs 1984), sin embargo, los resultados obtenidos en el presente trabajo no coinciden en este aspecto. El ACC no mostró ninguna relación entre hábitos forrajeros y la cuerda alar y en lo que respecta al tarso, el análisis evidenció que especies que forrajeaban en el estrato herbáceo presentan tarsos pequeños. De esto último es necesario señalar que en la Malinche las especies que forrajearon en un mayor grado en las hierbas fueron los colibríes, debido a que éstas visitan las flores que son muy abundantes en el estrato herbáceo durante verano. En consecuencia, la relación observada tiene su explicación en este fenómeno más que en una posible asociación entre morfología y conducta forrajera.

Es importante mencionar que debido a que el análisis del estudio involucró a un buen número de especies de las cuatro comunidades, no fue posible considerar las características muy sutiles y particulares de la conducta forrajera de algunas aves, que no obstante se observan en menor grado, pueden estar relacionadas con variables morfológicas en ciertos grupo de especies (Wiens 1989). Por ejemplo, la conducta de remover el suelo que se presenta en algunas aves (e. g. *Catharus occidentalis*, *Turdus migratorius* y *Pipilo erythrophthalmus*) para la búsqueda de alimento, en el interior de la hojarasca, puede sugerir que el tamaño del tarso juega un papel importante en la

explotación diferencial de recursos (Moermond y Denslow 1985). De igual forma, el aleteo en ciertas aves insectívoras (e. g. *Myioborus miniatus* y *Ergaticus ruber*) para azuzar a los insectos alados pudiera indicar que la longitud de las alas está relacionada con este comportamiento y la consecuente captura de estas presas en el aire (Morrison 1982, Keast y Saunders 1991). También, la posición que adquieren algunas especies (e. g. *Psaltriparus minimus* y *Poecile sclateri*) de colgarse de las ramas para forrajear insectos que se encuentran en el envés de las hojas, constituye una técnica estereotipada, la cual puede estar relacionada con las características de las patas (Root 1967, Moermond 1990).

No obstante, los resultados encontrados demuestran que las dimensiones del pico fueron significativas en la determinación de técnica y sitio forrajero en tres grupos de especies: forrajeras en el suelo, frugívoras y en las colectoras de follaje. Con excepción de las frugívoras estas especies se mostraron muy especialistas (véase Capítulo III). Dicha especialización juega un papel importante para observar relaciones claras entre morfología y ecología, ya que este tipo de organismos pueden escapar al efecto temporal del uso de recursos (Wiens 1981). Por lo que se puede señalar que la variación de las características mencionadas en este grupo de especies, sea un factor importante en la segregación de los recursos.

Morfología y abundancia de especies

En el análisis de la dispersión de los datos (Fig. 24) no se observó que el valor máximo del logaritmo de abundancia correspondiera a la especie más pequeña, y las poblaciones menores no decrecieron con un aumento del peso, lo cual sugiere que en las aves, a diferencia de otros vertebrados tales como los mamíferos (véase Dobson et al. 1995), la talla de una especie puede no ser un buen indicador de su abundancia, lo cual corrobora

lo reportado en otros estudios realizados en aves de zonas templadas (e. g. Nee et al. 1991, Cotgreave y Harvey 1992).

Los resultados, tomando en cuenta a las 29 aves consideradas en este estudio mostraron una relación masa-abundancia no significativa, lo cual hace suponer que en las aves existen otros factores, distintos a la talla, que son importantes en la determinación de la abundancia. En este sentido, Brown y Maurer (1986) concluyen que la abundancia de las poblaciones está limitada por las habilidades que tiene cada especie para extraer energía del ambiente, independientemente del tamaño del cuerpo. Según Griffiths (1986), la talla de una especie esta determinada por su historia de vida, mientras que la abundancia está asociada a la estructura de la vegetación debido a los diversos recursos que esta provee. Asimismo, dicha estructura puede afectar la variación en la abundancia por la cantidad y calidad de los sitios de anidación. disponibles (Newton 1979).

No obstante, existen reportes (e. g. Newton 1979, Juanes 1986) que han encontrado una relación negativa masa-abundancia sólo en algunos grupos de especies tales como la aves depredadoras (rapaces e insectívoras), argumentando que éstas se alimentan de presas que son menos abundantes, lo cual ha sido observado en mamíferos por Damuth (1981). Además estas especies, a diferencia de las herbívoras y omnívoras, generalmente se alimentan en sitios más exclusivos (Schoener 1968). Por consiguiente, en este estudio, la correlación negativa masa-abundancia que se encontró únicamente en los insectívoros sugiere que la condición del recurso alimenticio sea un factor que este involucrado en este patrón. Con excepción de dos carpinteros, las especies insectívoras, cuya abundancia decreció con un aumento en la talla, mostraron ser muy especialistas (Capítulo III) ya que se abastecen de insectos ya sea de la corteza o de hojas de los árboles. En cambio en especies más generalistas, como las omnívoras, se observó tendencia de un incremento en la abundancia en relación al tamaño.

Es así que se ha sugerido que la relación masa-abundancia es débil cuando se considerada un intervalo estrecho de tamaños del cuerpo (Currie 1993), para lo cual Dobson et al. (1995) ha recomendado que se incluya un intervalo amplio de tamaños para evitar este problema. El intervalo de tamaños de las especies analizadas en este trabajo (5.2 - 107 g) fue mayor que el utilizado por Brawn et al. (1995) (7 - 57 g), sin embargo, en ambos estudios, no se encontró una relación masa-abundancia significativa.

Por lo anterior, los resultados obtenidos nos permiten concluir que en aves, a diferencia de otros vertebrados, por ejemplo, en los mamíferos, no existe la certeza de que el tamaño corporal de cada especie puede predecir de alguna manera su abundancia. Especies de gran tamaño no necesariamente tienen poca abundancia, mientras que existen pequeñas especies que presentan gran abundancia lo que indica que otros factores pueden estar asociados a la abundancia: las habilidades de cada especie para hacer uso del recurso, las características de la vegetación para proveer alimento y sitios de anidación. Asimismo, se deben considerar variables de la historia de vida (e. g. tasas de desarrollo), las cuales han demostrado ser mejores indicadores de la abundancia de una especie que su tamaño (Blackburn et al. 1996, Gaston y Blackburn 1996).

Conducta forrajera y uso del microhábitat.

Diversos estudios (e. g. Robinson y Holmes 1982, Morrison et al. 1985, Petit et al. 1990) han concluido que la conducta forrajera y el uso del microhábitat de las aves en bosques templados, tienen relación con la estructura de vegetación, y consecuentemente con la disponibilidad de los recursos alimenticios. Esto se demostró en cultivo y ecotono, ya que las aves utilizaron en mayor proporción granos depositados en el suelo, los cuales son abundantes por la presencia de cultivos de maíz y trigo. En cambio en el bosque de pino-aile las colectoras de insectos en las hojas tuvieron mayor proporción debido a la

heterogeneidad del follaje (Nocedal 1984) que ofrecen los árboles de pino y aile; mientras que en el bosque de pino, la presencia de vegetación más uniforme debido a la ausencia de arbustos determinó que las aves hicieran mayor uso de insectos en el suelo. De igual manera en pino, a diferencia de los otros hábitat, las aves utilizaron mayor proporción de insectos en la corteza, debido al incremento en la abundancia de árboles (véase Cuadro 9). Por consiguiente, como era de esperarse, en cultivo y ecotono las aves forrajearon en mayor porcentaje en el suelo, lo mismo se observó en pino, pero en pino-aile, los árboles fueron más visitados

Asimismo, se observó una variación estacional en la conducta forrajera de la forma siguiente: en cultivo el porcentaje de uso de las aves residentes, en todas las variables de técnica forrajera fue menor en invierno, demostrando que existe menor abundancia de recursos (insectos, granos, frutos) en esta estación (Stapanian et al. 1994); en pino-aile, en la misma estación, el incremento de la proporción de colectoras en el follaje y corteza contrastó con la baja proporción de colectoras del suelo. Lo anterior se observó marcadamente en las especies que forrajean insectos en el suelo en diferentes proporciones, *Troglodytes aedon*, *Sialia mexicana* y *Pipilo erythrophthalmus*, las cuales hacen mayor uso de los estratos superiores, debido seguramente a la escasez de insectos en el suelo, provocado por las bajas temperaturas que causan heladas (Morrison et al. 1986, Murphy 1987, Osborne y Green 1992). Por esta razón, en el mismo hábitat, se incrementó el uso del recurso como colectoras al vuelo, lo que se observó también en *Sialia mexicana*.

Por otro lado, en ecotono, pino y pino-aile las aves hicieron mayor uso de granos del suelo en invierno, porque durante ese periodo gran cantidad de semillas maduras caen al sustrato, particularmente de las hierbas; asimismo, durante invierno, las aves forrajearon más granos de los frutos (de maíz, y trigo), los cuales están completamente maduros en dicha estación. Lo anterior se observó con claridad en *Carduelis pinus* y *Turdus migratorius*. Sobre esta última especie existe la evidencia que posee una flexibilidad forrajera que le permite seleccionar preferentemente frutos abundantes, pero

también grandes y carnosos (Sallabanks 1993), en este caso de tejocote, los cuales caen al suelo.

La presencia de especies migratorias en invierno de *Spizella passerina* y *Melospiza lincolni*, contribuyó a que en cultivo se incrementara marcadamente la proporción de colectoras de granos en el suelo. Estas especies se asocian en parvadas mixtas, lo que les permite mayor protección contra los depredadores, particularmente en estratos expuestos (Ford et al. 1990), por esta razón forrajean granos de cultivos y gramíneas acumulados en el suelo. También, en los cuatro hábitat, durante invierno fue muy importante la confluencia de las especies insectívoras migratorias, destacando las parvadas de *Dendroica coronata*, lo que provocó un aumento en el porcentaje de colectoras de follaje.

De igual manera, durante invierno en los cuatro hábitat, existió una disminución en el forrajeo de las insectívoras en las hierbas, indicando que estas aves se concentran en niveles más altos, con mayor follaje que ofrece mayor cantidad de recursos (Manuwal 1983, Robinson y Holmes 1984) y protección antipredatoria (Foster 1990). Asimismo, en cultivo y ecotono, donde la temperatura no es tan severa se registró un aumento de forrajeo en los arbustos por la visita de tres especies migratorias insectívoras (*Regulus calendula*, *Vermivora celata* y *Wilsonia pusilla*); aunado a esto, el cambio en el sitio forrajero de *Ergaticus ruber*, de árbol a arbusto, probablemente para evitar la interferencia (Sherry 1979, Williams y Batzli 1979) con dos especies migratorias colectoras de follaje en los árboles (*Dendroica coronata* y *D. townsendi*), ocasionó el incremento tan notorio del uso de los arbustos en pino-aile.

Analizando los resultados de los Componentes Principales, estos mostraron semejanza en cultivo y pino, así como en ecotono y pino-aile, lo que hace suponer que la disposición del espacio forrajero es muy parecido entre cada par de comunidades. Esto puede tener relación, como se mencionó, con la estructura del hábitat, ya que dicho espacio parece estar ocupado por las especies de forma más homogénea en ecotono y

pino-aile, con respecto a cultivo y pino, donde se apreció un vacío muy amplio, resultado de la escasez de especies, particularmente residentes, que forrajean en el estrato herbáceo. Lo anterior se debe a que en cultivo, algunas especies granívoras (e. g. *Carpodacus mexicanus*) prefieren hacer uso de los frutos de los árboles que les proporcionan mayor energía (Loiselle y Blake 1990), los cuales están disponibles en verano; en pino, la baja densidad de hierbas (véase Cuadro 9) ocasiona que las aves colecten los granos del suelo.

Asimismo, el Análisis de Componentes Principales contribuyó a dilucidar los cambios durante invierno en el uso del recurso por las especies. Dichos resultados se pueden discutir de la siguiente manera:

1) En cultivo y ecotono, las especies que consumen granos de frutos o frutos de los árboles (e. g. *Carpodacus mexicanus* y *Pheucticus melanocephalus*) utilizan los granos del cultivo, que son muy abundantes, pues caen al suelo después de la cosecha; aquellas especies que se alimentan sobre todo de frutos (e. g. *Aphelocoma californica*), las cuales las prefieren posiblemente por sus características digestivas (Karasov 1990), incrementan su consumo, ya que estos frutos están totalmente maduros; las especies insectívoras (e. g. *Thryomanes bewickii*) colectan en mayor porcentaje los insectos pequeños y voladores que se acumulan sobre el suelo (Ford et al. 1990), particularmente en la hojarasca; y algunas que utilizan granos de frutos, según el hábitat cambian de sitio forrajero, de arbusto a árbol y viceversa, demostrando que su conducta forrajera se adapta al sitio donde encuentra el recurso necesario (Manuwal 1983).

2) En bosques de pino y pino aile, se observó un cambio forrajero en *Turdus migratorius*, especie omnívora, la cual forrajeó en mayor porcentaje insectos de la corteza de los árboles, ya que en esta parte de los troncos, especialmente de diámetro pequeño, se concentra un mayor número de insectos (Morrison y With 1986); también en algunas especies insectívoras se observaron cambios en el sitio forrajero: *Troglodytes aedon* hizo mayor uso de insectos del follaje que del suelo seguramente, como ya se mencionó

debido a la escasez de insectos en el terreno por las bajas temperaturas; asimismo, *Myioborus miniatus* y *Diglossa baritula* fueron observados con mayor frecuencia colectando insectos de las hojas que al vuelo en el primer caso, y néctar en el segundo. Aunado a esto último, es importante mencionar que otras nectarívoras (cinco especies de colibríes) forrajearon insectos al vuelo mas o menos en la misma proporción en los cuatro hábitat; al respecto se ha documentado que cuando el recurso floral declina, estas especies se alimentan de insectos, ya que estos les proporcionan una mayor fuente de proteínas y un reemplazo de iones perdidos por la orina (Calder y Hiebert 1983).

De los resultados discutidos anteriormente se puede concluir que las principales causas de la variación en los hábitos forrajeros de las aves, en las cuatro comunidades estudiadas parecen descansar en la disponibilidad (abundancia y características particulares del recurso) de insectos (Sherry 1984, Holmes y Schultz 1988, Hutto 1990) y de frutos (Levey y Karasov 1989, Loiselle y Blake 1990, Sallabanks 1993). La abundancia de dichos recursos puede limitarse por la estructura de la vegetación presente, y por la densidad de plantas (Bollinger 1995). Estos dos factores pueden influir a su vez en la vulnerabilidad de las especies a la depredación, obligándolas a cambiar sus estratos forrajeros.

Las condiciones climáticas pueden alterar la disponibilidad de los recursos con sus consecuentes cambios en las estrategias forrajeras. Por último, las posibles interacciones entre las especies, particularmente en aquellas que exhiben un repertorio forrajero muy estrecho, pueden ocasionar un cambio en sitio forrajero (Miles et al. 1990) en un intento por coexistir en un hábitat determinado.

CAPÍTULO V

Discusión general y conclusiones

En este trabajo se ha demostrado, a lo largo del transecto altitudinal estudiado, que la riqueza y abundancia de especies se ve afectada por la estructura de la vegetación, la cual tiene relación directa con las disponibilidad de recursos que las aves utilizan en cada comunidad. A una conclusión semejante han llegado otros autores (e. g. Nocedal 1984, Petit et al. 1990), estudiando comunidades de aves en bosques templados.

En este sentido, la baja riqueza y abundancia total de aves registradas en el bosque de pino, en relación con los otros hábitat estudiados, parece estar relacionada con la deforestación (tala incontrolada) que ejercen los campesinos del lugar, especialmente en este bosque. Esta actividad provoca la inminente pérdida de recursos y una fragmentación del hábitat, la cual puede afectar también la disponibilidad de sitios adecuados para anidar, lo que ha sido documentado por Martín (1988).

Los cambios temporales que se observaron en la abundancia total en cada comunidad, fueron influidos por la presencia de especies migratorias. En invierno, fue importante la visita de especies insectívoras en los bosques y de grandes parvadas de granívoras en el cultivo, lo cual dio como resultado un decremento muy marcado de la equidad en esta estación con respecto a las demás. La abundancia de las residentes mostró cambios estacionales distintos en cada hábitat, lo que hace suponer que la fluctuación se relaciona con la variación de la disponibilidad de recursos. La relación positiva encontrada entre la abundancia total de aves y la diversidad de plantas en cada hábitat, demuestra que este parámetro de la vegetación puede determinar dicha disponibilidad, influyendo en la abundancia de las especies en la comunidad.

En este trabajo se observó que la riqueza específica esta directamente relacionada con la diversidad de especies en cada comunidad. Por lo tanto, coincidimos con Verner y

Larson (1989) en proponer la utilización del simple número de especies en los estudios sobre comunidades de aves, por ser un parámetro mas fácil de obtener en comparación con los índices de diversidad. En los tres años de estudio, el incremento durante verano de dicha diversidad, en los cuatro hábitat pudo deberse a un incremento de la densidad de hierbas, las cuales proporcionan un recurso importante a las aves (granos y néctar, especialmente). En otoño, una baja considerable de este parámetro obedeció a un decremento considerable de temperatura, el cual pudo influir en el nivel de recursos disponibles para las aves.

Asimismo, los resultados de esta investigación permiten concluir que las aves mostraron una tendencia a utilizar un intervalo mas amplio de recursos en ciertas estaciones y en los hábitat que les ofrecieron el recurso necesario, lo que puede ocasionar un incremento de abundancia en sus poblaciones. Las especies con nichos estrechos no mostraron ninguna variación, limitándose a hacer uso de un recurso en particular, lo cual puede causar dificultades para que dichas especies puedan subsistir en épocas de escasez. Por lo anterior es necesario privilegiar el estudio de dichas especies, en particular aquellas con baja abundancia, las cuales pueden llegar a ser vulnerables (Kattan 1992), como es el caso de las residentes que se alimentan de insectos de la corteza de los árboles (*Certhia americana*, *Sitta carolinensis* y *Picoides scalaris*) que anidan en los troncos de los árboles, los cuales son factibles de ser talados), y granos del suelo en los cultivos (*Cyrtonix montezumae*, *Zenaida macroura*, especies con frecuencia cazadas). Sin embargo, se observó que algunas especies generalistas que se encuentran en hábitat con vegetación muy homogénea, bosque de pino en este caso, donde la diversidad de recursos puede estar limitaba, subsistieron, aparentemente sin mayores cambios, demostrando que utilizan el recurso que esté a su alcance. Lo anterior según Yeaton (1974) puede ser una estrategia para evitar la extinción en periodos de escasez.

Durante verano, periodo de mayor abundancia de recursos en el volcán, las especies tienden a ampliar sus nichos, originando un aumento en el traslape, lo cual

demuestra que bajo estas condiciones, son capaces de interactuar con otras especies. Sin embargo, la presencia de las especies migratorias durante invierno, acompañada por lo general de una disminución de recursos en esa estación, debido a las condiciones climáticas, ocasionó que las especies residentes redujeran su traslape, haciendo uso de otros recursos.

Por otro lado, las especies de un determinado gremio, se agruparon de manera diferente entre hábitat y estaciones, dependiendo de la variedad de recursos utilizados por éstas, por ejemplo, las omnívoras fueron más susceptibles a cambiar de gremio de acuerdo al recurso que se encontró más disponible para ellas. Se demostró también que hábitat más heterogéneos, es decir aquellos que contaron con vegetación mas diversa, tal como se observó en ecotono y bosque de pino-aile, ofrecieron mayor oportunidad para que las aves se segregaran.

En este estudio fue posible confirmar la relación entre morfología y ecología, demostrando que las dimensiones del pico, más que las de cualquier otra estructura, son importantes en la utilización de los recursos alimenticios; lo cual se observó en las aves que especialmente forrajean en el suelo, los frutos y las hojas. Sin embargo, debido a que el análisis de este aspecto se realizó en un buen número de especies de las cuatro comunidades, no fue posible considerar características más sutiles de la conducta forrajera de las aves, las cuales pueden tener relación con variables morfológicas. Por consiguiente, se recomienda realizar estos análisis en pequeños grupos de especies, en los cuales la covariación de tamaño, forma, estrategias forrajeras y efectos filogenéticos podrían ser minimizados (James 1983), y por consiguiente, las relaciones ecomorfológicas serían mas fáciles de establecerse.

De otra parte, en este trabajo no se observó una relación inversa entre el tamaño de las especies y su abundancia, lo cual demuestra que en las aves, a diferencia de otros vertebrados, no existe la certeza de que el tamaño corporal sea indicativo de su abundancia. Los resultados discutidos anteriormente pueden sugerir que las habilidades

de cada especie para hacer uso del recurso, las características de la vegetación para promover alimento y sitios de anidación y las variables de la historia de vida (i. g. tasas de desarrollo), según lo proponen Blackburn et al. (1996) y Gaston y Blackburn (1996), pueden ser mejores indicadores de la abundancia de una especie que su tamaño.

Los resultados de esta investigación indican que la variación de la conducta forrajera y el uso del microhábitat de las aves en los hábitat estudiados tuvo relación con las características de la vegetación (estratificación, densidad y diversidad de plantas), las cuales al parecer determinaron la abundancia y tipo de recurso utilizado. Lo anterior se demostró ya que las aves hicieron mayor uso de granos de suelo en cultivo y ecotono, insectos del suelo en el bosque de pino y de insectos de las hojas en pino-aile. Asimismo, se observó que los cambios en la estructura de la vegetación, los cuales pueden aumentar la vulnerabilidad de las especies a la depredación, fue un factor importante para que algunas especies durante invierno, sobre todo las especialistas, cambiaran de estrato forrajero, utilizando niveles más altos de la vegetación que les proporcionan mayor protección; en cambio especies mas generalistas que durante esta estación se asocian en parvadas hicieron uso del mismo estrato cambiando de técnica forrajera.

Aunado a lo anterior, la temperatura fue un factor importante que pudo afectar los hábitos forrajeros, lo anterior se observó en invierno, sobre todo en pino-aile, en donde las aves insectívoras usaron los estratos superiores, ya que al parecer debido al clima severo, los insectos tienden a concentrarse en dichos estratos (Ford et al. 1990).

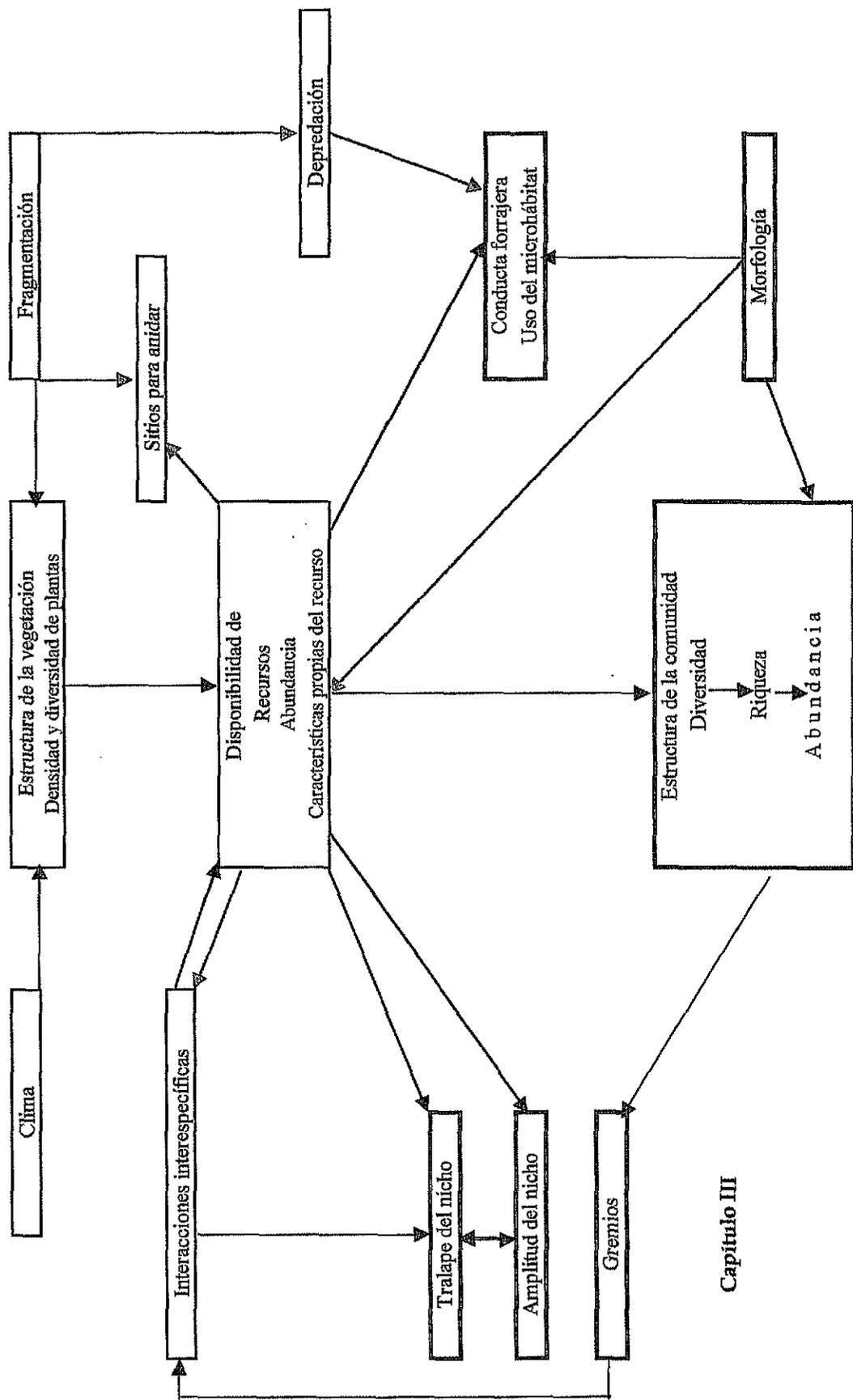
Partiendo de los resultados obtenidos en esta investigación, sin embargo, es necesario profundizar en el análisis de los diversos aspectos tratados, realizando estudios de al menos dos años de las variaciones poblacionales, así como en el uso del recurso por las aves, particularmente en los bosques.

De este último aspecto, es necesario considerar una evaluación de la disponibilidad de los recursos no sólo su abundancia sino también las características de los frutos e insectos. De estos últimos, es importante realizar estimaciones de la relación depredador-

presa como la tasa de encuentro (ataque y velocidad) propuesto por Lovette y Holmes (1995).

Asimismo, nuestros resultados sugieren la necesidad de un buen manejo del área de estudio, la cual por lo demás es una área protegida, así como de otras áreas semejantes. Las especies de aves, especialmente las insectívoros (45% aproximadamente) parecen ser las más afectadas por prácticas que alteran la diversidad y abundancia de la vegetación. Como se ha señalado, la tala, el pastoreo, son las principales causas de tal alteración, pues pueden afectar la cantidad de recursos disponibles y los sitios de anidación, también promover la depredación, debido a la ausencia de vegetación. En ese sentido, un buen esfuerzo sería determinar las formas de manejo (recuperación y conservación) que requieren las comunidades vegetales; para ello es de fundamental importancia conocer la dinámica sucesional y el efecto que ocasiona la fragmentación sobre el proceso de sucesión, como lo propone Chávez et al. (1990).

En la Fig. 32 se presenta un diagrama de flujo en el que se intenta relacionar los factores más relevantes tratados en este estudio, los cuales son factibles de considerar para un análisis de las comunidades de aves. En dicho diagrama se indica los probables efectos que han sido analizados en este trabajo y aquellos susceptibles de estudiar en el futuro.



Capítulo IV

Capítulo II

Capítulo III

Fig. 32. Diagrama que muestra las relaciones entre los factores que se determinaron en el análisis de las comunidades de aves en el volcán Malinche, Tlaxcala. Las líneas oscuras indican los efectos que se han discutido en este trabajo. Las líneas azules representan los posibles efectos, los cuales son importantes para considerarse en estudios futuros.

Bibliografía

- Able, K. P. y B. R. Noon. 1976. Avian community structure along gradients in northeastern United States. *Oecologia* 26:275-294.
- Abrams, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology* 61: 44-49.
- 1986. Character displacement and niche shift analyzed using consumer-resource models of competition. *Theoretical Population Biology* 29: 107-160.
- Airola, D. A. y R. H. Barrett. 1985. Foraging and habitat relationships of insect-gleaning birds in a Sierra Nevada mixed-conifer forest. *The Condor* 87:205-216.
- Adame de Colombnes, C. 1995. Plan Nacional de Desarrollo y Política Ambiental. Foro sobre Política Ambiental.
- Alatalo, R. V. 1982. Multidimensional foraging niche organization of foliage-gleaning birds in northern Finland. *Ornis Scandinavica* 13: 56-71.
- , y R. H. Alatalo. 1980. Seasonal variation in evenness of forest bird communities. *Ornis Scandinavica* 11:217-222.
- Ambuel, B. y S. A. Temple. 1983. Area - dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forest. *Ecology* 64: 1057-1068.
- Andren, H. y P. Angelstam. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology* 69: 544-547.
- AOU. 1998. Check-list of North American Birds. 7a. edición. AOU.
- Austin, G. T. y C. S. Tomoff. 1978. Relative abundance in bird populations. *The American Naturalist* 112: 695-699.
- Avery, M. L. y C. van Riper III. 1989. Seasonal changes in birds communities of chaparral and blue oak woodlands in central California. *The Condor*. 91:288-295.

- Beedy, E. C. 1981. Bird communities and forest structure in the Sierra Nevada of California. *Condor* 83: 97-105.
- Bell, H. L. y H. A. Ford 1990. The influence of food shortage on interspecific niche overlap and foraging behavior of three species of Australian warblers (Acanthizidae). Pp. 381-388 en M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr (eds.). *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. Studies in Avian Biology No. 13.
- Birkenstein, L. R. y R. E. Tomlinson. 1981. Natives names of Mexican birds. Washington, Fish and Wildlife Service, Resource Publication 139.
- Blackburn, T. M., J. H. Lawton y R. D. Gregory. 1996. Relationships between abundances and histories of British birds. *Journal of Animal Ecology* 65:52-62.
- Blake, J. G. 1983. Trophic structure of bird communities in forest patches in east-central Illinois. *The Wilson Bulletin* 83: 416-430.
- 1992. Temporal variation in point counts of birds in a lowland wet forest in Costa Rica. *The Condor* 94:265-275.
- , y J. R. Karr. 1987. Breeding birds of isolated woodlots: area and habitat relationships. *Ecology* 68: 1724-1734.
- Blondel, J. 1985. Habitat selection in island versus mainland birds. Pp. 477-516 en M. L. Cody (ed.). *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York, New York, USA.
- , D. Chessel y B. Frochet. 1988. Bird species impoverishment, niche expansion, and density inflation in mediteranean Island habitats. *Ecology* 69:1899-1917.
- Bock, C. E. y R. E. Ricklefs. 1983. Range size and local abundance of some North American songbirds. *American Naturalist* 112:295-299.
- Böhning-Gaese, K., M. L. Taper y J. H. Brown. 1993. Are declines in North American insectivorous songbirds due to causes on the breeding range. *Consevation Biology* 7:76-85.
- Bollinger, E. K. 1995. Successional changes and habitat selection in hayfield bird communities. *The Auk* 112:720-730.

- Brawn, J. D., J. R. Karr y J. D. Nichols. 1995. Demography of birds in a neotropical forest: effects of allometry, taxonomy, and ecology. *Ecology* 76:41-51.
- Bray, J. R. y J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities in southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27:325-349.
- Brittingham, M. C. y S. A. Temple. 1983. Have cowbirds caused forest songbirds to decline? *Bioscience* 33:31-35.
- Brower, J. E. y J. H. Zar. 1985. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Publishers. Dubuque, Iowa.
- Brown, J. H. 1984. On relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* 124:255-279.
- Brown, J. H. y B. Maurer. 1986. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature (Lond.)* 324:248-350.
- Brown, J. H. y B. Maurer. 1987. Evolution of species assemblages: affects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *American Naturalist* 130:1-17.
- Burke, D. M. y E. Nol. 2000. Influence of food abundance, nest-site, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *The Auk* 115:96-104.
- Calder, W. A. 1984. Size, function, and life history. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9:129-156.
- Chávez, C. J., M. Ramos y N. Trigo. 1990. Plan de manejo integral para el Parque Nacional "La Malinche" y su área de amortiguamiento. Cuadernos del CIIH, UNAM: Serie Seminarios 1:217-237.
- Chesneau, V. E. y J. L. Frangi. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General OEA. Washington, D. C., E.U.

- Clements, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Publication no. 242, Washington, D. C: Carnegie Institute.
- Cody, M. L. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. *The American Naturalist* 102:107-147.
- 1983a. Bird diversity and density in South African forest. *Oecologia* 59: 201-215.
- 1983b. The land birds. In *Island Biogeography in the Sea of Cortez*. Pp. 210-245 en T. J. Case y M. L. Cody (eds.). Berkeley: University of California Press.
- y J. M. Diamond. eds. 1975. *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press.
- Colwell, R. K. y D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- Colin, J. B. y N. D. Burgess. 1992. *Birds census Techniques*. 1992. San Diego: Academic Press.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. Pp. 460-490 en M. L. Cody y J. M. Diamond (eds). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press.
- Cotgreave, P. y P. H. Harvey. 1992. Relationship between body size, abundance and phylogeny in bird communities. *Functional Ecology* 6:248-256.
- Currie, D. J. 1993. What shape is the relationship between body size and population density? *Oikos* 66:353-358.
- Damuth, J. H. 1981. Population density in mammals. *Nature* 290:699-700.
- Damuth, J. H. 1991. Of size and abundance. *Nature* 351:268-269.
- 1993. Cope's rule, the island and scaling of mammalian population density. *Nature* 365:748-750.

- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. Pp. 342-444 en M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *The American Scientist* 66: 322-331.
- 1979. Population dynamics and interspecific competition in bird communities. *Fortschritte der Zoologie* 25: 389-402.
- Dilger, W. C. 1956. Adaptive modification and ecological isolating mechanisms in the thrush genera *Catharus* and *Hylocichla*. *The Wilson Bulletin* 68:171-199.
- Dobson, F. S., J. Yu y A. T. Smith. 1995. The importance of evaluating rarity. *Conservation Biology* 7: 586-591.
- Elton, C. S. 1927. *Animal Ecology*. London: Sidgwick and Jackson.
- Emlen, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist* 100: 611-617.
- Erdelen, M. 1984. Bird communities and vegetation structure: I. Correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Oecologia* 61:277-284.
- Erffa, V. A. 1976. Geología de la cuenca alata de Puebla-Tlaxcala y sus contornos. Fundación alemana para la investigación científica. Puebla, México. *Comunicaciones* 13: 96-106.
- Estades, C. F. 1997. Bird-habitat relationships in a vegetational gradient in the Andes of central Chile. *The Condor* 99:719-727.
- Faaborg, J. 1985. Ecological constraints on West Indian bird distributions. *Ornithological Monographs* 36: 621-653.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46:257-291.
- Finch, D. M. 1989. Habitat use and habitat overlap of riparian birds in three elevational zones. *Ecology* 70: 866-880.

- Ford, H. A. 1985. A synthesis of the foraging ecology and behavior of birds of eucalypt forest and woodlands. Pp. 249-254 en A. Keast, H. F. Recher, H. Ford y D. Saunders (eds.). *Birds of eucalypt forest and woodlands: ecology, conservation, management*. Surrey Beatty y Sons Pty. Lid., Chipping Norton, N.S.W., Australia.
- Ford, H. A y D. C. Paton. 1977. The comparative ecology of the species of Honeyeaters in South Australia. *Australian Journal of Ecology* 2:399-407.
- Ford, H. A., L. Huddy y H. Bell. 1990. Seasonal changes in foraging of three passerines in Australian eucalyptus woodland. Pp. 245-253 en M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr (eds.). *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. Studies in Avian Biology No. 13.
- Foster, M. S. 1990. Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit trees. *The Condor* 92:844-854.
- Franzreb, K. E. 1978. Tree species used by birds in logged and unlogged mixed-coniferous forest. *The Wilson Bulletin* 90:221-238.
- Fretwell, S. D. 1972. *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton: Princeton University Press.
- Freeman, S. y W. M. Jackson. 1990. Univariate metrics are not adequate to measure avian body size. *The Auk* 107:69-74.
- Freemark, K. E. y B. Collins. 1992. Landscape ecology of birds breeding in temperate forest fragments. *In Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds*, eds., J. M. Hagan y D. W. Johnston, pp. 423-454. Washington: Smithsonian Institution Press.
- García, E. 1964. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía. UNAM.
- Gaston, K. J. y T. M. Blackburn. 1996. Rarity and body size: Importance of generality. *Conservation Biology* 10:1295-1298.
- Giller, P. S. 1984. *Community Structure and the Niche*. London: Chapman and Hall.
- Gleason, H. A. 1917. The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 43: 463-481.

- 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 1-20.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of California Thrasher. *The Auk* 34: 427-433.
- 1924. Geography and evolution. *Ecology* 5: 225-229.
- 1928. Presence and absence of animals. *University of California chronicle* 30: 429-450.
- Hawrot, R. y G. J. Niemi. 1996. Effects of edge type and path shape on avian communities en a mixed conifer-hardwood forest. *The Auk* 113:586-598.
- Hejl, S. J., J. Verner, R. P. Balda. 1988. Weather and bird population in true fir forests of the Sierra Nevada, California. *The Condor* 90:561-574.
- Herrera, C. M. 1978. Niche-shift in the genus *Parus* in southern Spain. *Ibis* 120:235-240.
- Hespenheide, H. A. 1971. Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. *Ibis* 113:59-72.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- Holmes, R. T., R. E. Bonney y S. W. Pacala. 1979. Guild structure on the Hubbard Brook bird community: A multivariate approach. *Ecology* 60: 512-520.
- y S. K. Robinson. 1981. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in northern hardwoods forest. *Oecologia* 48:31-35.
- y H. F. Recher. 1986. Determinants of guild structure in forest bird communities: an intercontinental comparison. *The Condor* 88:427-439.
- y J. C. Schultz. 1988. Food availability for forest birds: affects of prey distribution and abundance on bird foraging. *Canadian Journal of Zoology* 66:720-728.
- Holt, R. D. 1987. On the relation between niche overlap and competition: the effect of incommensurable niche dimensions. *Oikos* 48: 110-114.



- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59: 67-77.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Hutto, R. H. 1981. Seasonal variation in the foraging behavior of some migratory western wood warblers. *The Auk* 98:765-777.
- 1990. Studies of foraging behavior: central to understanding the ecological consequences of variation in food abundance. Pp. 389-390 en M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr (eds.). *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. *Studies in Avian Biology* No. 13.
- James, F. C. 1982. The ecological morphology of birds: a review. *Annales Zoologici Fennici* 19:265-272.
- 1983. Environmental component of morphologic differentiation in birds. *Science* 221:184-186.
- S. Rathbun. 1981. Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *The Auk* 98:785-800.
- y W. J. Boecklen. 1984. Interspecific morphological relationships and the densities of birds. Pp. 458-477 en D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele y A. B. Thistle (eds.). *Ecological Communities. Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton: Princeton University Press.
- Järvinen, O. 1979. Geographical gradients of stability in European land bird communities. *Oecologia* 38: 51-69.
- Johnston, T. D. 1982. The selective costs and benefits of learning: an evolutionary analysis. *Adv. Study Behav.* 12:65-106.
- Juanes, F. 1986. Population density and body size in birds. *The American Naturalist* 128: 921-926.
- Kangas, P. 1987. On the use of species area curves to predict extinctions. *Bull of the Ecological Society of America* 68:158-162.

- Karasov, W. H. 1990. Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. Pp. 391-415 en M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr (eds.). Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology No. 13.
- Karr, J. R. 1968. Habitat and avian diversity on strip-mined land in east-central Illinois. *The Condor* 70: 348-357.
- 1976 . Seasonality, resource availability and community diversity in tropical bird communities. *American Naturalist* 110: 973-994.
- 1983. Commentary. In *Perspectives in Ornithology*, eds. A. H. Brush y G. A. Clark Jr., pp. 403-410. Cambridge: Cambridge University Press.
- , y F. C. James. 1975. Ecomorphical configurations and convergent evolution in species and communities. Pp. 258-291 in M. L. Cody and J. M. Diamond, editors. *Ecology and evolution of communities*. Belknap, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Kattan, G. H. 1992. Rarity and vulnerability: the birds of the cordillera central of Colombia. *Conservation Biology* 6:64-70.
- Keast, A. y S. Saunders. 1991. Ecomorphology of the North American Ruby-crowned *Regulus calendula* y Golden-crowned (*R. satrapa*) kinglets. *The Auk* 108:808-888.
- Keller, M. E. y S. H. Anderson. 1992. Avian use of habitat configurations created by forest cutting in southeastern Wyoming. *The Condor* 94:55-65.
- Kelly, J. P. 1993. The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers. in limber pine-juniper wood land. *The Condor* 95:83-93.
- Kendeigh, S. C. 1944. Measurement of bird population. *Ecological Monographs* 14:67-106.
- Keyser, A., G. E. Hill y E. C. Soehren. 1997. Effects of forest fragment size, nest density, and proximity to edge on the risk of predation to ground-nesting passerine birds. *Conservation Biology* 12:986-994.
- Kingsland, S. E. 1985. *Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology*. Chicago: University of Chicago Press.

- Klopfer, P. H. y R. H. MacArthur. 1960. Niche size and faunal diversity. *American Naturalist* 94:293-300.
- Knick, S. y J. T. Rotenberry. 1995. Landscape characteristics of fragmented shrubsteppe habitats and breeding passerine birds. *Conservation Biology* 9:1059-1071.
- Knopf, F. L. y J. A. Sedgwick. 1992. An experimental study of nest-site selection by Yellow Warblers. *The Condor* 94:734-742.
- Kodric-Brown, A., J. H. Brown y D. F. Gori. 1984. Organization of a tropical island community of humming birds and flowers. *Ecology* 65:1358-1368.
- Kohn, A. J. 1968. Microhabitats, abundance, and food of Conus in the Maldive and chagos Islands. *Ecology* 49:1046-1061.
- Kricher, J. C. 1972. Birds species diversity: the effect of species richness and equitability on the diversity index. *Ecology* 53: 278-282.
- Lack, D. 1945a. The Galapagos finches (Geospizinae): a study in variation. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 21: 1-19.
- 1945b. The ecology of closely related species with special reference to cormorant (Phalacrocorax carbo) and shag (P. aristotelis). *Journal of Animal Ecology* 14: 12-16.
- 1946. Competition for food by birds of prey. *Journal of Animal Ecology* 15: 123-129.
- 1971. *Ecological Isolation in Birds*. Cambridge: Harvard University Press.
- Landres, P. B. y MacMahon, J. A. 1983. Community organization of arboreal birds in some oak woodlands of western North America. *Ecological Monographs*, 53, 183-208.
- Lawlor, L. R. 1980. Overlap, similarity, and competition coefficients. *Ecology* 61: 245-251.
- Lederer, R. J. 1975. Bill size, food size, and jaw forces of insectivorous birds. *The Auk*, 92, 385-7.
- Lederer, R. J. 1984. A view of avian ecomorphological hypotheses. *Okologie der Vogel*, 6, 119-26.

- Leisler, B. y H. Winkler. 1985. Ecomorphology. *Current Ornithology*, 2, 155-86.
- Levey, D. J. y W. H. Karasov. 1989. Digestive responses of temperate birds switched to fruit or insect diets. *The Auk* 106:675-686.
- Levings, S. C. y D. M. Windsor. 1984. Litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 16:125-131.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Monogr. Popul. Biol. No. 2 Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Linton, L. R., R. W. Davies y F. J. Wrona. 1981. Resource utilization indices: an assessment. *Journal of Animal Ecology* 50: 283-292.
- Lloyd, M. J. y R. J. Ghelardi. 1964. A table for calculating the "equitability" component of species diversity. *Journal Animal Ecology* 33: 217-226.
- Loiselle, B. A. y J. G. Blake. 1990. Diets of understory fruit-eating birds in Costa Rica: seasonality and resource abundance. Pp. 91-103 en M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr (eds.). *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. Studies in Avian Biology No. 13.
- Loman, J. 1986. Use of overlap indices as competition coefficients: tests with field data. *Ecological Modelling* 34: 231-243.
- Lovejoy, T. E. 1975. Bird diversity and abundance in Amazonan rain forest communities. *The Living Bird* 13: 127-191.
- Lovette, I. J. y R. T. Holmes. 1995. Foraging behavior of American Redstarts in breeding and wintering habitats: implications for relativ food availability. *The Condor* 97:782-791.
- MacArthur, R. H. 1958. Populations ecology of some warblers in northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.
- 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *The American Naturalist* 98: 387-397.
- 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, 40, 510-33.

- 1968. The theory of the niche. Pp. 159-76 en R. C. Lewontin (ed.). *Population Biology and Evolution*. Syracuse: Syracuse University Press.
- 1971. Patterns of terrestrial bird communities. Pp. 189-221 en D. S. Farner y J. R. King (eds.). *Avian Biology*. New York: Academic Press.
- 1972. *Geographical Ecology*. New York: Harper & Row.
- y J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- y E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100: 603-609.
- y H. Richer y M. Cody. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *The American Naturalist* 100: 319-332.
- y E. O. Wilson. 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- Manuwal, D. A. 1983. Feeding locations of coniferous forest birds during a spruce budworm outbreak in western Montana. *The Murrelet*, 64, 12-17.
- Martin, T. E. 1980. Diversity and abundance of spring migration birds using habitat islands on the Great Plains. *The Condor* 82:430-439.
- Maurer, B. A. y R. C. Whitmore. 1981. Foraging of five bird species in two forests with different vegetation structure. *The Wilson Bulletin*, 93, 478-90.
- Maurer, B. A. y S. G. Heywood. 1993. Geographic range fragmentation and abundance in neotropical migratory birds. *Conservation Biology* 7: 501-509.
- May, P. G. 1982. Secondary succession and breeding bird community structure: patterns of resource utilization. *Oecologia* 55: 208-216.
- May, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In *Ecology y Evolution of Communities*, eds. H. L. Cody y J. M. Diamond pp. 81-120. Cambridge: Harvard University Press.

- Meade, A. M. 1986. Monografía de Contla. Centro de Estudios Monográficos de Tlaxcala, México.
- Melo, G. C. 1977. Parques Nacionales (conferencias). Instituto de Geografía, UNAM. Series Varios. Tomo I, No. 2.
- Miles, D. B. y R. E. Ricklefs. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduos forest passerine birds. *Ecology*, 1984:1629-1640.
- Miles, D. B., R. E. Ricklefs y J. Travis. 1987. Concordance of ecomorphological relationships in three assemblages of passerine birds. *The American Naturalist*, 129, 347-64.
- Miller, R. S. y R. W. Nero. 1983. Hummingbird-sapsucker associations in northern climates. *Canadian Journal of Zoology* 61:1540-1546.
- Mills, G. S., J. B. Dunning, Jr., y J. M. Bates. 1991. The relationship between breeding bird density and vegetation volume. *The Wilson Bulletin* 103:468-479.
- Moermond, T. C. 1990. A functional approach to foraging: morphology, behavior, and the capacity to exploit. Pp. 427-430 en M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr (eds.). *Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology* No. 13.
- Moermond, T. C. y J. S. Denslow. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection, p. 865-897 en P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely y N. G. Smith (eds.). *Neotropical ornithology. Ornithol. Monogr. No. 36.*
- Morrison, M. L., I. C. Timossi, K. A. With y P. N. Manley. 1985. Use of tree species by forest birds during winter and summer. *The Journal of Wildlife Management* 49:1098-1102.
- , K. A. With e I. C. Timossi. 1986. The structure of a forest bird community during winter and summer. *The Wilson Bulletin* 98: 214-230.
- , C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. (eds.). 1990. *Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology* No. 13.
- Morse, D. H. 1968. A quantitative study of foraging of male and female spruce-wood warblers. *Ecology* 49: 779-784.



- 1980. Foraging and coexistence of spruce warblers. *The Living Bird* 18: 7-25.
- Mueller, L. D. y L. Altenberg. 1985. Statistical inference on measures of niche overlap. *Ecology* 66: 1204-1210.
- Murphy, M. T. 1987. The impact of weather on kingbird foraging behavior. *The Condor* 89:721-730.
- Nee, S., A. F. Read, J. J. D. Greenwood y p. h. Harvey. 1991. The relationship between abundance y body size in British birds. *Nature* 351:312.
- Newton, I. 1979. Population studies of birds. Oxford University Press. London.
- Nocedal, J. 1984. Estructura y utilización del follaje de las comunidades de pájaros en bosques templados del Valle de México. *Acta Zoológica Mexicana* (N. S.) 6.
- Noon, B. R., D. K. Dawson y J. P. Kelly. 1985. A search for stability gradients in North American breeding bird communities. *Auk* 102:64-81.
- Noske, R. A. 1979. Co-existence of three species of treecreepers in north-easter New South Wales. *The Emu* 79: 120-128.
- 1986. Intersexual niche segregation among three bark-foraging birds of eucalypt forest. *Australian Journal of Ecology* 11: 255-267.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Osborne, W. S. y K. Green. 1992. Seasonal changes in composition, abundance and Foraging behaviour of birds in the Snowy Mouna. *Emu* 92:93-105.
- Partridge, L. 1976. Field and laboratory observations on the foraging and feeding techniques of Blue Tits (*Parus caeruleus*) and Coal Tits (*P. ater*) in relation to their habitats. *Animal Behaviour* 24:534-544.
- Pearson, D. L. 1975. The relation of foliage complexity to ecological diversity of three Amazonian bird communities. *The Condor* 77: 453-466.
- 1966. Latitudinal gradients in species diversity a review of concepts. *The American Naturalist* 100: 33-46.

- Peters, R. H. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Petit, L. J., D. R. Petit, K. E. Petit y W. J. Fleming. 1990. Intersexual and temporal variation in foraging ecology of Prothonotary Warblers during the breeding season. *The Auk*:107:146-152.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:53-74.
- 1979. Diversity and niche structure in desert communities. *International Biological Programme 16, Vol. 1* Cambridge University Press. Cambridge, England.
- 1981. Competition and niche theory. In *Theoretical Ecology. Principles and Applications*, ed. R. M. May, pp.167-196. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- 1982. *Ecología evolutiva*. Ediciones Omega. Barcelona.
- Pielou, E. C. 1981. The broken-stick model: a common misunderstanding. *The American Naturalist* 117: 609-610.
- Poulin, B., G. Lefebvre y R. McNeil. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73:2295-2309.
- Poulin, B. y G. Lefebvre. 1996. Dietary relationships of migrant and resident birds from humid forest in Central Panama. *The Auk* 113:277-287.
- Power, D. M. 1972. Numbers of bird species on the California islands. *Evolution*, 26, 451-63.
- Preston, F. W. 1948. The commonness, and rarity, of species. *Ecology* 29: 254-283.
- 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology*, 41, 611-27.
- 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43: 185-215.
- Pulliam, H. R. 1986. Niche expansion and contraction in a variable environment. *The American Zoologist* 26: 71-79.

- Pulliam, H. R. y F. Enders. 1971. The feeding ecology of five sympatric finch species. *Ecology*, 52, 557-66.
- Rabenold, K. N. 1978. Foraging strategies, diversity, and seasonality in bird communities of Appalachian spruce-fir forests. *Ecological Monographs*, 48, 397-424.
- Ratcliffe, L. M. y P. T. Boag. 1983. Pp. xv-liii en D. Lack (ed.). *Darwin's Finches*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Recher, H. F. 1969. Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *The American Naturalist* 103:75-80.
- 1990. Specialist or generalist: avian response to spatial and temporal changes in resources. Pp. 333-336 en M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr (eds.). *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. *Studies in Avian Biology* No. 13.
- Richardson, F. 1942. Adaptive modifications for tree-trunk foraging in birds. *University of California Publications in Zoology*, 46, 317-68.
- Ricklefs, R. E. 1975. Competition and the structure of bird communities (review). *Evolution* 29: 281-285.
- 1977. A discriminant function analysis of assemblages of fruit-eating birds in Central America. *The Condor*, 79, 228-31.
- y G. W. Cox. 1977. Morphological similarity and ecological overlap among passerine birds on St Kitts, British West Indies. *Oikos*, 29, 60-6.
- y J. Travis. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk* 97:321-338.
- Rising, J. D. y K. M. Somers. 1989. The measurement of overall body size in birds. *The Auk* 106:666-674.
- Robinson, S. K. 1998. Another treta posed by forest fragmentation: reduced food supplí. *The Auk* 115:1-3.
- Robinson, S. K. y R. T. Holmes. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* 63:1918-1931.

- . 1984. Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *The Auk* 101: 672-684.
- Rolstad, J. 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: Conceptual issues and the evidence. *Biological Journal of Linnean Society* 42:149-163.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern on the Bluegray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Rosenberg, G. H. 1990. Habitat specialization and foraging behavior by birds of Amazonian River Islands in northeastern Peru. *The Condor* 92:427-443.
- Rosenberg, K. V., R. D. Ohmart y B. W. Anderson. 1982. Community organization of riparian birds: response to an annual resource peak *The Auk* 99:260-274.
- Rotenberry, J. T. 1985. The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? *Oecologia*, 67, 213-7.
- , R. E. Fitzner y W. H. Rickard. 1979. Seasonal variation in avian community structure: differences in mechanisms regulating diversity. *The Auk* 96: 499-505.
- y J. A. Wiens. 1980. Temporal variation in habitat structure and shrubsteppe bird dynamics. *Oecologia* 47:1-9.
- Roth, R. R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773-782.
- Røy, N. 1975. Breeding bird community structure and species diversity along an ecological gradient in deciduous forest in Western Norway. *Ornis Scandinavica* 6:1-14.
- Sabo, S. R. Y R. T. Holmes. 1983. Foraging niches and the structure of forest bird communities in contrasting montane habitats. *The Condor*, 85, 121-38.
- Sallabanks, R. 1993. Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology* 74:1326-1336.
- Sánchez de Tagle, C. 1978. Contribución al conocimiento de la "fauna herpetológica del Parque Nacional de la Malinche". Tesis Profesional. Fac. Ciencias. UNAM.
- Savile, D. B. O. 1957. Adaptive evolution in the avian wing. *Evolution*, 11, 212-24.

- Schluter, D. 1982. Distributions of Galápagos ground finches along an altitudinal gradient: the importance of food supply. *Ecology* 63: 1504-1517.
- y P. R. Grant. 1984. Determinants of morphological patterns in communities of Darwin's finches. *The American Naturalist*, 123, 175-96.
- Schoener, T. W. 1965. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution*, 19, 189-213.
- 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49:704-726.
- 1971. Large-billed insectivorous birds: a precipitous diversity gradient. *The Condor*, 73, 154-61.
- 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- 1982. The controversy over interspecific competition. *The American Scientist* 70: 586-595.
- 1983. Reply to John Wiens (Letter to the Editor). *The American Scientist* 71: 235.
- Scott, J. M., F. L. Ramsey y C. B. Kepler. 1981. Distance estimation as a variable in estimating bird numbers from vocalizations. *Studies in Avian Biology* 6:334-340.
- , S. Mountainspring, F. L. Ramsey y C. B. Kepler. 1986. Forest bird communities of the Hawaiian Islands: their dynamics, ecology, and conservation. *Studies in Avian Biology* 9, 1-431.
- Seagle, S. W. y G. F. McCracken. 1986. Species abundance, niche position, and niche breadth for five terrestrial animal assemblages. *Ecology*, 67, 816-18.
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Tech. J.* 27: 379-423, 623-6556.
- Sherry, T. W. 1984. Comparative dietary ecology of sympatric, insectivorous neotropical flycatchers (Tyrannidae). *Ecological Monographs* 54: 313-338.

- Siegfried, W. R. y T. H. Craue. 1953. Distribution and species diversity of birds and plants in fynbos vegetation of Mediterranean-climate zone. South Africa. In *Mediterranean-type Ecosystems*, eds. F. J. Kruger, D. T. Mitchell y J. U. M. Jarvis. pp. 404-416. Berlin: Springer-Verlag.
- Simberloff, D. 1982. A succession of paradigms in ecology: essentialism and probabilism. Pp. 63-99 en E. Saarinen (ed.). *Conceptual Issues in Ecology*. Boston: D. Reidel Publishing Company.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Southwood, T. R. E. 1961. The number of species of insects associated with various trees. *Journal Animal Ecology* 30:1-8.
- 1980. *Ecological methods, with particular reference to insect populations*. 2nd. Ed. Chapman and Hall. London, New York.
- Stapanian, M. A., C. C. Smith y E. J. Fink. 1994. Population variabilities of bird guilds in Kansas during fall and winter: Weekly census versus Christmas Bird Counts. *The Condor* 96:58-69.
- Steele, B. B. 1993. Selection of foraging and nesting sites by black-throated blue warblers: their relative influence on habitat choice. *The Condor* 95:568-579.
- Strauss, R. E. 1982. Statical significance of species clusters in association analysis. *Ecology* 63:634-639.
- Strong, D. R. Jr., L. A. Szyska y D. Simberloff. 1979. Test of community wide character displacement against null hypotheses. *Evolution* 33: 897-913.
- Suhonen, J., K. Norrdahl y Erkki Korpimäki. 1994. Avian predation risk modifies breeding bird community on a farmland area. *Ecology* 75:1626-1634.
- Svardson, G. 1949. Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1: 157-174.
- Swift, B. L., J. S. Larson y R. M. DeGraaf. 1984. Relationships of breeding density and diversity to habitat variables in forested wetlands. *The Willson Bulletin* 96:48-59.
- Temple, S. A. y J. R. Cary. 1988. Modeling dynamics of habitat-interior in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 2:340-347.

- Terborgh, J. W. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58:1007-1019.
- 1980. Causes of tropical species diversity. *Proc.17th Intern. Ornithol. Congr.:* 955-961.
- y S. Robinson. 1986. Guilds and their utility in ecology. Pp. 65-90 en J. Kikkawa y D. J. Anderson (eds.). *Community Ecology. Pattern and Process*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Thiollay, J. M. 1992. Influence of selective logging on bird species diversity in a Guianan rain forest. *Conservation Biology* 6:47-63.
- Thompson, P. M. y J. H. Lawton. 1983. Seed size diversity, bird species diversity and interspecific competition. *Ornis Scandinavica*, 14, 327-36.
- Tramer, E. J. 1969. Bird species diversity: components of Shannon's formula. *Ecology* 50: 927-929.
- Tomoff, C. W. 1974. Avian species diversity in desert scrub. *Ecology* 55: 396-403.
- Ugland, K. I. y J. S. Gray. 1982. Lognormal distribution and the concept of community equilibrium. *Oikos* 39:171-178.
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist* 99:377-390.
- Vandermeer, J. H. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:107-132.
- Verner, J. y T. A. Larson. 1989. Richness of breeding bird species in mixed-conifer forest of the Sierra Nevada, California. *The Auk* 106:447-463.
- Vézina, A. F. 1985. Empirical relationships between predator and prey size among terrestrial vertebrate predators. *Oecologia*, 67, 555-65.
- Wagner, J. L. 1981. Seasonal change in guild structure: oak woodland insectivorous birds. *Ecology* 62: 973-981.

- Warner, G. 1976. Los suelos del Volcán la Malinche altiplanicie central mexicana. Fundación alemana para la investigación científica. Puebla, México. Comunicaciones 13: 120.
- Weyl, R. 1974. Determinación y clasificación de las rocas volcánicas de la región Puebla-Tlaxcala. Fundación alemana para la investigación científica. Puebla, México. Comunicaciones 10: 67-70.
- Wheelwright, N. T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*, 66, 808-18.
- Whitcomb, R. F., C. S. Robbins, J. F. Lynch, B. L. Whitcomb, M. K. Klimkiewicz y D. Bystrak. 1981. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest, p. 125-205. In R. L. Burgess y D. M. Sharpe (eds.), *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. Springer-verlag, New York.
- Whitmore, R. C. 1977. Habitat partitioning in a community of passerine birds. *The Wilson Bulletin*, 89, 253-65.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2nd. ed. New York: Macmillan
- Whitney, G. G., y W. J. Somerlot. 1985. A case study of woodland continuity and change in the American midwest. *Biological Conservation* 31:265-287.
- Wiens, J. A. 1977a. On competition and variable environments. *The American Scientist* 65: 590-597.
- 1977b. Review of 'Ecology and Evolution of Communities', eds. by M. Cody y J. Diamond. *The Auk* 96: 792- 794.
- 1983. Avian community ecology: an iconoclastic view. in *Perspectives in Ornithology*, eds. A. H. Brush y G. A. Clark Jr. pp. 355-403. Cambridge: Cambridge University Press.
- 1989. *The Ecology of Bird Communities*. Vol. I Foundations and Patterns. Cambridge University Press. New York.
- y J. T. Rotenberry. 1979. Diet niche relationships among North American grassland and shrubsteppe birds. *Oecologia* 42: 253-292.

- Wilbur, H. M. 1972. Competition, predation, and the structure of *Ambystoma-Rana sylvatica* community. *Ecology* 53:3-21.
- Williams, J. B. y G. O. Batzli. 1979a. Winter diet of a bark-foraging guild of birds. *The Wilson Bulletin* 91:126-131.
- . 1979b. Competition among bark-foraging birds in central Illinois: Experimental evidence. *The Condor* 81:122-132.
- Willson, M. F. 1969. Avian niche size and morphological variation. *Amer. Natur.* 103:531-542.
- . 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017-1029.
- , T. L. De Santo, C. Sabag y J. J. Armesto. 1994. Avian communities of fragmented south-temperate rain forest in Chile. *Conservation Biology* 8: 508-520.
- y T. A. Comet. 1996. Bird communities of northern forest: ecological correlates of diversity and abundance in the understory. *The Condor* 98:350-362.
- Wilson, D. M. y J. Bart. 1985. Reliability of singing bird surveys: effects of song phenology during the breeding season. *The Condor* 87:69-73.
- Wolf, L. L., F. G. Stiles y F. R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology*, 45, 349-79.
- Wunderle, J. M. Jr. y K. H. Pollock. 1985. The bananaquit-wasp nesting association and a random choice model. *Ornithological Monographs* 36:595-603.
- Yarza de La Torre, E. 1971. *Los Volcanes de México*. Ed. Aguilar, 2a. Edición.
- Yeaton, R. I. 1974. An ecological analysis of chaparral and pine forest bird communities on Santa Cruz Island and mainland California. *Ecology*, 55, 959-73.
- Zimmerman, J. 1992. Density-independent factors affecting the avian diversity of the tallgrass prairie community. *The Wilson Bulletin* 104:85-94.

APÉNDICE 1. Continuación.

Orden-Familia			
Nombre científico	Nombre común	Nombre local	
Orden Apodiformes			
Familia Trochilidae			
◦ <i>Colibri thalassinus</i>	Verdemar	Chupamirto	MV, N
<i>Basilina leucotis</i>	Chupaflor orejinegro	"	
<i>Amazilia beryllina</i>	Chupaflor de berilo	"	MV, N
<i>Lampornis clemenciae</i>	Chupaflor garganta azul	"	R, N
◦ <i>Eugenes fulgens</i>	Chupaflor magnífico	Chuparroza	MV, N
◦ <i>Selasphorus platycercus</i>	Chupaflor cola ancha	Chupamirto	MV, N
◦ <i>Selasphorus rufus</i>	Chupaflor dorado	"	MV, N
Orden Piciformes			
Familia Picidae			
<i>Sphyrapicus varius</i>	Chupasavia	Chincolo	R, I
◦ <i>Picoides scalaris</i>	Carpintero listado	"	R, I
<i>Picoides villosus</i>	Carpintero velloso	"	R, I
<i>Picoides stricklandi</i>	Carpintero de Strickland	"	R, I, E
◦ <i>Colaptes auratus</i>	Carpintero collarejo	"	R, I,
Orden Passeriformes			
Familia Tyrannidae			
◦ <i>Contopus cinereus</i>	Mosquerito	Burlón	R, I
◦ <i>Empidonax wrightii</i>	Mosquerito gris	"	R, I
◦ <i>Empidonax oberholseri</i>	Mosquerito oscuro	"	
◦ <i>Empidonax fulvifrons</i>	Mosquerito canelo	"	R, I
<i>Tyrannus vociferans</i>	Madrugador chilero	"	R, I
Familia Lanidae			
◦ <i>Lanius ludovicianus</i>	Verdugo	Colgador	R, I
Familia Vireonidae			
<i>Vireo huttoni</i>	Vireo oliváceo		R, I
Familia Corvidae			
◦ <i>Apelocoma californica</i>	Queisque de ceja blanca	Cacaxtle	R, O
Familia Hirundinidae			
<i>Tachycineta thalassina</i>	Golondrina verde	Golondrina	R, I
<i>Petrochelidon fulva</i>	Golondrina pueblera	"	MV, I
<i>Hirundo rustica</i>	Golondrina tijerilla	"	R, I

APÉNDICE 1. Continuación.

Orden-Familia			
Nombre científico	Nombre común	Nombre local	
Familia Paridae			
° <i>Pucile (Parus) sclateri</i>	Mascarita mexicana	Pintito	R, I
Familia Aegithalidae			
° <i>Psaltriparus minimus</i>	Sastresito orejinegro	Huesito	R, I
Familia Sittidae			
° <i>Sitta carolinensis</i>	Saltapalo blanco	Tronquito	R, I
<i>Sitta pigmaea</i>	Saltapalo enano	"	R, I
Familia Certhidae			
° <i>Certhia americana</i>	Carpinterito		R, I
Familia Troglodytidae			
° <i>Thryomanes bewickii</i>	Saltapared tepetatero	Saltapared	R, I
° <i>Troglodytes aedon</i>	Matraquita		R, I
Familia Regulidae			
<i>Regulus satrapa</i>	Reyezuelo de oro	Huesito	R, I
° <i>Regulus calendula</i>	Reyezuelo de rojo	Jarillero	MI, I
Familia Turdidae			
° <i>Sialia mexicana</i>	Ventura azul	Pájaro azul	R, O
° <i>Catharus occidentalis</i>	Chepito serrano	Caminador	R, O
° <i>Turdus migratorius</i>	Primavera real	Primavera	R, O
Familia Mimidae			
° <i>Toxostoma curvirostre</i>	Cuitlacoche picocurvo	Cuitlacoche	R, O
Familia Ptilonotidae			
<i>Ptilonotus cinereus</i>	Capulinero gris	Capulinero	I, E
Familia Peucedramidae			
° <i>Peucedramus taeniatus</i>	Ocoterito	Huesito	R, I
Familia Parulidae			
° <i>Vermivora celata</i>	Gusanero cabecigris		MI, I
° <i>Dendroica coronata</i>	Verdin de toca	Tigrita	MI, I

APÉNDICE 1. Lista de aves registradas en el volcán Malinche. El nombre científico y la secuencia taxonómica se presentan de acuerdo con la Unión de Ornítólogos Americanos (AOU 1998); los nombres comunes según Birkenstein y Tomlinson (1981). Los nombres locales fueron obtenidos en entrevistas con los lugareños. Categoría de residencia: R, residente; MV, migratorio de verano; MI, migratorio de invierno. Categoría alimentaria: G, granívoro; N, nectarívoro; I, insectívoro; O, omnívoro; C, carnívoro. Especie endémica: E. El círculo señala a las aves que se estudiaron.

Orden-Familia	Nombre científico	Nombre común	Nombre local	
Orden Falconiformes				
Familia Accipitridae				
	<i>Circus cyaneus</i>	Gavilán ratonero	Güile	R, C
	<i>Buteo jamaicensis</i>	Aguillilla ratonera	Gavilán	R, C
Familia Falconidae				
	<i>Falco sparverius</i>	Gavilán pollero	Gavilancillo	R, C
Orden Galliformes				
Familia Odontophoridae				
	° <i>Cyrtonyx montezumae</i>	Codorniz pinta	Godorniz	R, G
Orden Columbiformes				
Familia Columbidae				
	° <i>Zenaida macroura</i>	Huilota común	Huilota	R, G
	° <i>Columbina inca</i>	Tortolita común	Coquita	R, G
	° <i>Columbina passerina</i>	Coquita rabona	Coquita colina	R, G
Orden Cuculiformes				
Familia Cuculidae				
	<i>Geococcyx californianus</i>	Correcamino californiano	Correcaminos	R, O
Orden Strigiformes				
Familia Tytonidae				
	<i>Tyto alba</i>	Lechuza de campanario	Lechuza	R, C
Familia Strigidae				
	<i>Otus flammeolus</i>	Tecolotito de flámulas	Tecolote	R, C
	<i>Otus trichopsis</i>	Tecolotito manchado	"	R, C
	<i>Aegolius acadicus</i>	Tecolotito cabezón	"	R, C
Orden Caprimulgiformes				
Familia Caprimulgidae				
	<i>Caprimulgus vociferus</i>	Cuerporruín	Tapacamino	R, I

APÉNDICE 1. Continuación.

Orden-Familia			
Nombre científico	Nombre científico	Nombre local	
° <i>Dendroica townsendi</i>	Verdín negriamarillo	Huesito	MI, I
<i>Dendroica occidentalis</i>	Verdín coronado	"	MI, I
<i>Mniotilta varia</i>	Mexclilla	Tigrita	MI, I
<i>Geothlypis trichas</i>	Tapajito común		R, I
° <i>Wilsonia pusilla</i>	Pelucilla	Mongita	MI, I
° <i>Ergaticus ruber</i>	Chipe orejas de plata	Reicito	R, I, E
° <i>Myioborus miniatus</i>	Pavito selvático	Reyecito	R, I
Familia Thraupidae			
<i>Piranga flaba</i>	Piranga encinera		R, G
Familia Emberizidae			
° <i>Diglossa baritula</i>	Picaflor serrano	Rompeflor	R, N
<i>Atlapetes pileatus</i>	Saltón hierbero	Chogón	R, G
° <i>Pipilo erythrophthalmus</i>	Chouis		R, G
° <i>Pipilo fuscus</i>	Viejita	Metola	R, G
<i>Aimophila ruficeps</i>			
° <i>Oriturus superciliosus</i>	Zorzal rayado		R, G
° <i>Spizella passerina</i>	Chimbitito común	Tlasolero	MI, G
<i>Spizella pallida</i>	Chimbitito pálido	Tlasolero	MI, G
° <i>Melospiza lincolnii</i>	Zorzal de Lincoln	Tlasolero	MI, G
° <i>Junco phaeonotus</i>	Ojilumbre mexicano	Junco	R, O
Familia Cardinalidae			
° <i>Pheucticus melanocephalus</i>	Tigrillo	Tigrillo	R, O
° <i>Guiraca (Passerina) caerulea</i>	Pico gordo azul	Tordo azul	R, O
Familia Icteridae			
<i>Sturnella magna</i>	Triguero	Tortilla con chile	R, O
<i>Icterus galbula</i>	Calandria cañera	Calandria	R, O
<i>Icterus parisorum</i>	Calandria tunera	"	R, O
Familia Fringillidae			
° <i>Carpodacus mexicanus</i>	Gorrión común	Gorrión cabeza roja	R, G
<i>Loxia curvirostra</i>	Picocruzado	Rompepiñas	R, G
° <i>Carduelis pinus</i>	Piñonero rayado	Piñonero	R, G
° <i>Carduelis psaltria</i>	Dominico	Calandrilla	R, G
<i>Coccothraustes vespertinus</i>	Pepitero vespertino		R, G

APÉNDICE 2. Porcentajes de técnica y sitio forrajero de las aves observadas en cultivo en el volcán Malinche durante verano e invierno de 1991. (CF) colector en el follaje, (CC) colector en la corteza, (CS) colector en el suelo, (CV) colector al vuelo, (PT) picatronco, (A) acechador, (CN) colector de néctar, (RN) robanéctar, (GS) colector de granos del suelo, (GF) colector de granos en frutos, (F) frugívoro, (R) rapaz; (1) suelo, (2) hierba, (3) arbusto, (4) árbol, (5) aire, (6) cultivo (véase págs. 64 y 65).

Especie	Verano															Invierno																		
	Técnica forrajera					Sitio forrajero					Técnica forrajera					Sitio Forrajero																		
	CF	CC	CS	CV	PT	A	CN	RN	GS	GF	F	R	1	2	3	4	5	CF	CC	CS	CV	PT	A	CN	RN	GS	GF	F	R	1	2	3	4	5
<i>Cyrtonyx montezumae</i>	9.0								91.0		100								5.0							95.0							100	
<i>Zenaidia macroura</i>	5.6								94.4		100								3.9							96.1							100	
<i>Columbiga inca</i>	7.0								93.0		100								4.5							95.5							100	
<i>Selasphorus platycercus</i>				17.8		82.0					82.2			17.8																				
<i>Selasphorus rufus</i>				25.0		75.0					75.0			25.0																				
<i>Colaptes auratus</i>	85.0			15.0							85.0			15.0					91.2							9.0							91.0	
<i>Contopus chirensis</i>					100									100												100							100	
<i>Empidonax sp.</i>					100									100												100							100	
<i>Aphelocoma californica</i>	3.0	45.1							51.9		45.1			54.9					4.5	39.7						60.3						39.7	4.5	
<i>Psaltriparus minimus</i>	100										89.0	11.0							100													82.6	17.4	
<i>Tryomanes bewickii</i>	35.9	24.1	40.0								40.0	35.9	24.1						35.0	20.0	45.0											45.0	35.0	
<i>Regulus satrapa</i>																			100														75.0	
<i>Toxostoma curvirostre</i>	31.0	29.0							50.0		29.0			81.0					28.0	10.0						62.0						10.0	90.0	
<i>Lanius ludovicianus</i>					89.0						11.0			89.0												78.0						22.0	22.0	
<i>Dendroica coronata</i>																																	100	
<i>Dendroica townsendi</i>																																	100	
<i>Wilsonia pusilla</i>																																	100	
<i>Phenicurus melanochephalus</i>	30.0	22.0							48.0		22.0			78.0					26.0	16.0						58.0						16.0	36.0	
<i>Geothlypis trichas</i>	18.0										46.5	53.5							10.0							15.0	75.0					25.0	34.0	
<i>Pipilo fuscus</i>	10.2										100								7.4							92.6						100	100	
<i>Spizella passerina</i>																			13.9							86.1						100	100	
<i>Melospiza lincolni</i>																			15.6							84.4						100	100	
<i>Carpodacus mexicanus</i>	9.0	4.6							31.0	40.0	15.4			24.4					7.0							32.0	38.0	17.8				39.0	43.2	
<i>Carduelis psaltria</i>	10.0	5.0							28.0	45.0	12.0			22.0					8.6	5.0						39.0	42.0	5.4				44.0	50.6	

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

APÉNDICE 3. Porcentajes de técnica y sitio forrajero de las aves observadas en el volcán Malinche durante verano e invierno de 1991. (CF) colector en el follaje, (CC) colector en la corteza, (CS) colector en el suelo, (CV) colector al vuelo, (PT) picatronco, (A) acechador, (CN) colector de néctar, (RN) colector de néctar, (RS) robanéctar, (GS) colector de granos del suelo, (GF) colector de granos en frutos, (F) frugívoro, (R) rapaz; (1) suelo, (2) hierba, (3) arbusto, (4) árbol, (5) aire, (6) cultivo (véase págs. 64 y 65).

Especie	Verano												Invierno																
	Técnica forrajera						Sitio forrajero						Técnica forrajera						Sitio forrajero										
	CF	CC	CS	CV	PT	A	CN	RN	GS	GF	F	R	1	2	3	4	5	6	CN	RN	GS	GF	F	R	1	2	3	4	5
<i>Cyrtonyx montezumae</i>	17.9								82.6			100								94.8			100						
<i>Zenaidura macroura</i>	8.2								91.8			100								95.4			100						
<i>Columbiga inca</i>	11.8								88.2			100								90.7			100						
<i>Colibri thalassinus</i>				17.0			83.0					83.0			17.0														
<i>Selasphorus platycercus</i>				25.2			74.8					74.8			25.2														
<i>Selasphorus rufus</i>				22.5			77.5					77.5			22.5														
<i>Picoides scalaris</i>				17.0	83.0							83.0			17.0														
<i>Colaptes auratus</i>				66.0	34.0							66.0			34.0														
<i>Contopus cinereus</i>				100								100			100														
<i>Empidonax sp.</i>				100								100			100														
<i>Aphelocoma californica</i>				3.4	45.0							45.0			55.0														
<i>Poocite sclateri</i>				100								100			100														
<i>Psaltriparus minimus</i>				100								100			100														
<i>Sitta carolinensis</i>				100								100			100														
<i>Certhia americana</i>				100								100			100														
<i>Thryomanes bewickii</i>				30.0	29.5	40.5						40.5			30.0														
<i>Troglodytes aedon</i>				45.0	55.0							55.0			45.0														
<i>Regulus calendula</i>												100			100														
<i>Sialia mexicana</i>				5.0	43.0							81.0			5.0														
<i>Turdus migratorius</i>				22.0	37.0							78.0			22.0														
<i>Toxostoma curvirostre</i>				15.0	36.0							85.0			15.0														
<i>Lanius ludovicianus</i>												15.0			15.0														
<i>Vermivora celata</i>												85.0			85.0														
<i>Dendroica coronata</i>												100			100														
<i>Dendroica townsendi</i>												100			100														
<i>Wilsonia pusilla</i>												100			100														
<i>Peucedramus taeniatus</i>												100			100														
<i>Pheucticus melanocephalus</i>												48.0			78.0														
<i>Guitaca caerulea</i>												51.8			51.8														
<i>Pipilo fuscus</i>												100			100														
<i>Oriturus superciliosus</i>												60.0			40.0														
<i>Spizella passerina</i>												48.0			40.0														
<i>Melospiza lincolni</i>												58.0			100														
<i>Junco phaeonotus</i>												20.0			55.0														
<i>Carpodacus mexicanus</i>												47.0			40.5														
<i>Carduelis pinus</i>												18.0			62.0														
<i>Carduelis psaltria</i>												8.0			12.0														

APÉNDICE 4. Porcentajes de técnica y sitio forrajero de las aves observadas en pino en el volcán Malinche durante verano e invierno de 1991. (CF) colector en el follaje, (CC) colector en la corteza, (CS) colector en el suelo, (CV) colector al vuelo, (PT) picatronco, (A) acechador, (CN) colector de néctar, (RN) robanéctar, (GS) colector de granos del suelo, (GF) colector de granos en frutos, (F) frugívoro, (R) rapaz; (1) suelo, (2) hierba, (3) arbusto, (4) árbol, (5) aire, (6) cultivo (véase págs. 64 y 65).

Especie	Verano															Invierno																		
	Técnica forrajera					Sitio forrajero					Técnica forrajera					Sitio forrajero																		
	CF	CC	CS	CV	PT	A	CN	RN	GS	GF	F	R	1	2	3	4	5	CF	CC	CS	CV	PT	A	CN	RN	GS	GF	F	R	1	2	3	4	5
<i>Colibri thalassinus</i>				10.4			89.6						89.6				10.4																	
<i>Colaptes auratus</i>			65.0		35.0							65.0				35.0																		
<i>Empidonax sp.</i>							100									100																		
<i>Certhia americana</i>		100										35.7				100																		
<i>Troglodytes aedon</i>		64.3														64.3																		
<i>Regulus calendula</i>																100																		
<i>Sialia mexicana</i>		9.5										36.4				9.5																		
<i>Catharus occidentalis</i>												34.8				100																		
<i>Turdus migratorius</i>												49.7				23.4																		
<i>Dendroica coronata</i>																100																		
<i>Dendroica townsendi</i>																100																		
<i>Peucedrampus taeniatus</i>		100														100																		
<i>Junco phaeonotus</i>																100																		
<i>Carduelis pinus</i>		14.9										42.5				100																		
												45.1	40.0			14.9																		
																10.3																		
																39.0																		
																61.0																		
																50.0																		
																39.7																		
																50.0																		
																10.3																		
																100																		
																50.0																		
																34.7																		
																10.3																		

APÉNDICE 5. Porcentajes de técnica y sitio forrajero de las aves observadas en pino-áile en el volcán Malinche durante verano e invierno de 1991. (CF) colector en el follaje, (CC) colector en la corteza, (CS) colector en el suelo, (CV) picatronco, (A) acechador, (CN) colector de néctar, (RN) robanéctar, (GS) colector de granos del suelo, (GF) colector de granos en frutos, (F) frugívoro, (R) rapaz; (1) suelo, (2) hierba, (3) arbusto, (4) árbol, (5) aire, (6) cultivo (véase págs. 64 y 65).

Especie	Verano															Invierno																		
	Técnica forrajera					Sitio forrajero					Técnica forrajera					Sitio Forrajero																		
	CF	CC	CS	CV	PT	A	CN	RN	GS	GF	F	R	I	2	3	4	5	CF	CC	CS	CV	PT	A	CN	RN	GS	GF	F	R	I	2	3	4	5
<i>Colibri thalassinus</i>				12.5			88.5						88.5			12.5																		
<i>Eugenes fulgens</i>				9.0			91.0						91.0			9.0																		
<i>Selasphorus platycercus</i>				23.0			77.0						77.0			23.0																		
<i>Selasphorus rufus</i>				25.2			74.8						74.8			25.2																		
<i>Picoides scalaris</i>				11.2	88.8								88.8			11.2					15.0	85.0											85.0	15.0
<i>Colaptes auratus</i>				72.5	27.5							72.5				27.5					69.0	31.0											69.0	31.0
<i>Contopus cinereus</i>					100											100																		100
<i>Empidonax sp.</i>					100											100																		100
<i>Poecile sclateri</i>																																		
<i>Psaltriparus minimus</i>																																		
<i>Sitta carolinensis</i>																																		
<i>Certhia americana</i>																																		
<i>Troglodytes aedon</i>																																		
<i>Regulus calendula</i>																																		
<i>Sialia mexicana</i>																																		
<i>Catharus occidentalis</i>																																		
<i>Turdus migratorius</i>																																		
<i>Vermivora celata</i>																																		
<i>Dendroica coronata</i>																																		
<i>Dendroica townsendi</i>																																		
<i>Wilsonia pusilla</i>																																		
<i>Ergaticus ruber</i>																																		
<i>Myioborus miniatus</i>																																		
<i>Peucedramus taeniatus</i>																																		
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>																																		
<i>Diglossa baritula</i>																																		
<i>Oriturus superciliosus</i>																																		
<i>Junco phaeocephalus</i>																																		
<i>Carduelis pinus</i>																																		

168