



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

---

**Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo  
Integral Regional Unidad Oaxaca**

**Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de  
Recursos Naturales**

**PATRONES DE DIVERSIDAD ESPACIO-TEMPORALES DE AVES EN  
UN PAISAJE VARIEGADO EN LA SIERRA NORTE DE OAXACA**

**TESIS  
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

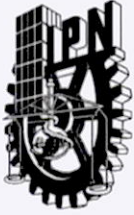
**Biól. Erwin López Osorio**

**Director:**

**Dr. Matthias Rös**

**Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, a agosto de 2020.**

---



# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

## ACTA DE REGISTRO DE TEMA DE TESIS Y DESIGNACIÓN DE DIRECTOR DE TESIS

Ciudad de México, 31 de julio del 2020

El Colegio de Profesores de Posgrado de **CIIDIR UNIDAD OAXACA** en su Sesión  
(Unidad Académica)

ordinaria No. 4 celebrada el día 22 del mes abril de 2020 conoció la solicitud presentada por el (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	López	Apellido Materno:	Osorio	Nombre (s):	Erwin
-------------------	-------	-------------------	--------	-------------	-------

Número de registro: A 1 8 0 1 6 9

del Programa Académico de Posgrado: Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Referente al registro de su tema de tesis; acordando lo siguiente:

1.- Se designa al aspirante el tema de tesis titulado:

Patrones de diversidad espacio-temporales de aves en un paisaje variegado en la Sierra Norte de Oaxaca

Objetivo general del trabajo de tesis:

Analizar la diversidad de aves en un paisaje variegado durante las temporadas reproductiva y migratoria en la Sierra Norte de Oaxaca

2.- Se designa como Directores de Tesis a los profesores:

Director: Dr. Matthias Rös

2° Director:  No aplica:

3.- El Trabajo de investigación base para el desarrollo de la tesis será elaborado por el alumno en:

CIIDIR UNIDAD OAXACA

que cuenta con los recursos e infraestructura necesarios.

4.- El interesado deberá asistir a los seminarios desarrollados en el área de adscripción del trabajo desde la fecha en que se suscribe la presente, hasta la aprobación de la versión completa de la tesis por parte de la Comisión Revisora correspondiente.

Director(a) de Tesis

Dr. Matthias Rös

2° Director de Tesis (en su caso)

Aspirante

López Osorio Erwin

Presidente del Colegio

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACIÓN PARA EL  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
C.I.I.D.I.R.  
UNIDAD OAXACA  
I.P.N.



# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

## SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

### ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de  siendo las  horas del día  del mes de  del  se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio del  para examinar la tesis titulada:

del (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	López	Apellido Materno:	Osorio	Nombre (s):	Erwin
-------------------	-------	-------------------	--------	-------------	-------

Número de registro:

Aspirante del Programa Académico de Posgrado:

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 5% de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI**  **NO**  **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

#### **JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN:**

El porcentaje de similitud fue de 5% usando el programa Turnitin.

**\*\*Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

Finalmente, y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR**  **SUSPENDER**  **NO APROBAR**  la tesis por **UNANIMIDAD**  o **MAYORÍA**  en virtud de los motivos siguientes:

El estudiante presentó una tesis original y de alta calidad, para la cual colectó datos en campo, obteniendo resultados novedosos.

#### COMISIÓN REVISORA DE TESIS

Dr. Matthias Rös

Director de Tesis  
Nombre completo y firma

Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

Nombre completo y firma

Dr. José Antonio Santo Moreno

Nombre completo y firma

Dra. María Esther Quintero Rivero

Nombre completo y firma

M. en C. Graciela Eugenia González Pérez

Nombre completo y firma

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez

Nombre completo y firma

**PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES**  
CIIDIR UNIDAD OAXACA  
I.P.N.



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESION DE DERECHOS**

En la Ciudad de Santa Cruz Xoxocotlán, Oax., el día 24 del mes de agosto del año 2020, el (la) que suscribe López Osorio Erwin alumno(a) del Programa de Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales con número de registro A180169, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. Matthias Rös y cede los derechos del trabajo titulado: “Patrones de diversidad espacio-temporales de aves en un paisaje variegado en la Sierra Norte de Oaxaca” al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección lopezosorioerwin@gmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

López Osorio Erwin

Nombre y firma

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Instituto Politécnico Nacional y al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca (CIIDIR-Oaxaca), por permitirme cursar un posgrado del cual me llevo valiosas experiencias y aprendizaje. Igualmente, por la beca tesis con la cual consigo realizar mi proceso de titulación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante la realización de mis estudios de maestría.

A mi director de tesis el Dr. Matthias Rös, por guiarme en la realización del presente proyecto, por sus consejos, enseñanzas y amistad.

A los miembros de mi comité tutorial; Dr. Rafael Felipe Del Castillo Sánchez, Dr. José Antonio Santos Moreno, Dra. María Esther Quintero Rivero y M. en C. Graciela Eugenia González Pérez por sus observaciones y contribuciones para el enriquecimiento de la tesis, así como por su apoyo en la revisión final del documento.

Al comisariado de bienes comunales de pueblos mancomunados por su autorización para desarrollar la investigación en sus territorios. Igualmente, agradecimientos a los encargados del área de ecoturismo en las agencias de Benito Juárez y La Nevería por las atenciones brindadas.

Al comisariado de bienes comunales de Santa Catarina Ixtepeji por su autorización para desarrollar la investigación dentro de la agencia de Yuvila.

A mi amigo y compañero de laboratorio Omar Suárez García por su apoyo durante la fase de muestreos y por ayudarme a mejorar en la identificación de aves.

A mi amiga Ruth Villanueva por acompañarme desde la licenciatura y con quien ahora comparto el gusto de culminar el posgrado.

A mi amiga Génesis Cruz por las vivencias compartidas que hicieron más amena mi etapa final de redacción de tesis.

Finalmente, agradecimientos especiales para mis padres, abuelos y hermano, por su afecto, comprensión y apoyo incondicional desde siempre.

## ÍNDICE GENERAL

Resumen .....	x
Abstract .....	xi
I. INTRODUCCIÓN.....	12
II. ANTECEDENTES.....	15
III. OBJETIVOS .....	19
3.1 Objetivo general .....	19
3.2 Objetivos específicos .....	19
IV. HIPÓTESIS .....	20
V. METODOLOGÍA.....	21
5.1 Área de estudio .....	21
5.2 Diseño de muestreo .....	23
5.3 Análisis de diversidad.....	25
5.4 Trabajo de campo .....	26
5.5 Trabajo de gabinete .....	28
5.5.1 Análisis del paisaje.....	28
5.5.2 Análisis de las comunidades de aves .....	28
VI. RESULTADOS.....	31
6.1 Análisis espacial.....	31
6.2 Análisis de la avifauna.....	33
6.2.1 Paisaje .....	33
6.2.2 Ventanas.....	34
6.2.3 Celdas.....	44
VII. DISCUSIÓN .....	50
VIII. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES .....	56
IX. BIBLIOGRAFÍA .....	57
X. ANEXOS .....	66

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Porcentajes de vegetación en cada ventana y su condición de alteración. ..	32
Cuadro 2. Valores mínimos y máximos del NDVI encontrados para las ventanas. ....	33
Cuadro 3. Porcentajes de riqueza de especies obtenidos con Chao1 y ACE Mean en cada ventana.....	34
Cuadro 4. Coberturas de muestra alcanzadas.. ..	34
Cuadro 5. Diversidad alfa de ventanas en la temporada migratoria. ....	35
Cuadro 6. Diversidad alfa de ventanas en la temporada reproductiva. ....	36
Cuadro 7. Valores del factor de inequidad (IF) de rangos $q_0$ a $q_2$ .. ..	37
Cuadro 8. Valores de diversidad beta entre ventanas para las temporadas migratoria (TM) y reproductiva (TR).....	40
Cuadro 9. Valores de similitud composicional en temporada migratoria.. ..	42
Cuadro 10. Valores de similitud composicional en temporada reproductiva.....	42
Cuadro 11. Valores promedio de las diversidades alfa en la escala de celdas.. ..	45
Cuadro 12. Modelo más explicativo de la riqueza de aves en la temporada migratoria.. ..	45
Cuadro 13. Modelo más explicativo de la riqueza de aves en la temporada reproductiva.. ..	46
Cuadro 14. Diversidades beta obtenidas entre celdas de cada ventana durante la temporada migratoria.....	47
Cuadro 15. Diversidades beta obtenidas entre celdas de cada ventana durante la temporada reproductiva.....	48
Cuadro 16. Valores obtenidos con el índice Wilcoxon para comparaciones de similitud composicional en la escala de celdas.....	49

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Macrolocalización de los sitios de estudio.....	22
Figura 2. Visualización de la vegetación original y modificaciones antrópicas en las localidades seleccionadas.....	22
Figura 3. Mapa de localización del paisaje delimitado.....	24
Figura 4. Realización de los conteos de aves.....	27
Figura 5. Paisaje de estudio con los tipos de coberturas que presenta.....	31
Figura 6. NDVI del paisaje delimitado.....	32
Figura 7. Perfiles de diversidad alfa de ventanas en la temporada migratoria (TM).....	35
Figura 8. Perfiles de diversidad alfa de ventanas en la temporada reproductiva (TR).....	36
Figura 9. Curvas de rango-abundancia de temporada migratoria (abundancias relativas).....	37
Figura 10. Curvas de rango-abundancia de temporada reproductiva (abundancias relativas).....	38
Figura 11. Curvas de rango-abundancia de temporada migratoria (abundancias absolutas).....	38
Figura 12. Curvas de rango-abundancia de temporada reproductiva (abundancias absolutas).....	39
Figura 13. Especies mencionadas fotografiadas en campo.....	40
Figura 14. Perfiles de diversidad beta en la escala de ventanas para las temporadas migratoria (TM) y reproductiva (TR).....	41
Figura 15. Distribución general de los gremios tróficos en las ventanas.....	43
Figura 16. Distribución general de los estratos de forrajeo en las ventanas.....	44
Figura 17. Perfiles de diversidad beta entre celdas de cada ventana correspondientes a la temporada migratoria (TM).....	47
Figura 18. Perfiles de diversidad beta entre celdas de cada ventana correspondientes a la temporada reproductiva (TR).....	48



## ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Información de la avifauna registrada en la Sierra Norte de Oaxaca. ....	66
Anexo 2. Estimación de la diversidad alfa en los órdenes $q_0$ , $q_1$ y $q_2$ dada una cobertura de muestra estandarizada. ....	69
Anexo 3. Gremios tróficos presentes en cada ventana y dentro de cada temporada. ....	72
Anexo 4. Estratos de forrajeo presentes en cada ventana y dentro de cada temporada. ....	73
Anexo 5. Perfiles de diversidad alfa en la escala de celdas para las temporadas migratoria (TM) y reproductiva (TR). ....	74

## Resumen

Las aves son un grupo indicador del estado de conservación de los paisajes, éstas responden ante alteraciones en sus hábitats mostrando cambios en riqueza, abundancia y composición de especies. No obstante, las perturbaciones antrópicas que afectan a las comunidades de aves de los bosques templados en los trópicos han sido escasamente estudiadas. Dado lo anterior, el objetivo de este trabajo fue conocer los patrones de diversidad de aves en un paisaje variegado en la Sierra Norte de Oaxaca durante las temporadas reproductiva y migratoria. Esta sierra es una región prioritaria para la conservación en México y presenta amplias porciones de este tipo de ecosistemas. Se trabajó en tres localidades del distrito de Ixtlán de Juárez, donde la vegetación característica es bosque de *Pinus-Quercus* y las áreas modificadas son principalmente tierras agrícolas. Para estudiar el paisaje se utilizó un diseño multiescala conocido como ventanas. Se estableció un total de tres ventanas de 1x1km que a su vez se subdividieron en 16 celdas. Estas ventanas mostraron los estados de alteración representativos en el paisaje y conforme al modelo continuo de paisaje se clasificaron como: fragmentada, variegada e intacta. En cada celda de ventana se estableció un punto de conteo fijo para el registro de aves de forma visual y auditiva. Los muestreos de temporada migratoria se realizaron en febrero y marzo de 2019, los de temporada reproductiva se efectuaron en mayo y junio del mismo año. La avifauna en el paisaje conjuntando las dos temporadas fue de 49 especies. La riqueza de especies no presentó diferencias entre las ventanas durante la temporada migratoria, pero en la temporada reproductiva la ventana variegada mostró el valor más alto. Por otra parte, en la escala de celdas la riqueza de aves no mostró diferencias significativas. Los sitios analizados presentaron distribuciones de abundancia con dominancias bajas. El gremio insectívoro y el estrato de forrajeo arbustivo-arbóreo fueron los más comunes en las ventanas y en el paisaje. Se presentó un menor recambio de especies entre las ventanas y uno mayor entre las celdas de cada ventana. Se observaron patrones difusos en la escala de celdas y patrones más claros en la escala de ventanas. Por otro lado, la temporalidad y las características de la vegetación influyeron en la estructura de los ensamblajes de aves. A partir de los patrones de diversidad observados, el paisaje puede considerarse como amigable con la biodiversidad, contribuyendo a la preservación de una amplia porción de aves de tierras altas. Investigaciones similares aumentarán la comprensión sobre el papel de los paisajes variegados en la conservación de la fauna silvestre.

**Palabras clave:** bosque de *Pinus-Quercus*, modelo continuo de paisaje, multiescala, punto de conteo.

## Abstract

Birds are an indicator group of the conservation status of landscapes, they respond to alterations in their habitats showing changes in richness, abundance and type of species. However, anthropogenic disturbances affecting bird communities in temperate forests in the tropics have been poorly studied. Given the above, the objective of this work was to know the patterns of bird diversity in a variegated landscape in the Sierra Norte of Oaxaca during the breeding and migratory seasons. This mountain range is a priority region for conservation in Mexico and has large portions of this type of ecosystems. Work was carried out in three localities of the Ixtlán de Juárez district, where the characteristic vegetation is *Pinus-Quercus* forest and the modified areas are mainly agricultural lands. To study the landscape, a multiscale method known as windows was used. A total of three 1x1km windows were established, which in turn were subdivided into 16 cells. These windows showed representative alteration states in the landscape and according to the continuous model of landscape they were classified as: fragmented, variegated and intact. A fixed counting point was established in each window cell for recording birds of visual and auditory way. The migratory season sampling was implemented in February and March 2019, the breeding season sampling was made in May and June of the same year. The birdlife in the landscape combining the two seasons was 49 species. Species richness did not show differences between the windows during the migratory season, but in the breeding season the variegated window showed the highest value. On the other hand, in the cell scale the bird richness did not show significant differences. The analyzed sites presented abundance distributions with low dominances. The insectivorous guild and the shrub-arboreal foraging stratum were the most common in the windows and in the landscape. There was a smaller change of species between the windows and a greater one between the cells of each window. Fuzzy patterns on the cell scale and lighter patterns on the window scale were observed. On the other hand, the temporality and the characteristics of the vegetation influenced the structure of the bird assemblies. From the observed patterns of diversity, the landscape can be considered as biodiversity friendly, contributing to the conservation of a large portion of highland birds. Similar research will increase understanding of the role of variegated landscapes in wildlife conservation.

**Keywords:** *Pinus-Quercus* forest, continuous model of landscape, multiscale, counting point.

## I. INTRODUCCIÓN

El paisaje es una unidad de espacio heterogénea con clima y geomorfología similares, compuesto por diferentes comunidades y con una historia biogeográfica común (Halffter y Moreno, 2005; Halffter y Rös, 2013). Para estudiar al paisaje se emplean modelos, sin embargo, en estudios con fauna el paisaje a menudo se clasifica de manera simple e inapropiada como hábitat (vegetación nativa) y no-hábitat (otra cobertura terrestre), ignorando la noción de un gradiente de modificación (Lindenmayer *et al.*, 2003; Fahrig, 2003; Manning *et al.*, 2004). Esta clasificación se sigue haciendo en gran medida por la influencia de la teoría de biogeografía de islas que impulsó a manejar una analogía de "reservas iguales a islas", considerando las áreas circundantes como completamente hostiles para las especies (Haila, 2002; Kupfer *et al.*, 2006).

No obstante, autores como García (2011) y Valdés (2011) han resaltado que la mayoría de los paisajes que se observan en el mundo real no se ajustan a la concepción binaria que proponía el modelo de islas (MacArthur y Wilson, 1967) o el de parche-matriz-corredor (Forman, 1995). Existen paisajes altamente heterogéneos en los que resulta difícil delinear parches o una matriz de manera significativa (Fischer y Lindenmayer, 2007). Un ejemplo son los paisajes variegados propuestos por McIntyre y Barrett (1992), estos se caracterizan por retener la cobertura vegetal original y se han modificado de forma diversa en lugar de ser destruidos extensamente, generando así gradientes de condición o calidad de hábitat (McIntyre y Hobbs, 1999; Lindenmayer *et al.*, 2003).

Una alternativa a la sobresimplificación del paisaje es el modelo de McIntyre y Hobbs (1999), donde se conjunta fragmentación y variegación de manera continua, describiendo un gradiente de alteración del paisaje. Dentro de este modelo, la pérdida de hábitat en el paisaje se expresa como estados de alteración, y a la par, se puede observar el grado de modificación en los hábitats remanentes. Manejar el paisaje como continuo conduce a una mejor comprensión de las respuestas de las especies ante alteraciones, dado que resalta la existencia de diferencias en cuanto a requerimientos de hábitat (Lindenmayer *et al.*, 2003; Valdés, 2011). Las especies perciben los paisajes de forma compleja y

utilizan recursos de diferentes tipos de cobertura, esto implica que, para comprender los efectos de la estructura del paisaje en la biodiversidad, se debe reemplazar la visión matriz-hábitat por una de paisaje heterogéneo (Fahrig *et al.*, 2011).

Al sustituir la perspectiva tradicional de parches por una visión de mosaico, el muestreo abarca múltiples elementos y usos de la tierra, reconociendo así la importancia de los gradientes de condición de hábitat (Kupfer *et al.*, 2006; Bennet *et al.*, 2006). Un método que emplea este enfoque es el de ventanas propuesto por Halffter y Rös (2013). Las ventanas son unidades espacialmente equivalentes que pueden subdividirse a su vez en unidades más pequeñas llamadas celdas, con esto se obtiene una visión multiescalar, incrementando así la generalidad de los patrones observados (Cueto, 2006). Al momento hay pocos trabajos que han replicado el método de ventanas (Rös *et al.*, 2012; Arriaga *et al.*, 2012; Martínez-López *et al.*, 2017). Rös *et al.* (2012) recomiendan su uso en entornos variegados, ya que es difícil diferenciar en ellos los tipos de vegetación existentes.

Con el fin de adoptar estrategias de conservación en paisajes modificados por el hombre, se deben realizar estudios de patrones de diversidad y determinar cómo estos patrones se ven afectados por las diferentes prácticas humanas (Chazdon *et al.*, 2009). Para poder desarrollar estos estudios es recomendable el uso de bioindicadores, también conocidos como grupos indicador (Moreno *et al.*, 2007a; Halffter y Rös, 2013). En este trabajo elegí al grupo de las aves por ser considerado un grupo indicador adecuado a partir de las características que señalan Favila y Halffter (1997): 1) tienen una alta riqueza de especies y son funcionalmente importantes en el ecosistema de estudio; 2) son un grupo del cual existe suficiente información sobre su historia natural y taxonomía; 3) son fáciles de capturar mediante métodos estandarizados; 4) no se pone en riesgo al grupo debido a la colecta de especímenes; 5) aportan información para determinar la composición, estructura e interacciones con el resto de la comunidad; y, 6) proporcionan información tanto de comunidades intactas como perturbadas. De igual manera, es necesario contar con medidas apropiadas para analizar la diversidad, siendo los números efectivos de especies unas de las más recomendables, ya que generan interpretaciones más intuitivas

y comparables que índices tradicionales como Shannon y Simpson (Hill, 1972; Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011).

Halffter y Moreno (2005) comentan que a nivel de paisaje o escala superior la extinción de especies representa una pérdida importante, por tanto, la comprensión de los contextos paisajísticos locales de acuerdo con McGregor-Fors *et al.* (2018) resulta necesaria para una conservación efectiva de la biodiversidad. La mayoría de los estudios sobre ecología del paisaje en México se han enfocado particularmente a bosques tropicales de Veracruz y Chiapas (Arroyo *et al.*, 2017), por lo que existe un déficit en el estudio de los ecosistemas de montaña, entre los que destacan los bosques de coníferas (*Pinus*, *Abies*), los bosques de latifoliadas (*Quercus*) y los bosques mixtos (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008). Dentro del estado de Oaxaca, los bosques templados son comunes en la Sierra Norte, zona catalogada a escala nacional como Región Terrestre Prioritaria para la conservación (Arriaga *et al.*, 2000) y como Área de Importancia para la Conservación de las Aves, AICA 11 (Vidal *et al.*, 2009). Pese a esto, las perturbaciones que afectan a las comunidades de aves de los bosques templados en los trópicos, en términos de riqueza, abundancia y diversidad de especies ha sido escasamente estudiado (Ugalde-Lezama *et al.*, 2009; 2010), y la Sierra Norte del estado no es la excepción, ya que aún existe desconocimiento de la influencia antrópica sobre la composición y estructura de las comunidades de aves (Santos-Benítez *et al.*, 2013).

El presente trabajo lo desarrollé a partir de la estrategia para medir la biodiversidad de Halffter y Rös (2013), ésta estrategia sugiere usar la escala de paisaje, emplear el modelo continuo, las ventanas como unidades de muestreo, el uso de un grupo indicador y la representación de valores como diversidades verdaderas. El objetivo fue conocer los patrones de diversidad de aves en un paisaje variegado de la Sierra Norte durante las temporadas reproductiva y migratoria, y se obtuvieron resultados novedosos sobre la respuesta de las especies respecto a cambios espaciales y temporales.

## II. ANTECEDENTES

Determinar el alcance del cambio en el uso de la tierra que pueden tolerar las comunidades de vida silvestre es crucial para una conservación efectiva (Corkery *et al.*, 2020). Varios estudios con aves han puntualizado que, para fines de conservación, las áreas de bosque de mayor extensión deben ser las prioritarias (Graham y Blake, 2001; Martínez-Morales, 2005; Cadavid-Florez *et al.*, 2020), debido a que pueden albergar un mayor número de especies sensibles a la perturbación, de baja vagilidad, endémicas o que estén en riesgo. La pérdida de cobertura forestal representa la principal amenaza para las aves especialistas en bosques (Carrara *et al.*, 2015). También, se sabe que una intensificación en el uso de la tierra puede reducir la diversidad funcional de aves, poniendo en riesgo el aprovisionamiento de servicios ecosistémicos que estas brindan, tales como el control de plagas, la polinización, la dispersión de semillas y el reciclaje de nutrientes (Flynn *et al.*, 2009; Whelan *et al.*, 2015). No obstante, se ha encontrado que las áreas con modificación humana pueden ser apropiadas para especies más generalistas (Cárdenas *et al.*, 2003), representar hábitats temporales para aves migratorias (Estrada y Coates-Estrada, 2005), mostrar mayor riqueza y abundancia que sitios conservados (Almazán-Núñez *et al.*, 2009; Ugalde-Lezama *et al.*, 2010), ser importantes para la supervivencia y reproducción de diferentes especies (Ramírez-Albores, 2010), y favorecer el mantenimiento de gremios funcionales (Leyequién *et al.*, 2010; Pineda-Diez *et al.*, 2012; Martínez-Morales, 2013).

Las especies de aves difieren ampliamente en su capacidad para moverse a través de áreas abiertas en paisajes antrópicos (Gillies *et al.*, 2011; Cadavid-Florez *et al.*, 2020). Asimismo, tienen diferencias en cuanto a preferencias de hábitat y tolerancia a perturbaciones (Berg, 1997; Yahner, 1997; Laiolo, 2002; Catterall *et al.*, 2010). No obstante, muestran cierta resiliencia con los paisajes heterogéneos, es decir, aquellos con combinaciones ambientales complejas (Pineda-Diez *et al.*, 2012; González-Valdivia *et al.*, 2012; Stein *et al.*, 2014; Cadavid-Florez *et al.*, 2020). Se ha documentado que cuando las áreas modificadas son campos agrícolas poco extensivos y son usados en baja intensidad favorecen la permanencia de la fauna (Kupfer *et al.*, 2006; Johnson *et al.*, 2011; Martínez *et al.*, 2015). Para la conservación de aves forestales se ha resaltado la

importancia de mantener vegetación nativa dentro de áreas bajo manejo forestal (Mollet *et al.*, 2013; Horák *et al.*, 2019; Neilan *et al.*, 2019). Con relación a lo anterior, Melo *et al.* (2013) comentan que si los paisajes presentan niveles bajos o intermedios de deforestación pueden considerarse como amigables con la biodiversidad, dado que retienen poblaciones grandes de vida silvestre y pueden representar fuentes de colonización. Como ejemplo puede señalarse a los paisajes variegados, estos muestran mayor permeabilidad para las especies que los paisajes fragmentados y pueden mantener calidad de hábitats si se efectúan gestiones adecuadas del territorio (McIntyre y Barrett, 1992; Costa *et al.*, 2017).

Respecto a estudios en México sobre diversidad de aves en bosques templados, se encuentran los de Bojorges-Baños (2004) en el Estado de México y Martínez-Morales (2007; 2013) en Hidalgo, quienes se enfocaron a registrar riqueza de especies, la medida de diversidad más simple donde se cuenta el número de especies (Krebs, 1994). También, hay trabajos donde se analizó la diversidad en condiciones de bosque diferentes, pero a una escala local, tales como Almazán-Núñez *et al.* (2009), que estudiaron tres sitios con bosque de pino-encino en Guerrero los cuales clasificaron como; bosque maduro, bosque en regeneración y bosque con cafetal. Resaltan que el bosque en regeneración presentó la mayor riqueza, abundancia y diversidad respecto a las dos condiciones restantes. Un segundo caso son Rangel-Salazar *et al.* (2009), ellos estudiaron aves de sotobosque en cuatro sitios de un área natural protegida en Chiapas con diferencias en composición vegetal y manejo. Estos autores encontraron que la diversidad varió espacial y temporalmente, señalando también, que la persistencia de poblaciones de aves y su conservación depende tanto de los ambientes no perturbados como de los secundarios y manejados. Como tercer ejemplo esta Ugalde-Lezama *et al.* (2010), quienes estudiaron una zona con bosque de pino poco alterado y una de bosque mixto perturbado en el Estado de México, aquí el bosque perturbado mostró mayor riqueza, diversidad y abundancia respecto al más conservado.

Estudios a escala de paisaje y con una perspectiva de mosaico se han realizado en menor medida, se resalta el trabajo de Maya-Elizarrarás y Schondube (2015), quienes



estudiaron el impacto de la extracción de carbón vegetal y el pastoreo de ganado sobre comunidades de aves asociadas a bosques de encino en Michoacán. Ellos destacan cambios espacio-temporales en riqueza, densidad, similitud composicional y gremios tróficos entre diferentes unidades de manejo. Los autores sugieren que la conservación de áreas de bosque maduro y un sotobosque denso es clave para la conservación de aves en el paisaje. El segundo ejemplo corresponde a MacGregor-Fors *et al.* (2018), ellos analizaron riqueza y composición de aves en un gradiente de modificación antropogénica de bosque mesófilo de montaña en Veracruz. Estos autores resaltan la importancia de conservar áreas de bosque original en el paisaje para la preservación de la avifauna. Sin embargo, también reconocen que entornos modificados como cafetales de sombra y áreas para ganado poco extensivas pueden albergar diferentes especies. Los ejemplos mencionados muestran que es necesario continuar desarrollando estudios en bosques templados que manejen la escala de paisaje y una perspectiva de mosaico. De igual manera, debe promoverse el estudio de estos ecosistemas, ya que se predice que serán de los más afectados ante el cambio climático (Zacarías-Eslava y Del Castillo, 2010).

La diversidad presenta tres expresiones; alfa, beta y gamma. La diversidad alfa consiste en el número de especies que tiene una comunidad en un punto determinado. La diversidad beta mide las diferencias (el recambio) entre las especies de diferentes sitios o comunidades. Por su parte, la diversidad gamma es el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje (Halffter y Moreno, 2005). En cuanto a la forma de medir la diversidad, por décadas se ha generalizado el uso de diferentes índices sin un adecuado entendimiento de sus significados (Moreno *et al.*, 2011). Por ejemplo, muchos de estos índices son entropías, como los de Shannon o Renyi o probabilidades como los índices de Simpson o Gini-Simpson (Halffter y Rös, 2013). Adicionalmente, Hill (1972) señaló que para describir comunidades se deben expresar medidas de diversidad en una escala uniforme, cosa que los índices tradicionales no permiten. Una alternativa es emplear la diversidad verdadera propuesta por Jost (2006), en la cual, los números efectivos representan el núcleo del concepto de diversidad. Los índices tradicionales como Shannon y Simpson pueden transformarse en diversidades

verdaderas, con lo cual se puede tener una interpretación unificada e intuitiva de la diversidad (Jost, 2006).

Actualmente, si queremos conservar la biodiversidad se requieren medidas más allá de la protección de áreas con un impacto mínimo. Un nuevo paradigma de conservación debe incorporar paisajes modificados por humanos en la evaluación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, la planificación de corredores y zonas de amortiguamiento (Chazdon *et al.*, 2009). En estas gestiones territoriales, es fundamental considerar a la diversidad beta, ya que sus valores pueden reflejar el grado de impacto antrópico y alteraciones sobre diferentes ensamblajes (Socolar *et al.*, 2015; Mori *et al.*, 2018). Un ensamblaje se refiere a una agrupación de especies filogenéticamente relacionadas que coexisten en un sitio (Moreno *et al.*, 2007b).

### **III. OBJETIVOS**

#### **3.1 Objetivo general**

Analizar la diversidad de aves en un paisaje variegado durante las temporadas reproductiva y migratoria en la Sierra Norte de Oaxaca.

#### **3.2 Objetivos específicos**

Determinar las diversidades alfa en las escalas de ventanas y celdas para cada temporada.

Determinar las diversidades beta en las escalas de ventanas y celdas para cada temporada.

Comparar los ensamblajes de aves entre las ventanas y de forma temporal.

#### **IV. HIPÓTESIS**

Las diversidades alfa serán mayores en la ventana variegada debido a una ampliación en recursos y nichos.

Las diversidades beta serán altas entre las ventanas y entre las celdas con mayores diferencias en sus grados de alteración, ya que estos contrastes generan ensamblajes menos similares.

Los ensamblajes de aves serán diferentes entre las ventanas y entre temporadas, debido a una dinámica natural y por variaciones en la cobertura vegetal que presentan los sitios.

## V. METODOLOGÍA

### 5.1 Área de estudio

Los sitios de estudio se encuentran en el distrito Ixtlán de Juárez, ubicado en la Sierra Norte de Oaxaca y corresponden a tres agencias de policía; Benito Juárez, La Nevería y Yuvila. Las dos primeras pertenecen al municipio de Santa Catarina Lachatao y la tercera a Santa Catarina Ixtepeji (Figura 1). Estos sitios se ubican dentro de la Provincia Biogeográfica Sierra Madre del Sur, zona prioritaria para conservar por la alta riqueza y endemismos de aves que presenta (Morrone, 2005; Peterson y Navarro-Sigüenza, 2016). El clima que predomina en la zona es templado subhúmedo con lluvias en verano (INEGI, 2009a; 2009b). La estación meteorológica más cercana a los sitios se denomina Cuajimoloyas y se encuentra a 2,853 m.s.n.m. Esta estación indica una temperatura media mensual de 10.1°C (SD=0.6°C), y una precipitación mensual de 86.7mm (SD=24.1mm), (CONAGUA-SMN, 2020).

La tenencia de la tierra en los sitios es comunal. Merino y Martínez-Romero (2014) señalan que los núcleos agrarios en México con tenencia comunal han destacado por conservar una amplia proporción de tierras forestales. En Benito Juárez y La Nevería las actividades productivas son la agricultura de temporal y la ganadería no extensiva, aunque también han desarrollado el ecoturismo comunitario. Por otra parte, en Yuvila se realiza principalmente actividad forestal. El tipo de vegetación que predomina en la zona es bosque de *Pinus-Quercus* (Figura 2), mostrándose también la presencia de *Abies* en las áreas de mayor humedad (Rzedowski, 2006). En las áreas con modificación se presentan principalmente claros, pastizales, cultivos de maíz y de papa.

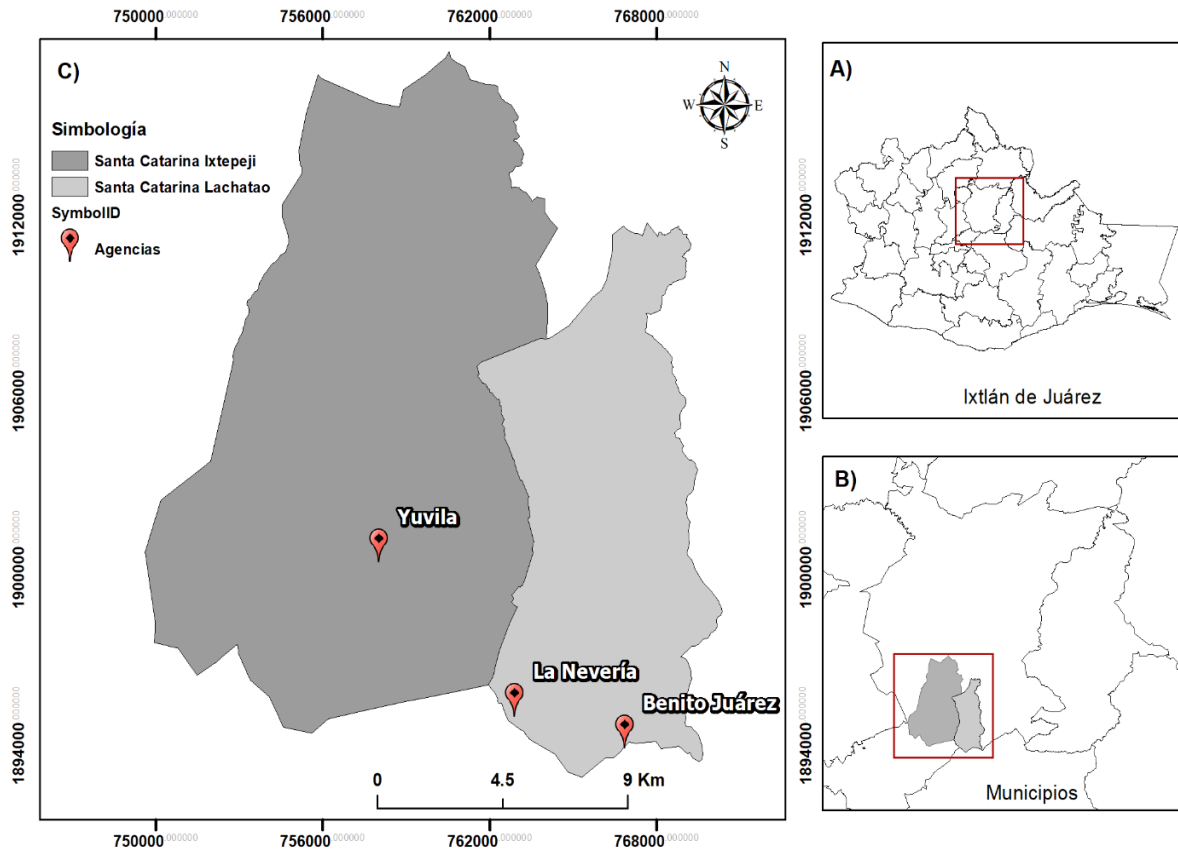


Figura 1. Macrolocalización de los sitios de estudio. A) Estado de Oaxaca con su subdivisión en distritos, se enmarca en rojo el correspondiente a Ixtlán de Juárez. B) municipios seleccionados. C) agencias de policía donde se realizó el estudio.

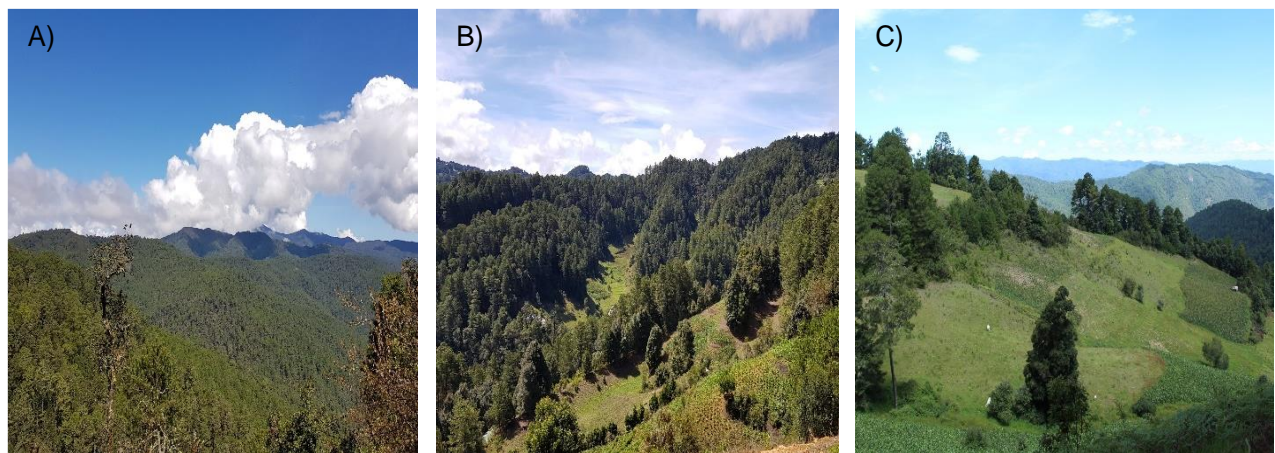


Figura 2. Visualización de la vegetación original y modificaciones antrópicas en las localidades seleccionadas. A) Yuvila, B) Nevería, C) Benito Juárez.

## 5.2 Diseño de muestreo

Dado que conocer los límites reales de un paisaje es complejo y explorarlo en su totalidad probablemente inoperable, se optó por delimitar un paisaje de estudio (Figura 3) empleando ArcMap 10.3 (ESRI, 2018) y los siguientes criterios: 1) semejanza en intervalos altitudinales; 2) continuidad en la vegetación original; 3) patrones de modificación similares; y, 4) representatividad de un 10% por parte de las unidades de muestreo. Se manejó un rango altitudinal entre los 2500 m y los 3100 msnm. Un rango más amplio aumentaría el recambio de especies (Navarro, 1992), dado que la altitud modifica las condiciones bióticas y abióticas (Zacarías-Eslava y Del Castillo, 2010; Horák *et al.*, 2019), llegando a presentarse otros tipos de vegetación con historias biogeográficas diferentes (Halffter y Rös, 2013). La vegetación original fue bosque primario y secundario de *Pinus-Quercus* más asociaciones con *Abies*. Por su parte, las áreas modificadas consistieron principalmente en áreas agrícolas, pastizales y suelos descubiertos.

Las unidades de muestreo utilizadas se denominan ventanas de acuerdo con Halffter y Rös (2013), y constituyen un método multiescalar. Arroyo *et al.* (2019) recomiendan las multiescalas por ser complicado predecir *a priori* el tamaño del paisaje para evaluar el efecto de algún atributo de éste, sobre las especies de interés. De esta forma, cada ventana tuvo dimensiones de  $1 \text{ km}^2 = 100 \text{ ha}$  en su escala mayor, mientras que en su escala menor consistió en celdas de  $0.0625 \text{ km}^2 = 6.25 \text{ ha}$ , existiendo así un total de 16 celdas por ventana. La dimensión de  $1 \text{ km}^2$  se considera adecuada por representar mejor la compensación entre eficacia de muestreo y aspectos de la ecología espacial de las aves (Neilan *et al.*, 2019). La elevación promedio en las ventanas se ubicó entre los 2700 m y 2800 m.s.n.m.

Las ventanas quedaron separadas entre sí por al menos 1 km y se establecieron de forma que representaran los diferentes grados de modificación dentro del paisaje conforme a McIntyre y Hobbs (1999). El modelo de estos autores expone que existe un continuo de modificación en el paisaje que puede clasificarse en cuatro categorías; es intacto cuando el hábitat remanente en un sitio es mayor al 90%; variegado cuando se mantiene entre

60 a 90% del hábitat remanente; fragmentado cuando hay entre 10 a 60% y relictual cuando queda menos del 10% de hábitat. Considerando lo anterior, y a través de un análisis de vegetación en ArcMap se definieron tres ventanas (Figura 3), más detalles en el apartado 5.5.1.

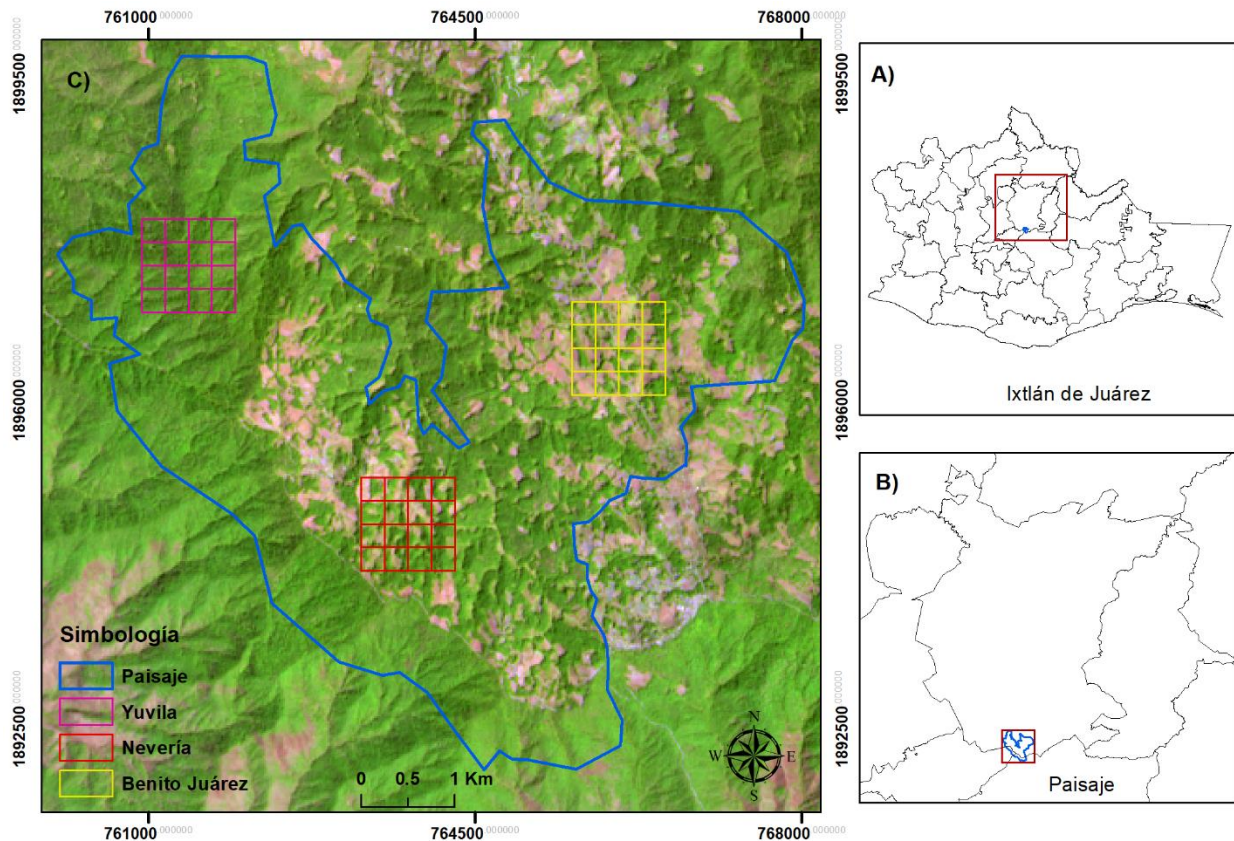


Figura 3. Mapa de localización del paisaje delimitado. A) Estado de Oaxaca con su subdivisión en distritos, se enmarca en rojo el correspondiente a Ixtlán de Juárez. B) ubicación del paisaje delimitado. C) visualización del paisaje mediante la composición de una imagen Sentinel con las bandas 8A, 11 y 2, que resalta la vegetación presente. Las ventanas estan nombradas de acuerdo con la localidad donde se ubicaron y se puede observar su subdivisión en celdas.

Para el monitoreo de aves se usaron puntos de conteo, que es el método más empleado para el estudio de aves en los trópicos y el más apropiado para el monitoreo de Passeriformes, ya que presenta un buen desempeño y puede ser una herramienta de evaluación rápida (Ralph *et al.*, 1996; Suárez-García *et al.*, 2017). El método consiste en



trazar una serie de puntos, estos posteriormente se visitan para registrar durante un tiempo determinado toda ave detectada de forma visual o auditiva (Ralph *et al.*, 1996; González-García, 2011). Para evitar el doble conteo y tener muestreos independientes debe haber una distancia preferible de 150 a 250 m entre puntos (González-García, 2011). En áreas de bosque la distancia mínima entre puntos de conteo debe ser de 250 m, igualmente, se sugiere utilizar un radio fijo de 50 m para la detección de especies (Ralph *et al.*, 1996). Considerando lo anterior, se establecieron 16 puntos de conteo fijos en los centroides de las celdas de cada ventana, con una separación de 250 m entre ellos. En cada punto un radio de 50 m fue considerado para el registro de especies de manera visual y auditiva. Se omitió el registro de aves que utilizan amplios territorios, e.g. aves rapaces, y aquellas que son de hábitos aéreos (golondrinas y vencejos).

### 5.3 Análisis de diversidad

En este trabajo se utilizaron las diversidades verdaderas de Jost (2006; 2007), ya que tienen gran aceptación por generar mediciones claras y comparables (Moreno *et al.*, 2011). Jost (2007) comenta que los números equivalentes (concepto intuitivo de diversidad), son unidades subyacentes a los índices de diversidad estándar y pueden calcularse con la siguiente fórmula:

$${}^qD = \left( \sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Dónde;  $P_i$  se refiere a la abundancia relativa y  $q$  al orden de diversidad (Jost, 2006). Por tanto, las diversidades son recíprocos de promedios de abundancias relativas (Hill, 1972). El orden de diversidad determina la sensibilidad de una medida a especies raras o comunes (Jost, 2007). Una diversidad de orden cero es insensible a las frecuencias de las especies y es mejor conocida como riqueza. Todos los valores de  $q$  mayores a uno favorecen a las especies más comunes. Y el punto crítico que pesa a todas las especies por su frecuencia, sin favorecer a especies raras o comunes ocurre cuando  $q$  es igual a uno (Jost, 2006).

La unidad de medida para las diversidades alfa y gamma es el número efectivo de especies. Por su parte, para la diversidad beta es el número efectivo de comunidades. El mínimo valor posible en diversidad beta es uno y ocurre cuando todas las comunidades son idénticas. La máxima diversidad beta es N (el número de comunidades), y ocurre cuando todas son completamente distintas (Jost, 2007).

#### **5.4 Trabajo de campo**

Durante el año 2018 se llevaron a cabo visitas preliminares para realizar el reconocimiento de las áreas de muestreo, estructurar la logística de los recorridos y familiarizarse con las aves de la zona. La identificación de especies se efectuó con las guías Howell y Webb (1995) y Sibley (2014). A través de la plataforma Xeno-canto (2005) se compararon algunas grabaciones efectuadas y, para probabilidades de ocurrencia de especies se consultó a Forcey (2009). Los monitoreos de aves se realizaron en dos etapas; primeramente, se abordó la temporada migratoria en los meses de febrero y marzo de 2019, posteriormente, en mayo y junio de 2019 se colectaron datos de la temporada reproductiva. De acuerdo con Ralph *et al.* (1996), para Norteamérica la temporada reproductiva ocurre principalmente entre mayo y junio, mientras que la temporada migratoria inicia a finales de agosto y termina aproximadamente en marzo.

Debido a la extensión del área de muestreo, la orografía de los sitios y el patrón de actividad de las aves, durante cada mañana se recorrieron en promedio ocho puntos (mitad de una ventana) en un horario de 7:00 a 11:00 am. En cada punto se registraron especies durante lapsos de cinco minutos (Figura 4). Se efectuaron dos recorridos completos en cada una de las ventanas por temporada, en la segunda visita el trayecto por los puntos se realizó de manera inversa para disminuir efectos por la hora del día. Los datos que se recabaron fueron los siguientes: número de punto, hora de conteo, nombre de las especies detectadas, cantidad de individuos y tipo de registro (visual, auditivo o ambos). Para la inclusión de individuos escuchados se consideró solamente su primer vocalización, dirección y posible distancia desde el punto de observación, para el caso de individuos observados se realizó su conteo a través de binoculares y también

se determinó su distancia. No se realizaron muestreos bajo condiciones de lluvia, vientos fuertes y neblina densa, por ser factores que disminuyen la tasa de actividad de aves y la capacidad de detección (Ralph *et al.*, 1996; González-García, 2011).



Figura 4. Realización de los conteos de aves. A) punto en ventana de Nevería, B) punto en ventana de Yuvila.

Una vez culminados los monitoreos de aves se caracterizó la vegetación en cada uno de los puntos de conteo, para ello consideré las variables utilizadas por MacGregor-Fors *et al.* (2018) que se enlistan a continuación: (1) riqueza de especies de árboles; (2) densidad de árboles (individuos/m<sup>2</sup>); (3) diámetro máximo de árbol a la altura del pecho; (4) cobertura de dosel; (5) altura máxima de árboles; (6) riqueza de especies arbustivas; (7) cobertura arbustiva; (8) altura máxima de arbustos; (9) riqueza de especies de hierbas; (10) cobertura de herbáceas; y, (11) altura máxima de hierbas. Estos datos se colectaron en radios de aproximadamente 25 m. Para la densidad de árboles por metro cuadrado se consideraron valores de 0 a 1, para medir el diámetro de árboles se eligió dentro de cuatro cuadrantes imaginarios aquellos con el mayor grosor (Cottam, 1956), las coberturas de dosel, arbustos y hierbas se definieron como porcentajes según su dominancia en cada punto. Para la estimación de alturas se usó como referencia nuestra estatura, por su parte, la riqueza de árboles, arbustos y hierbas se determinaron a un nivel de morfoespecie.

## 5.5 Trabajo de gabinete

### 5.5.1 Análisis del paisaje

Con ArcMap se realizó la delimitación altitudinal del paisaje a partir de curvas de nivel generadas desde un modelo digital de elevaciones obtenido en el portal de INEGI (2019). Para conocer los porcentajes de cobertura vegetal en el paisaje se utilizó una imagen Sentinel 2 del año 2019, descargada desde el portal EarthExplorer del Servicio Geológico de los Estados Unidos (USGS, 2019). En ArcMap se efectuó a esta imagen multiespectral una composición de bandas, se utilizaron las bandas 8A, 11 y 2. Esta combinación es utilizada para análisis de vegetación (Ramos, 2019). A partir de esta composición con resolución de 20 m, se realizó una clasificación no supervisada y una posterior asignación de categorías basada en la visualización gráfica y el conocimiento de la zona. Enseguida, se calcularon las áreas de cada cobertura para el paisaje y para cada ventana.

Como complemento se calculó el Índice de Vegetación Diferencial Normalizado (NDVI). La fórmula del NDVI (Rouse *et al.*, 1974) es la siguiente:

$$\text{NDVI} = \frac{\text{NIR} - \text{R}}{\text{NIR} + \text{R}}$$

Dónde; NIR es el infrarrojo cercano y R es el rojo visible (Muñoz, 2013). En las imágenes Sentinel 2, la banda ocho corresponde al infrarrojo cercano y la banda cuatro al rojo (Ramos, 2019). En ArcMap se procesaron estas bandas para generar el índice y posteriormente, con extracciones de máscara se obtuvieron los valores correspondientes para el paisaje delimitado y para cada ventana. Con este índice se tuvo una resolución de 10m.

### 5.5.2 Análisis de las comunidades de aves

La información recabada en campo se estructuró en bases de datos. La lista de especies se sistematizó de acuerdo con el arreglo nomenclatural de la Unión de Ornitólogos Americanos (AOU, 1998) y suplementos recientes (Chesser *et al.*, 2018; Chesser *et al.*,

2019). Los endemismos y la estacionalidad se revisaron en Howell y Webb (1995), Forcey (2009) y Berlanga *et al.* (2017). Existen tres categorías de endemismo, se define como endémica a una especie cuya distribución queda dentro de límites políticos de México. Una especie es cuasiendémica cuando su distribución se extiende hacia algún país vecino debido a la continuidad de hábitats y es semiendémica cuando su distribución se limita a México durante cierta época del año (González-García y Gómez de Silva, 2002). Respecto a la estacionalidad se manejaron dos categorías, especie residente y migratoria. En el Diario Oficial de la Federación (DOF, 2010) y la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2020) se consultaron las categorías de riesgo de las especies registradas. Por otra parte, se definieron gremios tróficos y estratos de forrajeo a partir de las guías Howell y Webb (1995), Sibley (2014) y observaciones efectuadas en campo. La consideración de estas características permite entender usos de hábitat y la distribución vertical de las especies de aves (Yahner, 1997; Altamirano y Morales, 1998).

En EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2013) se calculó la riqueza alcanzada por medio de los estimadores no paramétricos Chao1 y ACE Mean, ambos estimadores están basados en abundancias, Chao1 considera los *singletons* y *doubletons*, mientras que ACE considera especies hasta con diez registros (Chao y Chiu, 2016). Con el software PAST 2.17 (Hammer *et al.*, 2001) se obtuvieron las diversidades alfa en las escalas de ventanas y celdas. Con RStudio 3.6.3 (R Core Team, 2020) y el paquete Entropart se calcularon las diversidades beta y gamma, así como las coberturas de muestra alcanzadas. La cobertura de muestra se refiere a la proporción del número total de individuos en una comunidad que pertenecen a las especies representadas en la muestra (Chao y Jost, 2012). En Rstudio y con el paquete Inext se analizaron diferencias en las diversidades alfa de ventanas conforme al método de interpolación-extrapolación basado en coberturas de Chao y Jost (2012). En este método se hace una estandarización de diversidades dado un valor de cobertura, posteriormente, si los intervalos de confianza generados no se cruzan indican que existen diferencias significativas, si ocurre lo contrario no existen diferencias.

Se calcularon similitudes composicionales en PAST empleando los índices de Jaccard y Morisita-Horn, estos representan transformaciones directas de la diversidad beta de los órdenes 0 y 2, respectivamente (Jost, 2006; 2007). Adicionalmente, se efectuó una prueba Wilcoxon para reconocer diferencias en la similitud composicional en la escala de celdas. Se calculó el factor de inequidad (IF) en el rango  $q_0$  a  $q_2$  para las ventanas conforme a Jost (2010), los valores van desde uno (cuando las abundancias son equitativas) hasta acercarse a  $S$  (la riqueza; en el caso de que una especie domine totalmente) y su fórmula es la siguiente:

$$IF_{0, q} \equiv S / \left( \sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Como complemento a lo anterior, se generaron curvas de rango-abundancia para cada ventana y temporada empleando abundancias absolutas y relativas. Por último, en RStudio se generaron Modelos Lineales Mixtos con efectos aleatorios, para analizar la relación entre los datos de vegetación tomados en campo (variables explicativas) y la riqueza de especies registrada en cada temporada (variable de respuesta). Los mejores modelos se determinaron con el Criterio de Información de Akaike (AIC), en donde el menor valor de AIC corresponde al modelo más explicativo (Akaike, 1987).

## VI. RESULTADOS

### 6.1 Análisis espacial

El porcentaje de cobertura remanente en el paisaje fue del 80%, la cobertura modificada abarcó un 20%, de esta forma, el paisaje se clasificó como variegado conforme a la propuesta de McIntyre y Hobbs (1999, Figura 5). El área total del paisaje delimitado fue de 2899.38 ha. Con esta extensión las unidades de muestreo representaron un 10.35% del área total.

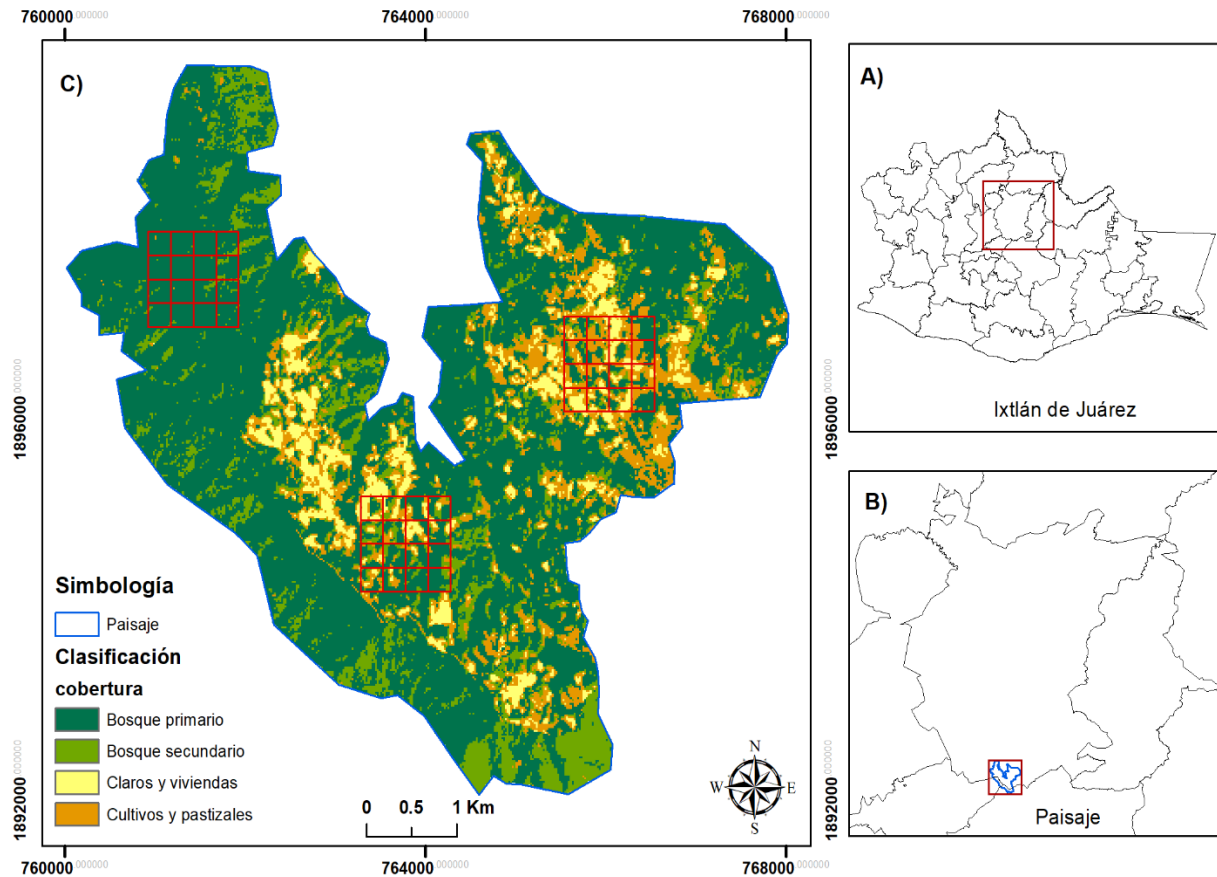


Figura 5. Paisaje de estudio con los tipos de coberturas que presenta. A) Estado de Oaxaca con su subdivisión en distritos, se enmarca en rojo el correspondiente a Ixtlán de Juárez. B) Ubicación del paisaje delimitado. C) coberturas en el paisaje y ubicación espacial de las ventanas las cuales se resaltan en rojo.

Los porcentajes de coberturas presentes en las ventanas se muestran en el Cuadro 1. Las categorías que se indican corresponden a la clasificación de McIntyre y Hobbs (1999).

Cuadro 1. Porcentajes de vegetación en cada ventana y su condición de alteración.

Ventana	Cobertura remanente (%)	Área transformada (%)	Categoría
Yuvila	99.88	0.12	Intacta
Nevería	67.64	32.36	Variiegada
Benito Juárez	40.20	59.80	Fragmentada

En la Figura 6 se visualiza el rango de los valores NDVI para el paisaje, y en el Cuadro 2 los valores máximos y mínimos de NDVI para cada ventana.

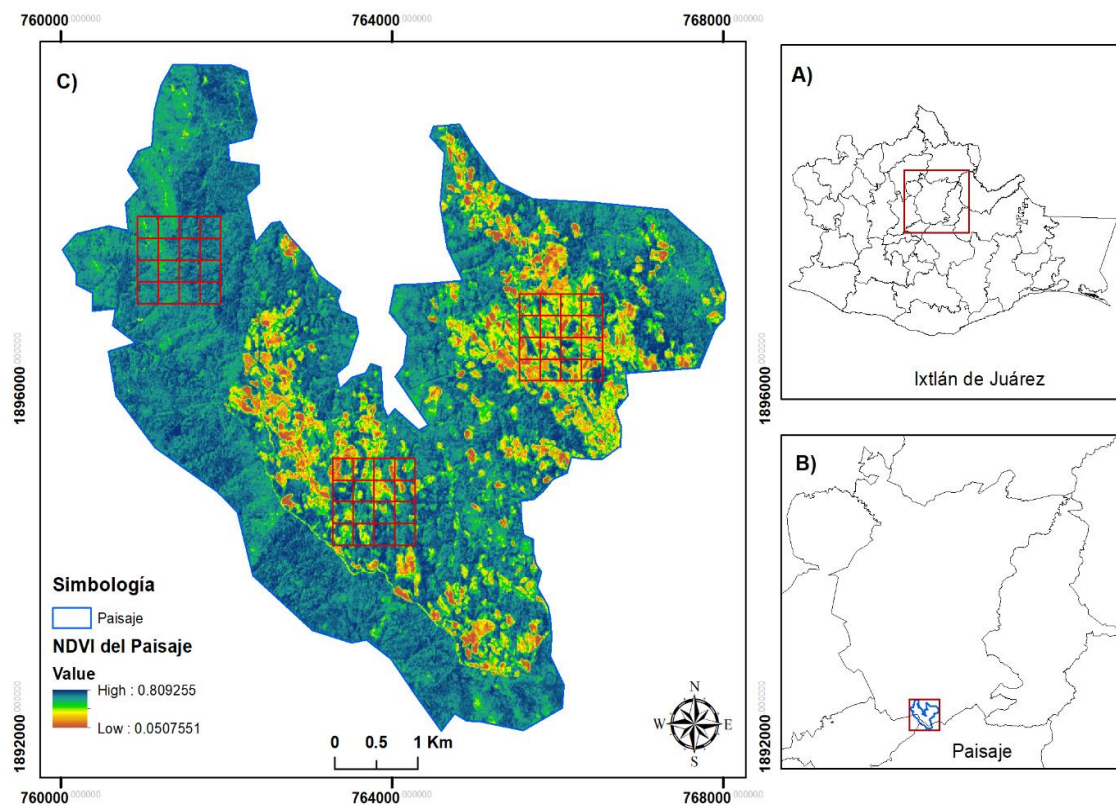


Figura 6. NDVI del paisaje delimitado. A) Estado de Oaxaca con su subdivisión en distritos, se enmarca en rojo el correspondiente a Ixtlán de Juárez. B) ubicación del paisaje delimitado. C) valores del NDVI para el paisaje, se denota en rojo la ubicación de las ventanas y su subdivisión en celdas.



Cuadro 2. Valores mínimos y máximos del NDVI encontrados para las ventanas.

Ventana	Categoría	Valor mínimo	Valor máximo
Yuvila	Intacta	0.30	0.79
Nevería	Variegada	0.14	0.80
Benito Juárez	Fragmentada	0.14	0.79

## 6.2 Análisis de la avifauna

### 6.2.1 Paisaje

La avifauna en el paisaje conjuntando las dos temporadas (migratoria y reproductiva) quedó representada por 49 especies (Anexo 1). El orden Passeriformes fue el mejor representado en términos de familias y especies, Parulidae destacó como la familia con mayor riqueza. Por su parte, las tres especies más abundantes fueron *Myadestes occidentalis*, *Oreothlypis supercilliosa* y *Cardellina rubra*. Se registró un total de ocho especies endémicas, tres semiendémicas y cuatro cuasiendémicas conforme a González-García y Gómez de Silva (2002). Se encontraron ocho especies migratorias y cuatro especies enlistadas en la NOM-059 de DOF (2010). En la categoría de protección especial se ubicó a *Myadestes occidentalis* y *Ridwaiya pinicola*, mientras que en la categoría amenazada se encontró a *Turdus infuscatus* y *Dendrortyx macroura*. Ninguna especie se ubicó dentro de la lista roja de IUCN (2020).

Las especies registradas para el paisaje quedaron agrupadas en seis gremios tróficos: 1) granívoro-frugívoro; 2) granívoro-insectívoro; 3) insectívoro; 4) insectívoro-frugívoro; 5) nectarívoro-insectívoro; y, 6) omnívoro. El gremio más representado fue el insectívoro con 24 especies, seguido por el insectívoro-frugívoro con ocho especies. Asimismo, se identificaron cuatro estratos de forrajeo que se clasificaron como: 1) arbustivo-arbóreo; 2) herbáceo-arbóreo; 3) herbáceo; y, 4) herbáceo-arbustivo. El estrato más empleado por las aves en el paisaje fue el arbustivo-arbóreo con 29 especies, seguido por el herbáceo-arbustivo con 16 especies.

## 6.2.2 Ventanas

### Esfuerzo de muestreo

El estimador de riqueza Chao1 mostró porcentajes superiores al 86%, mientras que el estimador ACE Mean tuvo porcentajes mayores al 82%, esto para cada ventana y temporada de estudio (Cuadro 3). Estos resultados indican que el esfuerzo de muestreo fue adecuado. Respecto a las coberturas de muestra alcanzadas en cada ventana, se obtuvieron porcentajes superiores al 95% en ambas temporadas (Cuadro 4).

Cuadro 3. Porcentajes de riqueza de especies obtenidos con Chao1 y ACE Mean en cada ventana. Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Localidades; Yuvila, Nevería, Benito Juárez. Temporadas; migratoria (TM), reproductiva (TR).

Estimador/Sitio	(VI) Yuvila	(VV) Nevería	(VF) Benito Juárez
Chao1 (TM)	89.52	86.91	95.07
ACE Mean (TM)	86.36	82.70	86.60
Chao1 (TR)	89.69	92.15	99.15
ACE Mean (TR)	96.05	91.29	97.97

Cuadro 4. Coberturas de muestra alcanzadas. Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Temporadas; migratoria (TM), reproductiva (TR).

Sitio	Cobertura alcanzada
(VI) Yuvila	0.96 (TM)
(VI) Yuvila	0.99 (TR)
(VV) Nevería	0.96 (TM)
(VV) Nevería	0.97 (TR)
(VF) Benito Juárez	0.97 (TM)
(VF) Benito Juárez	0.99 (TR)

### Diversidad alfa

En la temporada migratoria no se observó una ventana que fuera consistentemente más diversa que otra (Cuadro 5 y Figura 7), en cambio, durante la temporada reproductiva la ventana variegada fue la más diversa y la ventana intacta la menos diversa (Cuadro 6 y Figura 8). Las diferencias significativas en las diversidades alfa se determinaron con el método de interpolación-extrapolación de Chao y Jost (2012) y se pueden observar en el Anexo 2.

Cuadro 5. Diversidad alfa de ventanas en la temporada migratoria. Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Localidades; Yuvila (YV), Nevería (NV), Benito Juárez (BJ). Órdenes de diversidad ( $q_0$ ,  $q_1$ ,  $q_2$ ).

Diversidad alfa	VI (YV)	VV (NV)	VF (BJ)
$q_0$	34	34	32
$q_1$	21.12	20.81	21.90
$q_2$	15.03	14.98	18.01

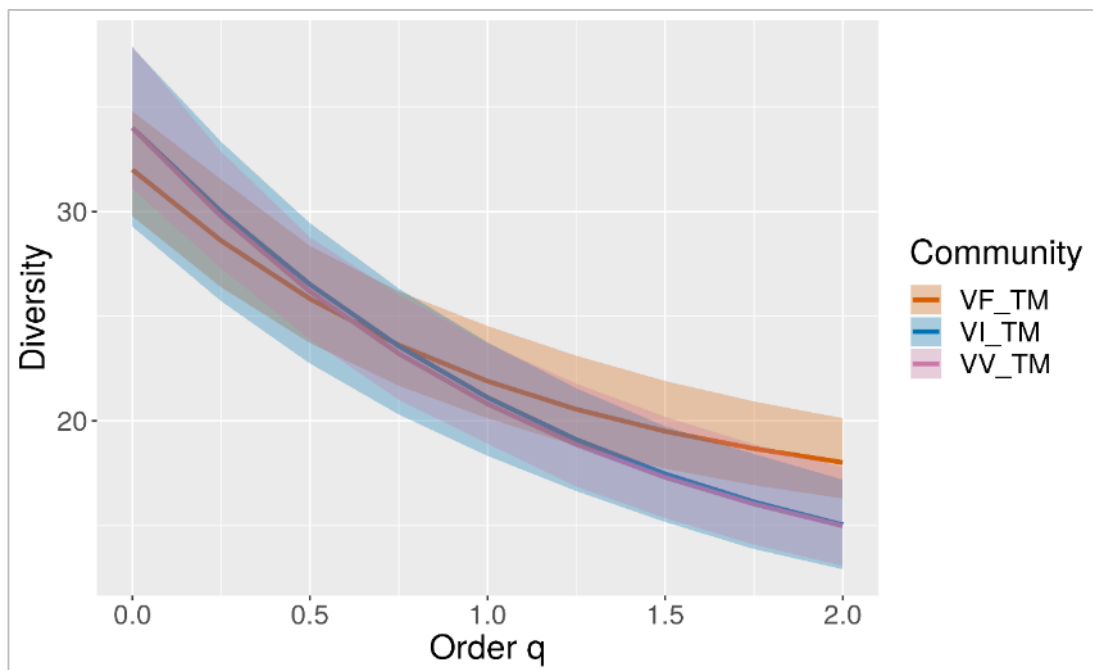


Figura 7. Perfiles de diversidad alfa de ventanas en la temporada migratoria (TM). Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Se muestra cada perfil con su intervalo de confianza del 95%.

Cuadro 6. Diversidad alfa de ventanas en la temporada reproductiva. Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Localidades; Yuvila (YV), Nevería (NV), Benito Juárez (BJ). Órdenes de diversidad (q0, q1, q2).

Diversidad alfa	VI (YV)	VV (NV)	VF (BJ)
q0	26	35	29
q1	19.33	27.15	21.37
q2	16.01	23.35	16.52

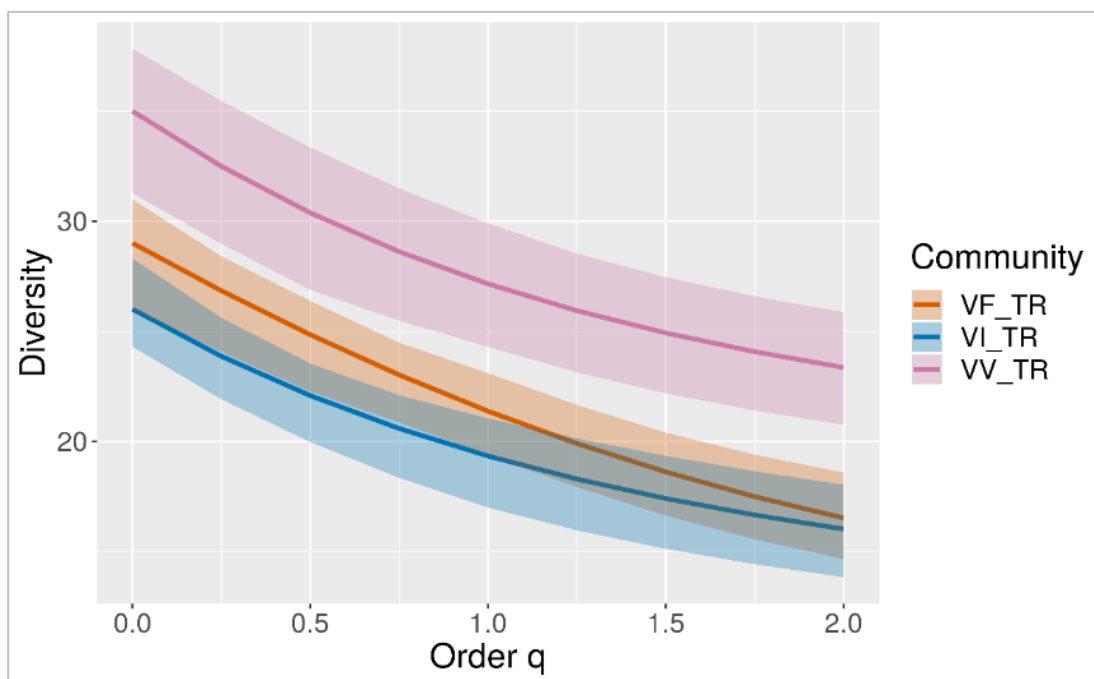


Figura 8. Perfiles de diversidad alfa de ventanas en la temporada reproductiva (TR). Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Se muestra cada perfil con su intervalo de confianza del 95%.

### Dominancia

Los valores obtenidos con el Factor de inequidad (IF) en los rangos q0 a q2, muestran que la comunidad de la ventana fragmentada fue la de menor dominancia en la temporada migratoria, pero en la temporada reproductiva tuvo un patrón opuesto, siendo la comunidad con la mayor dominancia. No obstante, la dominancia en las ventanas se

consideró baja, ya que las cifras fueron cercanas al valor mínimo que considera este índice (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valores del factor de inequidad (IF) de rangos q0 a q2. Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Temporadas; migratoria (TM), reproductiva (TR).

índice/ventanas	VI	VV	VF
IF <sub>0,2</sub> (TM)	2.26	2.27	1.78
IF <sub>0,2</sub> (TR)	1.62	1.50	1.76

### Curvas de rango-abundancia

En las Figuras 9, 10, 11 y 12 se observan los cambios temporales que existieron en las distribuciones de abundancias de cada ventana.

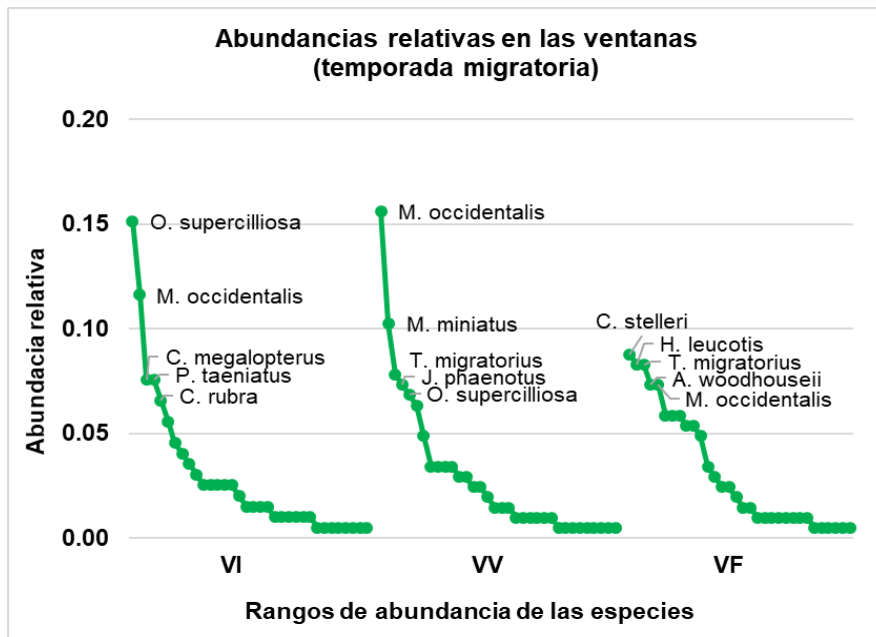


Figura 9. Curvas de rango-abundancia de temporada migratoria (abundancias relativas). Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Se indican las cinco especies más comunes en cada sitio.

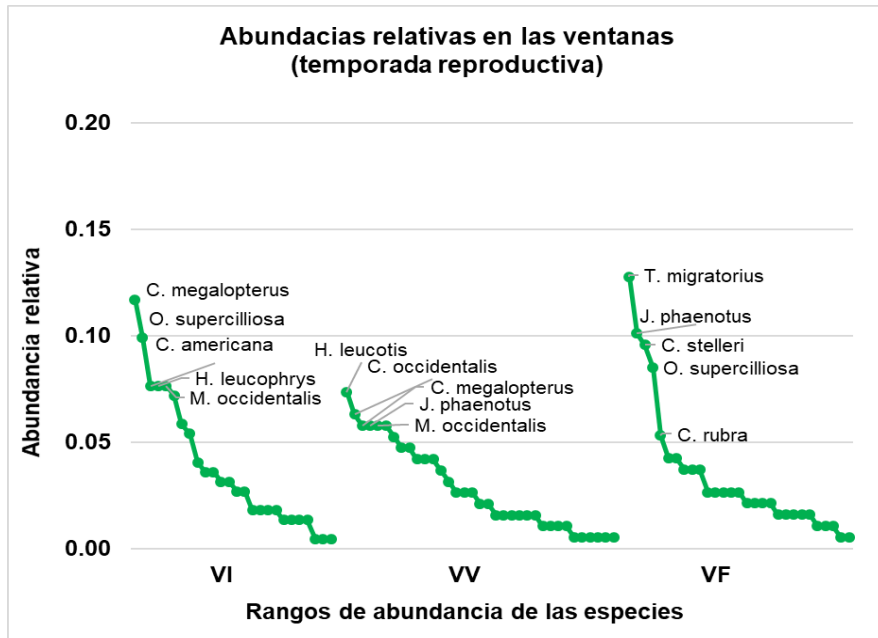


Figura 10. Curvas de rango-abundancia de temporada reproductiva (abundancias relativas). Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Se indican las cinco especies más comunes en cada sitio.

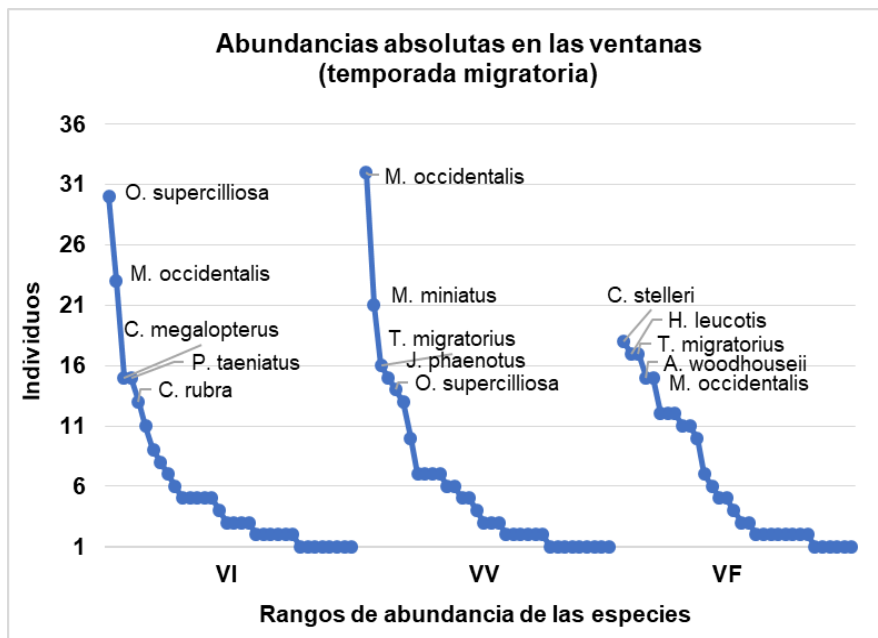


Figura 11. Curvas de rango-abundancia de temporada migratoria (abundancias absolutas). Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Se indican las cinco especies más comunes en cada sitio.

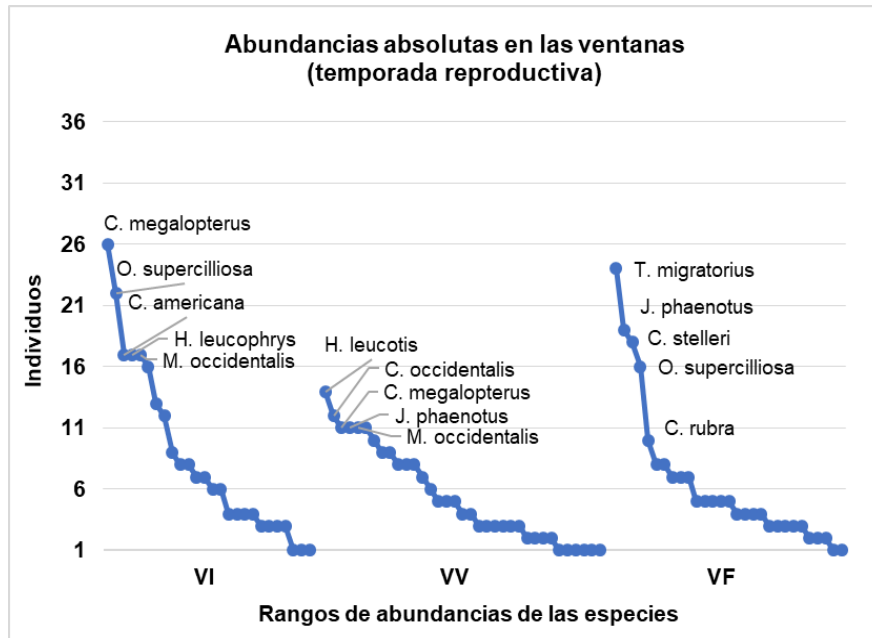


Figura 12. Curvas de rango-abundancia de temporada reproductiva (abundancias absolutas). Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Se indican las cinco especies más comunes en cada sitio.

Las distribuciones de abundancias mostraron cambios entre las ventanas y temporadas. Se observaron fluctuaciones en la representatividad de las especies más abundantes, por ejemplo, *Myioborus miniatus* fue abundante en la ventana variegada durante la temporada migratoria, pero fue menos frecuente en la temporada reproductiva. Se encontró un número mayor de *singletons* en las ventanas durante la temporada migratoria. Adicionalmente, ninguna especie migratoria destacó como abundante. Las abundancias relativas no fueron altas y se presentaron valores semejantes entre los sitios. 25 especies se compartieron entre las tres ventanas de estudio, lo que corresponde a un 51% del total reportado para el paisaje. De estas 25 especies; 14 fueron más abundantes en la ventana intacta e.g., *Oreothlypis supercilliosa*, siete más abundantes en la ventana variegada e.g., *Pipilo ocai* y cuatro en la fragmentada e.g., *Turdus migratorius* (Figura 13).



Figura 13. Especies mencionadas fotografiadas en campo. *Oreothlypis supercilliosa* a la izquierda, *Pipilo ocai* en la parte media y *Turdus migratorius* a la derecha.

### Diversidad beta

La diversidad beta de orden  $q_0$  fue mayor a la de orden  $q_1$  y  $q_2$  en la temporada migratoria, invirtiéndose este patrón durante temporada reproductiva (Figura 14). Este cambio indica que en la temporada migratoria la mayor diferencia entre sitios se debió a las especies raras y durante la temporada reproductiva fue a causa de las especies abundantes. Los rangos de valores beta en ambas temporadas fueron similares e indicaron que no hubo una diferenciación marcada en la composición de especies entre los sitios (Cuadro 8).

Cuadro 8. Valores de diversidad beta entre ventanas para las temporadas migratoria (TM) y reproductiva (TR).

Orden	Diversidad Beta (TM)	Diversidad Beta (TR)
$q_0$	1.38	1.27
$q_1$	1.33	1.30
$q_2$	1.30	1.37



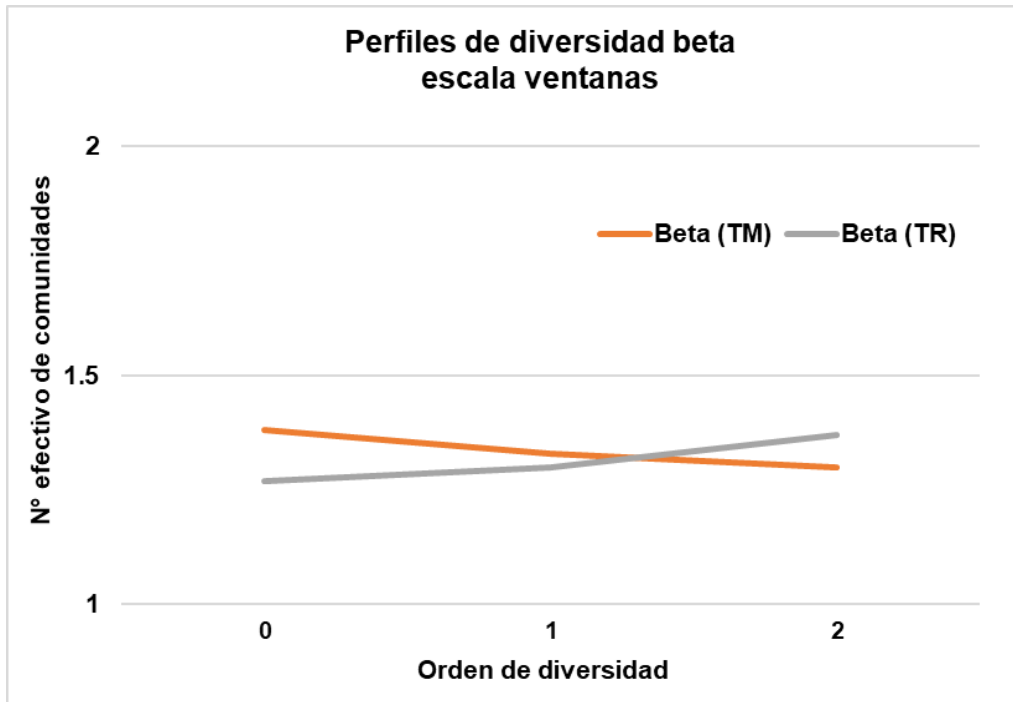


Figura 14. Perfiles de diversidad beta en la escala de ventanas para las temporadas migratoria (TM) y reproductiva (TR).

#### Similitud composicional

El índice de Jaccard reveló que en las dos temporadas la ventana variegada tuvo más similitud con la fragmentada, presentándose hasta un 78% de similitud. Por su parte, la ventana intacta y la fragmentada fueron las menos similares, presentando un mínimo del 50% de similitud (Cuadros 9 y 10). Con el índice de Morisita-Horn existió coincidencia respecto a las ventanas menos semejantes, registrándose un mínimo del 49% de similitud. Igualmente, coincidió en que la ventana variegada fue más similar con la fragmentada (71%, Cuadro 9) aunque solo en la temporada migratoria, ya que en la temporada reproductiva la ventana variegada y la intacta fueron más semejantes entre sí (71%, Cuadro 10).

Cuadro 9. Valores de similitud composicional en temporada migratoria. Índice Jaccard en parte superior derecha; Índice Morisita-Horn en parte inferior izquierda. Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF).

Morisita/Jaccard	VI	VV	VF
VI	1	0.62	0.50
VV	0.67	1	0.65
VF	0.58	0.71	1

Cuadro 10. Valores de similitud composicional en temporada reproductiva. Índice Jaccard en parte superior derecha; Índice Morisita-Horn en parte inferior izquierda. Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF).

Morisita/Jaccard	VI	VV	VF
VI	1	0.61	0.57
VV	0.71	1	0.78
VF	0.49	0.61	1

### Gremios y estratos de forrajeo

El gremio insectívoro fue el predominante en las tres ventanas de estudio y durante las dos temporadas, pero se registraron más especies de este gremio en la ventana intacta (20 especies). El segundo gremio mejor representado fue el insectívoro-frugívoro, presentándose más especies de este gremio en la ventana variegada (11 especies). Por otra parte, el gremio menos representado fue el granívoro-frugívoro con solo una especie (Figura 15), siendo esta *Patagioenas fasciata*. La representatividad de los gremios en cada ventana y dentro de cada temporada se puede consultar en el Anexo 3.

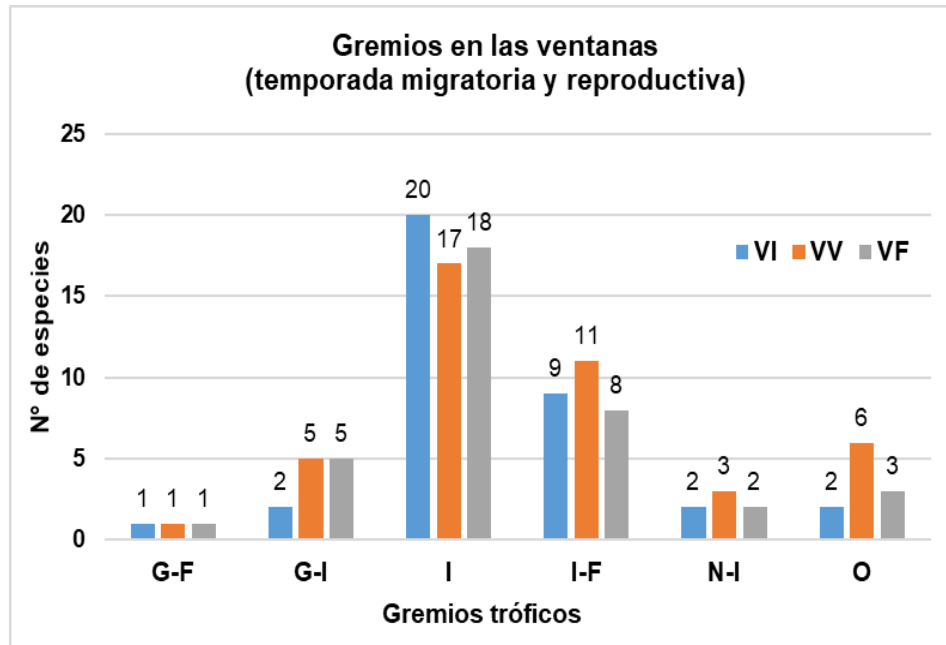


Figura 15. Distribución de los gremios tróficos en las ventanas conjuntando las dos temporadas de análisis. Granívoro-frugívoro (G-F); granívoro-insectívoro (G-I); insectívoro (I); insectívoro-frugívoro (I-F); nectarívoro-insectívoro (N-I); omnívoro (O). Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Los números indican la cantidad de especies pertenecientes a cada gremio.

El estrato de forrajeo predominante en las ventanas y durante las dos temporadas fue el arbustivo-arbóreo, esta preferencia de estrato se presentó principalmente en la ventana intacta (25 especies) y en la variegada (24 especies). En segundo término, se ubicó el estrato herbáceo-arbustivo, registrándose más especies con esta preferencia en las ventanas variegada (15 especies) y fragmentada (11 especies). Por otro lado, los estratos menos frecuentes fueron el herbáceo y el herbáceo-arbóreo (Figura 16). La representatividad de los estratos en cada ventana y dentro de cada temporada se pueden revisar en el Anexo 4.

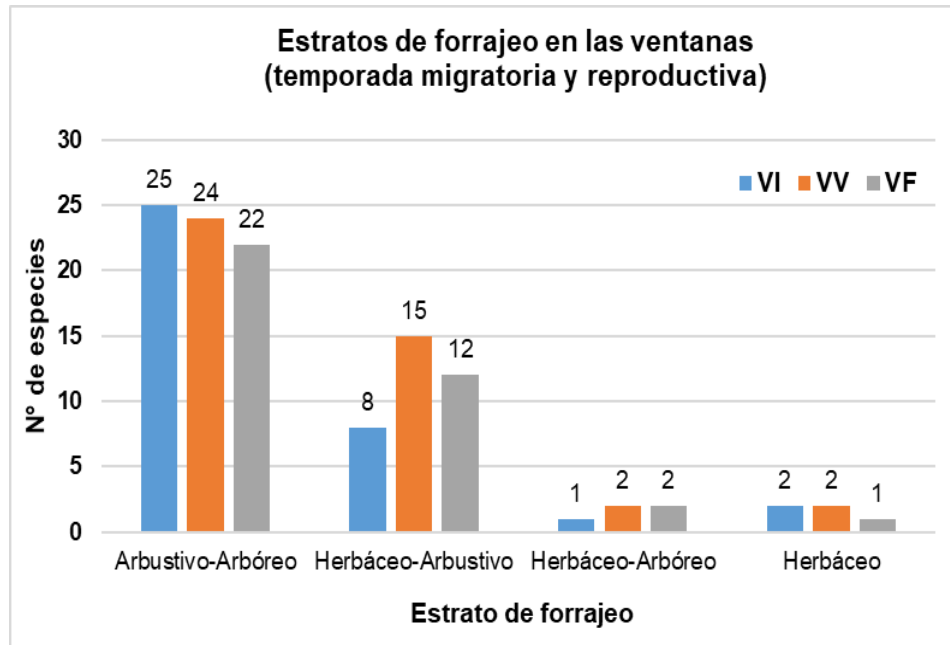


Figura 16. Distribución de los estratos de forrajeo en las ventanas conjuntando las dos temporadas de análisis. Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Los números indican la cantidad de especies pertenecientes a cada estrato.

### 6.2.3 Celdas

#### Diversidad alfa

Las diversidades alfa promedio obtenidas en las celdas de cada ventana mostraron valores semejantes para las dos temporadas (Cuadro 11). A partir de las desviaciones estándar se encontró que, durante la temporada migratoria, las celdas de la ventana fragmentada tuvieron la mayor variabilidad en los valores alfa, en cambio durante la temporada reproductiva, estas celdas mostraron la menor variabilidad en los valores alfa. Lo anterior también puede visualizarse en el Anexo 5, en el cual se muestran los perfiles de diversidad alfa en la escala de celdas. En todos estos perfiles, se observó que las diferencias en diversidades alfa entre las celdas con los valores más altos y las celdas con los valores más bajos, fue generalmente del doble de especies.

Cuadro 11. Valores promedio de las diversidades alfa en la escala de celdas. Celdas de ventana intacta (CVI); celdas de ventana variegada (CVV); celdas de ventana fragmentada (CVF). Temporadas; migratoria (TM), reproductiva (TR). Órdenes de diversidad (q0, q1, q2). La desviación estándar de cada valor se indica entre paréntesis.

Diversidad alfa	CVI	CVV	CVF
q0 (TM)	7.94 (1.81)	8.06 (2.02)	7.75 (2.11)
q0 (TR)	8.88 (1.89)	8.56 (1.71)	7.44 (1.09)
q1 (TM)	7.32 (1.74)	7.15 (1.56)	6.97 (2.19)
q1 (TR)	7.95 (1.79)	7.77 (1.90)	6.84 (1.10)
q2 (TM)	6.78 (1.71)	6.37 (1.34)	6.35 (2.22)
q2 (TR)	7.09 (1.81)	7.03 (2.03)	6.31 (1.13)

El análisis de vegetación y riqueza de aves en la escala de celdas por medio de Modelos Lineales Mixtos mostraron que, en la temporada migratoria las variables que influyeron más sobre la avifauna fueron la densidad de individuos arbóreos, la riqueza de árboles y la riqueza de hierbas (Cuadro 12). Por su parte, en la temporada reproductiva las variables que sobresalieron fueron la riqueza de árboles, la altura máxima de árboles y la altura máxima de arbustos (Cuadro 13). Algunas de estas variables tuvieron un valor  $p > 0.05$ , sin embargo, formaron parte de los mejores modelos conforme al Criterio de Información de Akaike.

Cuadro 12. Modelo más explicativo de la riqueza de aves en celdas durante la temporada migratoria.  $riq\_arb$ =riqueza de especies de árboles;  $riq\_herb$ =riqueza de especies de hierbas;  $ind\_m2$ =densidad de árboles.

Variable	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercepto)	4.66	1.14	42	4.09	0.0002
$riq\_arb$	0.80	0.21	42	3.74	0.0006
$riq\_herb$	0.21	0.11	42	1.83	0.0748
$ind\_m2$	-1.97	0.74	42	-2.67	0.0107
<i>modelo7 &lt;- lme (riqueza~riq_arb+riq_herb+ind_m2, data=birds2, random=~1 localidad, method="ML")</i>					
AIC= 189.18					

Cuadro 13. Modelo más explicativo de la riqueza de aves en celdas durante la temporada reproductiva. *riq\_arb*=riqueza de especies de árboles; *almax\_arbu*=altura máxima de arbustos; *almax\_arb*=altura máxima de árboles.

Variable	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercepto)	6.34	1.19	42	5.32	0.0000
<i>riq_arb</i>	0.50	0.21	42	2.33	0.0246
<i>almax_arbu</i>	0.60	0.32	42	1.90	0.0644
<i>almax_arb</i>	-0.10	0.05	42	-1.97	0.0558

```

modelo7 <- lme (riqueza~riq_arb+almax_arbu+almax_arb, data=aves2,
random =~ 1|localidad, method="ML")
AIC= 188.76

```

De las variables de vegetación mencionadas anteriormente, la mayor riqueza de árboles se encontró dentro de las ventanas variegada e intacta. La mayor riqueza de herbáceas y la menor altura de árboles se encontró dentro de la ventana variegada. Por su parte, la mayor altura de arbustos y la menor densidad de individuos arbóreos se presentó en las ventanas fragmentada y variegada.

### Diversidad beta

Las diversidades beta en esta escala indicaron un mayor recambio de especies con respecto a las ventanas. Se encontró que en la temporada migratoria las celdas de la ventana fragmentada se diferenciaron más respecto a las celdas de las ventanas restantes (Figura 17). En la temporada reproductiva, las celdas de las ventanas fragmentada y variegada mostraron mayor diferenciación respecto con las celdas de la ventana intacta (Figura 18).

Al comparar cada uno de los perfiles de forma temporal, se encontró que en las celdas de la ventana intacta la mayor diferenciación composicional ocurrió en el orden 0, resaltando la influencia de las especies raras, por su parte, en las celdas de la ventana variegada y fragmentada las mayores diferencias ocurrieron en el orden 2, indicando la

influencia de las especies abundantes. En general las diversidades beta de orden 0 fueron mayores que las betas subsecuentes (Cuadros 14 y 15).

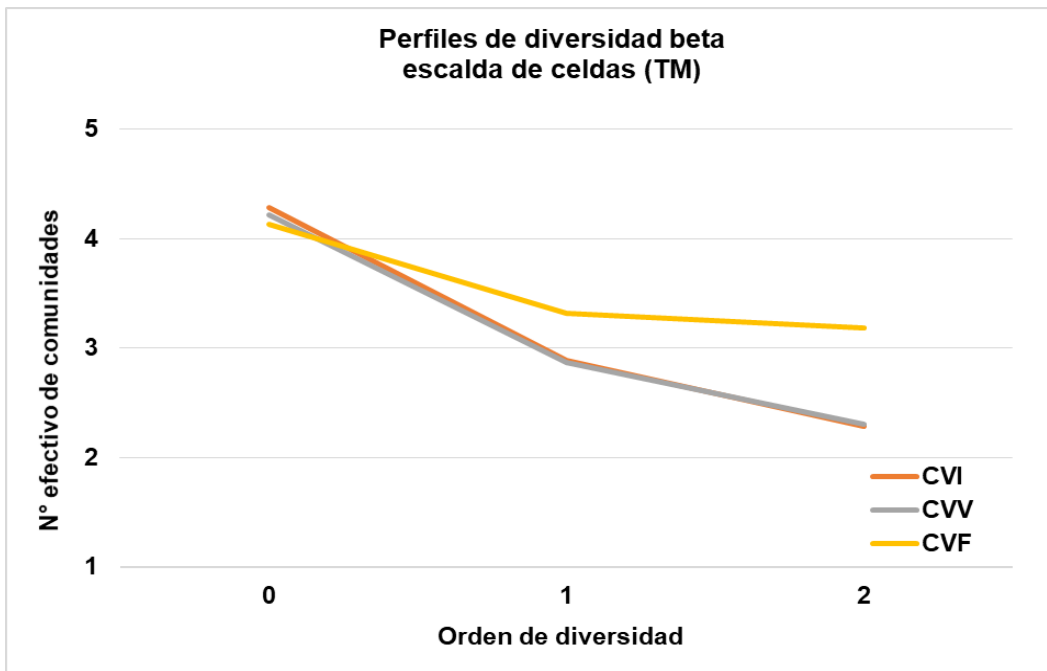


Figura 17. Perfiles de diversidad beta entre celdas de cada ventana correspondientes a la temporada migratoria (TM). Celdas de ventana intacta (CVI); celdas de ventana variegada (CVV); celdas de ventana fragmentada (CVF).

Cuadro 14. Diversidades beta obtenidas entre las celdas de cada ventana durante la temporada migratoria. Celdas de ventana intacta (CVI); celdas de ventana variegada (CVV); celdas de ventana fragmentada (CVF).

Orden	CVI	CVV	CVF
q0	4.28	4.22	4.13
q1	2.89	2.87	3.32
q2	2.28	2.30	3.18

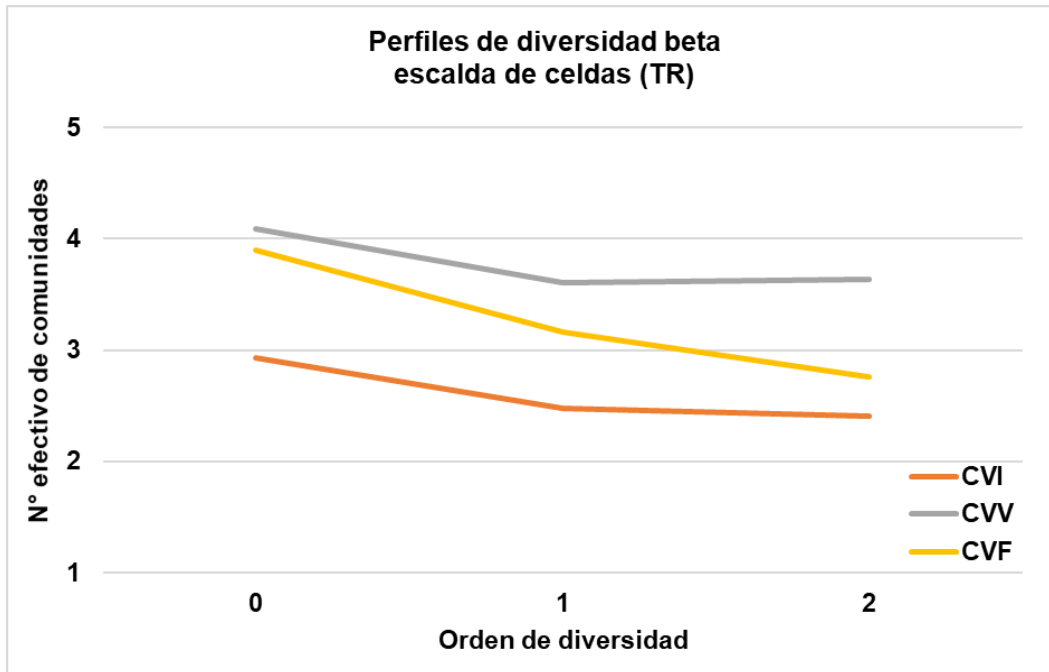


Figura 18. Perfiles de diversidad beta entre celdas de cada ventana correspondientes a la temporada reproductiva (TR). Celdas de ventana intacta (CVI); celdas de ventana variegada (CVV); celdas de ventana fragmentada (CVF).

Cuadro 15. Diversidades beta obtenidas entre las celdas de cada ventana durante la temporada reproductiva. Celdas de ventana intacta (CVI); celdas de ventana variegada (CVV); celdas de ventana fragmentada (CVF).

Orden	CVI	CVV	CVF
q0	2.93	4.09	3.90
q1	2.48	3.61	3.16
q2	2.41	3.64	2.76

Similitud composicional

Las comparaciones de similitud pareada efectuadas con el índice Wilcoxon mostraron valores bajos entre las celdas de cada ventana. Se encontraron porcentajes de similitud menores a un 30% en las comparaciones con el índice de Jaccard y menores a un 41% en comparaciones con el índice de Morisita-Horn (Cuadro 16).



Cuadro 16. Valores obtenidos con el índice Wilcoxon para comparaciones de similitud composicional en la escala de celdas. Celdas de ventana intacta (CVI); celdas de ventana variegada (CVV); celdas de ventana fragmentada (CVF). Temporadas; reproductiva (TR), migratoria (TM).

Similitudes	Mediana (TM)	Mediana (TR)	Valor p	Estadístico W
Jaccard CVI	0.23	0.29	< 0.0001	4768
Jaccard CVV	0.25	0.18	< 0.0001	5558
Jaccard CVF	0.22	0.23	0.34	3674
Morisita-Horn CVI	0.40	0.37	0.36	3851
Morisita-Horn CVV	0.38	0.22	< 0.0001	6132
Morisita-Horn CVF	0.27	0.33	0.02	4336

Con el índice de Jaccard se observó que las celdas de la ventana intacta y las celdas de la ventana variegada tuvieron diferencias temporales en su composición de especies ( $p < 0.0001$ ), mientras que en las celdas de la ventana fragmentada no se tuvieron cambios. Con el índice de Morisita-Horn se notó que las celdas de la ventana intacta no presentaron diferencias temporales en su composición de especies, por su parte, si existieron diferencias en las celdas de la ventana fragmentada ( $p=0.02$ ) y en las celdas de la ventana variegada ( $< 0.0001$ ).

## VII. DISCUSIÓN

### Paisaje

Los patrones encontrados indican que el paisaje mantiene diversidad de aves a pesar de presentar ciertos grados de modificación antrópica. La zona de estudio alberga una cobertura forestal importante, presenta núcleos poblacionales pequeños y las áreas modificadas son poco extensivas, siendo principalmente de uso agrícola. Dado este contexto, el paisaje puede catalogarse como amigable con la biodiversidad (Melo *et al.*, 2013). Se ha documentado que una baja pérdida de cobertura forestal permite que la conectividad estructural y funcional en el paisaje se mantenga alta (Kupfer *et al.*, 2006; Carrara *et al.*, 2015). Igualmente, se conoce que un uso agrícola tradicional contribuye a mantener la diversidad local a través de una alta heterogeneidad estructural, favoreciendo posiblemente una ampliación en las áreas para forrajeo (Johnson *et al.*, 2011; Martínez *et al.*, 2015).

Si bien se observan algunos cambios en la composición de especies entre los sitios analizados, éstos pueden deberse a un reemplazo gradual de especies que ocurre al ir aumentando o disminuyendo la cobertura forestal (Catterall *et al.*, 2010; Corkery *et al.*, 2020). La avifauna registrada es propia de zonas altas y está asociada a bosques de pino-encino. El número de especies que se reporta no es alto dado el rango altitudinal estudiado (Navarro, 1992), no obstante, estos ecosistemas de montaña presentan varios endemismos, especies migratorias y especies en riesgo.

### Ventanas

En la temporada migratoria las diversidades alfa en las ventanas no mostraron diferencias significativas a pesar de sus variaciones en cantidad de cobertura forestal. En el trabajo de Maya-Elizarrarás y Schondube (2015) se reporta algo similar, la riqueza de aves no difiere entre un área de bosque en sucesión tardía y uno de sucesión media durante la temporada migratoria. Igualmente, en MacGregor-Fors *et al.* (2018) no se encuentran diferencias en la riqueza de aves entre condiciones de alteración de bosque mesófilo durante la temporada migratoria, esto puede deberse a que los requerimientos de hábitat

en esta época son poco estrictos, generando que las especies se distribuyan por todo el paisaje, tal es el caso de las aves migratorias, que en esta época tienen un uso de hábitat más generalizado (Ugalde-Lezama *et al.*, 2010; MacGregor-Fors *et al.*, 2018).

En cuanto a la temporada reproductiva, la ventana variegada es la que tuvo el mayor aporte en diversidad alfa. En contraste, los trabajos de Maya-Elizarrarás y Schondube (2015) y MacGregor-Fors *et al.* (2018) señalan que el sitio conservado es el que presenta un mayor número de especies en esta temporada. El hecho que la ventana variegada sea la más diversa en nuestro caso, puede atribuirse a un aumento en la disponibilidad de recursos y nichos influenciados por la heterogeneidad estructural (Almazán-Núñez *et al.*, 2009; González-Valdivia *et al.*, 2012; Stein *et al.*, 2014). En esta ventana se observa una mayor representatividad de especies en los diferentes gremios definidos en comparación con la ventana intacta, con excepción de los insectívoros. Igualmente, en esta ventana variegada se presenta un incremento en las especies del estrato herbáceo-arbustivo y casi la misma proporción de especies del estrato arbustivo-arbóreo que se tiene en la ventana intacta. Esto confirmó parcialmente nuestra hipótesis, respecto a que la ventana variegada presenta una mayor diversidad alfa que las ventanas fragmentada e intacta.

Existió una variación natural en la representatividad de especies en cada sitio influenciada por la temporalidad. Por otra parte, la dominancia y las abundancias relativas son bajas tanto en las ventanas como entre temporadas. Esto puede deberse a una característica *sui generis* reportada para las comunidades, en donde se encuentran pocas especies abundantes y muchas raras (Krebs, 1994), pero también puede ser reflejo de pocos contrastes entre los sitios, lo que genera que las comunidades tengan distribuciones de abundancia con baja dominancia a diferencia de lo encontrado en comunidades sujetas a mayor perturbación, donde unas pocas especies dominan ampliamente sobre el resto (Ugalde-Lezama *et al.*, 2010).

Las diversidades beta en la escala de ventanas mostraron valores cercanos a un rango intermedio de recambio. Se encontraron más especies compartidas entre las ventanas

fragmentada y variegada, así como mayores diferencias en composición entre la ventana fragmentada y la intacta, esto sugiere que los sitios conservados albergan ensamblajes de especies un tanto más diferenciados a los presentes en sitios modificados, tal como han señalado otros autores (Almazán-Núñez *et al.*, 2009; Rangel-Salazar *et al.*, 2009; González-Valdivia *et al.*, 2012; Maya-Elizarrarás y Schondube, 2015). En las zonas montañosas el cambio de altitud también puede influir en el recambio de especies, ya que genera cambios en las comunidades vegetales y en las condiciones abióticas (Zacarias-Eslava y Del Castillo, 2010; Horák *et al.*, 2019). En este trabajo la altitud no influye sobre la composición de las especies, dado que las unidades de muestreo tienen poca variación altitudinal.

Se ha reportado que el gremio insectívoro es el más común para los bosques de pino-encino (Bojorges-Baños, 2004; Almazán-Núñez *et al.*, 2009; Martínez-Morales, 2013). Nuestros resultados coinciden con estos hallazgos, ya que existió una mayor representatividad de este gremio en la ventana intacta. Mollet *et al.* (2013) señalan que el dosel proporciona un hábitat diverso para invertebrados, lo que representa a su vez un amplio recurso de alimentación para las aves insectívoras. Si bien las aves insectívoras se encuentran principalmente en estados sucesionales tardíos del bosque *e.g.*, *Campylorhynchus megalopterus*, también pueden ser representativas en estados sucesionales más tempranos *e.g.*, *Troglodytes aedon* (Maya-Elizarrarás y Schondube, 2015). Por otra parte, especies omnívoras como *Pheucticus melanocephalus* y granívoro-insectívoras como *Junco phaenotus* son representativas en las ventanas variegada y fragmentada. Esto coincide con lo encontrado por Almazán-Núñez *et al.* (2009) y González-Valdivia *et al.* (2012), quienes señalan que estos gremios suelen preferir áreas más abiertas y de estados sucesionales tempranos. Aunque llama la atención el caso de *Dendrortyx macroura*, un ave omnívora que tiende a restringirse a zonas con amplia cobertura forestal y que se encontró en las ventanas intacta y variegada.

Las especies que forrajean en el estrato arbustivo-arbóreo fueron las más frecuentes en las ventanas, pero las encontré en mayor proporción en la ventana intacta; tal es el caso de *Vireo huttoni* y *Mitrephanes phaeocercus*. Por su parte, en las ventanas variegada y

fragmentada encontré más aves que forrajean en el estrato herbáceo-arbustivo en comparación con la intacta, tales como *Atlapetes pileatus* y *Aphelocoma woodhouseii*. Estas diferencias no solo reflejan las preferencias de hábitat, sino también que las variaciones en la estructura vegetal pueden generar una mayor variedad de recursos alimenticios. Esta relación entre la estructura vegetal y el recurso alimenticio parece ser la principal explicación para la distribución vertical en aves (Altamirano y Morales, 1998; Ugalde-Lezama *et al.*, 2009). Con base a lo abordado en puntos anteriores, la hipótesis referente a ensamblajes de especies se verificó. Los ensamblajes cambiaron entre las ventanas debido a diferencias en la vegetación, y de forma temporal por la época reproductiva y la migración de invierno.

### Celdas

A esta escala menor no se observaron diferencias importantes en las diversidades alfa promedio, esto es un indicativo de la resiliencia que muestran las aves hacia los entornos heterogéneos (Stein *et al.*, 2014; Cadavid-Florez *et al.*, 2020). No obstante, existieron celdas más diversas y celdas menos diversas. Los factores que aparentemente influenciaron una menor diversidad fueron las pendientes pronunciadas y los claros amplios. Por su parte, los perfiles alfa exponen un mayor cambio temporal en las celdas de la ventana fragmentada en comparación con las restantes. Esto puede indicar que las condiciones dentro de las ventanas intacta y variegada son menos cambiantes temporalmente para las especies, siendo semejante a lo sugerido en otros trabajos (Ugalde-Lezama *et al.*, 2009; Ramírez-Albores, 2010). El análisis de vegetación a escala de celdas muestra que la riqueza de aves tiene relación principalmente con el componente arbóreo, particularmente con la riqueza y la densidad de árboles. Lo encontrado coincide con los trabajos de Berg (1997) y Laiolo (2002), quienes añaden que los árboles de mayor edad influyen positivamente sobre los anidadores en huecos y los alimentadores de tronco, tales como *Lepidocolaptes affinis* y *Certhia americana*.

En las diversidades beta de celdas se observa un recambio de especies más alto que en las ventanas, y de igual manera, una variación temporal en los perfiles beta. Las celdas de la ventana intacta mostraron el menor recambio en la temporada reproductiva, por su

parte, las similitudes composicionales entre las celdas de cada ventana fueron considerablemente menores a las similitudes entre las ventanas. Lo encontrado puede ser indicativo de una variedad de condiciones dentro de cada ventana, pero también ser una tendencia influenciada por la escala de observación, a una escala mayor se presentan patrones más generales y uniformes, mientras que a una escala pequeña se tienen patrones más difusos y con mayor variabilidad (Cueto, 2006; Neilan *et al.*, 2019). Por ello, es importante hacer comparaciones a diferentes escalas, pues la ocurrencia de una especie, la riqueza y la composición de los conjuntos no sólo dependen de las características del sitio en el que fueron muestreados, sino también de su contexto en el paisaje (Bennett *et al.*, 2006). Nuestra hipótesis sobre diversidad beta se verificó parcialmente, se esperaba que las diversidades beta fueran altas entre las ventanas y entre las celdas con mayores diferencias en sus grados de alteración, ya que estos contrastes generan ensamblajes menos similares. Sin embargo, se obtuvieron tasas de recambio menores, esto resalta que los entornos modificados mantienen calidad de hábitats para un número importante de especies.

### Alcances y limitaciones

Uno de los principales problemas en la ecología del paisaje es generar evidencias empíricas para los modelos y para las propuestas teóricas (Arroyo *et al.*, 2017; 2019). El presente trabajo contribuye con la generación de resultados empíricos para el modelo continuo y la variegación del paisaje, a través de una estrategia de análisis de la diversidad de forma multiescalar y en el tiempo (Halffter y Rös, 2013). Lo mencionado puede realizarse mediante el uso de ventanas, estas unidades permiten tener muestras de igual tamaño en diferentes escalas, captar variaciones estructurales entre sitios y pueden visitarse aun cuando las condiciones en los sitios cambien. El uso de ventanas ha mostrado interpretaciones novedosas en grupos como los escarabajos del estiércol (Rös *et al.*, 2012; Arriaga *et al.*, 2012) y en plantas (Martínez-López *et al.*, 2017). Este estudio representa uno de los primeros trabajos en el que el método se aplica utilizando aves.

Las aproximaciones con los sistemas de información geográfica distan de ser perfectas, pero permiten representar la heterogeneidad existente en el paisaje. Con esta aproximación paisajística se favorece la comprensión del estado actual de la avifauna en bosques de pino-encino con patrones de modificación similar. No obstante, la información obtenida debe extrapolarse con precaución, ya que los paisajes montañosos se extienden a lo largo de franjas estrechas y a menudo están en contacto con otros ecosistemas donde las comunidades tienen historias biogeográficas o ecológicas diferentes (Rös *et al.*, 2012). De la misma forma, no es recomendable utilizar los patrones encontrados en un grupo como sustituto de la respuesta de otros taxones a la modificación del hábitat (Moreno *et al.*, 2007a).

### Perspectivas de conservación

La escala del paisaje a menudo es la más relevante para informar políticas relacionadas con la gestión de la tierra (Mori *et al.*, 2018), por tanto, se sugiere continuar desarrollando estudios donde se contemple el análisis a este nivel. Mantener o promover la variegación en el paisaje puede representar una alternativa de conservación en paisajes modificados por el humano (Costa *et al.*, 2017). En este sentido, mantener áreas de bosque original en paisajes manejados es una estrategia apropiada para la persistencia de poblaciones de aves (Lyequién *et al.*, 2010; Mollet *et al.*, 2013; Neilan *et al.*, 2019). Esto permite también el mantenimiento de los servicios ecosistémicos proporcionados por estos organismos (Whelan *et al.*, 2015).

La Sierra Madre del Sur, zona biogeográfica donde está inmersa la Sierra Norte de Oaxaca (Morrone, 2005), carece de zonas bajo protección gubernamental, como lo son las áreas naturales protegidas (Peterson y Navarro-Sigüenza, 2016). No obstante, es importante destacar los esfuerzos realizados por diferentes comunidades de ésta Sierra, quienes a través de una gestión comunal conservan porciones de bosque en sus territorios (Merino y Martínez-Romero, 2014). Es fundamental aportar bases científicas y empíricas a estos esfuerzos de conservación, ya que ayudan a respaldar decisiones de manejo (Moreno *et al.*, 2011). Mi trabajo contribuye en este sentido para informar sobre los patrones de la avifauna en bosques de pino-encino de la Sierra Norte de Oaxaca.

## VIII. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El paisaje estudiado mantiene una alta diversidad de aves debido a una considerable retención de la cobertura forestal original y a un aumento en la heterogeneidad estructural causado por las dinámicas de uso local, como lo es la agricultura de temporal.

En este estudio, las diversidades alfa mostraron cambios entre las escalas de análisis y entre temporadas. La ventana variegada destacó como la más diversa en la temporada reproductiva. Por su parte, a una escala menor, no se observó un patrón claro sobre un entorno más diverso. Las diversidades beta indican un mayor recambio de especies entre las celdas de cada ventana y uno menor entre las ventanas, presentándose también variaciones temporales.

Se encontró que los ensamblajes de aves muestran una dinámica de cambio espacio-temporal influenciada por el fenómeno de la migración, los eventos de reproducción, las preferencias de hábitat y la disponibilidad de recursos en los diferentes sitios que componen el paisaje.

Los diseños multiescala como el de ventanas son apropiados para entender los patrones de diversidad en diferentes paisajes, al igual que el uso de la diversidad verdadera para analizar a las comunidades y el manejo de un rango altitudinal similar si se trabaja en zonas montañosas.

Es importante que se continúe con un aprovechamiento racional de los recursos en la zona, ya que tanto el bosque primario como el secundario son fundamentales para la persistencia de la mayoría de las especies de aves.

Es necesario también continuar desarrollando trabajos que aumenten la comprensión sobre los paisajes variegados y su papel en la conservación de diferentes grupos de fauna. El estado de Oaxaca representa un lugar ideal para abordar este tipo de estudios, ya que gran parte de su territorio muestra esta dinámica de modificación.



## IX. BIBLIOGRAFÍA

- Akaike, H. (1987). Factor Analysis and AIC. *Psychometrika*. 52(3):317-332.
- Almazán-Núñez, R. C., Puebla-Olivares, F. y Almazán-Juárez, Á. (2009). Diversidad de aves en bosques de pino-encino del Centro de Guerrero, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 25(1):123-142.
- Altamirano, M.A. y Morales, J.E. (1998). Distribución vertical de la avifauna en un bosque templado de Zinacatan, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 75:125-142.
- AOU (American Ornithologists' Union). (1998). Check-list of North American birds. Seventh edition. American Ornithologist's Union. USA.
- Arriaga, L., Espinoza, M.J., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L. y Loa, E. (coords). (2000). Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Arriaga, A., Halffter, G. y Moreno, C. (2012). Biogeographical affinities and species richness of copronecrophagous beetles (Scarabaeoidea) in the southeastern Mexican High Plateau. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 83:519-529.
- Arroyo-Rodríguez, V., Moreno, C.E. y Galán-Acedo, C. (2017). La ecología del paisaje en México: logros, desafíos y oportunidades en las ciencias biológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 88:42-51.
- Arroyo-Rodríguez, V., Arasa-Gisbert, R., Arce-Peña, N., Cervantes-López, M.J., Cudney-Valenzuela, S.J., Galán-Acedo, C., Hernández-Ruedas, M.A., Rito, K.F., y San-José, M. (2019). Determinantes de la biodiversidad en paisajes antrópicos: Una revisión teórica. *En: Moreno, C.E. (Ed.) La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Libermex. México. 65-112.
- Bennett, A.F., Radford, J.Q. y Haslem, A. (2006). Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*. 133:250-264.
- Berg, A. (1997). Diversity and abundance of birds in relation to forest fragmentation, habitat quality and heterogeneity. *Bird Study*, British Trust for Ornithology. 44(33):55-366.
- Berlanga, H., Gómez de Silva, H., Vargas-Canales, V.M., Rodríguez-Contreras, V., Sánchez-González, L.A., Ortega-Álvarez, R. y Calderón-Parra, R. (2017). Aves de México: Lista actualizada de especies y nombres comunes. CONABIO. México.

- Bojorges-Baños, J.C. (2004). Riqueza de aves de la Región Noreste de la Sierra Nevada, Estado de México. *Acta Zoológica Mexicana*. 20(3):15-29.
- Cadavid-Florez, L., Labordea, J. y Mcleanb, D.J. (2020). Isolated trees and small woody patches greatly contribute to connectivity in highly fragmented tropical landscapes. *Landscape and Urban Planning*. 196:1-16.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J.H., Schondube, J.E., de Freitas, S.M. y Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*. 184:117-126.
- Cárdenas, G., Harvey, C.A., Ibrahim, M. y Finegan, B. (2003). Diversidad y riqueza de aves en diferentes hábitats en un paisaje fragmentado en Cañas, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*. 10:39-40.
- Catterall, C.P., Cousin, J.A., Piper, S. y Johnson, G. (2010). Long-term dynamics of bird diversity in forest and suburb: decay, turnover or homogenization? *Diversity and Distributions*. 16:559–570.
- Challenger, A. y Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. *En Capital natural de México. Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO. Vol. I. México. 87-108.
- Chao, A. y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. 93(12): 2533-2547.
- Chao, A. y Chiu, C.H. (2016). Species richness: estimation and comparison. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*. 1-26.
- Chazdon, L.R., Harvey, A.C., Komar, O., Griffith, M.D., Ferguson, G.B., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., Breugel, V.M. y Philpott, M.S. (2009). Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. *BIOTROPICA*. 41(2):142–153.
- Chesser, T.R., Burns, J.K., Cicero, C., Dunn, L.J., Kratter, W.A., Lovette, J.I., Rasmussen, C.P., Reamsen, V.J. Jr., Stotz, F.D., Winger, M.B., y Winker, K. (2018). Fifty-ninth Supplement to the American Ornithological Society's Check-list of North American Birds. *American Ornithological Society*. 135:798–813.
- Chesser, T.R., Burns, J.K., Cicero, C., Dunn, L.J., Kratter, W.A., Lovette, J.I., Rasmussen, C.P., Reamsen, V.J. Jr., Stotz, F.D. y Winker, K. (2019). Sixtieth Supplement to the American Ornithological Society's Check-list of North American Birds. *American Ornithological Society*. 20:1–23.
- Colwell, R. K. (2013). *Estimates: Statical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples*. Versión 9.1.0. University of Connecticut, USA.

CONAGUA-SMN (Comisión Nacional del Agua-Servicio Meteorológico Nacional). (2020). Normales Climatológicas por Estado. Disponible en: <https://smn.conagua.gob.mx/es/>

Corkery, I., Irwin, S., Quinn, J.L., Keating, U., Lusby, J. y O'Halloran, J. (2020). Changes in forest cover result in a shift in bird community composition. *Journal of Zoology*. 1-9.

Costa, C., Oliveira, F.V.H., Maciel, R., Beiroz, W., Korasaki, V. y Louzada, J. (2017). Variegated tropical landscapes conserve diverse dung beetle communities. *PeerJ*. 2-22.

Cottam, G. y Curtis, J.T. (1956). The Use of Distance Measures in Phytosociological Sampling. *Ecology*. 37(3):451-460.

Cueto, V.R. (2006). Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *Hornero* 21(1):1-13.

DOF (Diario Oficial de la Federación). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010: Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. México, D.F.

ESRI. (2018). ArcMap 10.3. ESRI Inc.

Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (2005). Diversity of Neotropical migratory landbird species assemblages in forest fragments and man-made vegetation in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*. 14:1719-1734.

Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34:487-515.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, G.F., Crist, O.T., Fuller, J.R., Sirami, C., Siriwardena, M.G. y Jean-Louis, M. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*. 14:101-112.

Favila, M. & Halffter, G. (1997). The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana*. 72:1-25.

Fischer, J. y Lindenmayer, D.B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*. 16:265-280.

Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M. y DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*. 12: 22-33.

Forcey, J.M. (2009). *Birds and Birding in Central Oaxaca*. Second edition. 76p.

- García, D. (2011). Efectos biológicos de la fragmentación de hábitats: nuevas aproximaciones para resolver un viejo problema. *Ecosistemas*. 20(2):1-10.
- Gillies, C.S., Beyer, H.L. y Cassady, C.C. (2011). Fine-scale movement decisions of tropical forest birds in a fragmented landscape. *Ecological Applications*. 21(3):944-954.
- González-García, F. y Gómez de silva, G.H. (2002). Especies endémicas. *En* Gómez de Silva, H. y Oliveras de Ita, A. Eds. *Conservación de aves: experiencias en México*. CIPAMEX. 405p.
- González-García, F. (2011). Métodos para contar aves terrestres, en *Manual de técnicas para el estudio de la fauna*. Universidad Autónoma de Querétaro-Instituto de Ecología A. C. México. 377 p.
- González-Valdivia, N.A., Arriaga-Weiss, S.L., Ochoa-Gaona, S., Ferguson, B.G., Kampichler, C. y Pozo, C. (2012). Ensamblajes de aves diurnas a través de un gradiente de perturbación en un paisaje en el sureste de México. *Acta Zoológica Mexicana*. 28(2):237-269.
- Graham, H.C. & Blake, G.J. (2001). Influence of patch-and landscape-level factors on bird assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecological Applications*. 11(6):1709-1721.
- Haila, Y. (2002). A Conceptual Genealogy of Fragmentation Research: From Island Biogeography to Landscape Ecology. *Ecological Applications*. 12(2):321–334.
- Halffter, G. y Moreno, E.C. (2005). Significado biológico de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. *Monografías Tercer Milenio*. España. 4:5-18.
- Halffter, G. y Rös, M. (2013). Una estrategia para medir la biodiversidad. *Acta Zoológica Mexicana*. 29(2):400-411.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, D.P. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):9.
- Hill, M.O. (1972). Diversity and Evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*. 54(2):427-432.
- Horák, J., Brestovanská, T., Mladenović, S., Kout, J., Bogusch, P., Halda, J.P. y Zasadil, P. (2019). Green desert?: Biodiversity patterns in forest plantations. *Forest Ecology and Management*. 433:343-348.
- Howell, S.N.G. & Webb, S. (1995). *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Tenth reprint. Oxford University Press. New York. USA.

- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2009a). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. 9 p.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2009b). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. 9 p.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2019). Continuo de Elevaciones Mexicano. Disponible en: <https://www.inegi.org.mx/>
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). (2020). The IUCN Red List of Threatened Species. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org/>
- Johnson, R.J., Jedlicka, J.A., Quinn, J.E. y Brandle, J.R. (2011). Global Perspectives on Birds in Agricultural Landscapes. En Campbell, W.B. y López-Ortiz, S Eds. Integrating Agriculture, Conservation and Ecotourism: Examples from the Field. Issues in Agroecology-Present Status and Future Prospectus. 55-140.
- Jost, B.L. (2006). Entropy and diversity. OIKOS. Ecuador. 113:2.
- Jost, L. (2007). Partitioning Diversity into Independent Alpha and Beta Components. Ecology. 88(10):2427-2439.
- Jost, L. (2010). The Relation between Evenness and Diversity. Diversity. 2:207-232.
- Krebs, C. J. (1994). Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 4th edition. USA. 801p.
- Kupfer, A.J., Malanson, G.P. y Franklin, S.B. (2006). Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. Global Ecology and Biogeography. 15:8–20.
- Laiolo, P. (2002). Effects of habitat structure, floral composition and diversity on a forest bird community in north-western Italy. Folia Zool. 51(2):121–128.
- Leyequién, E., de Boer, W.F. y Toledo, V.M. (2010). Bird Community Composition in a Shaded Coffee Agro-ecological Matrix in Puebla, Mexico: The Effects of Landscape Heterogeneity at Multiple Spatial Scales. BIOTROPICA 42(2): 236–245.
- Lindenmayer, D.B., McIntyre, S. & Fischer, J. (2003). Birds in eucalypt and pine forests: landscape alteration and its implications for research models of faunal habitat use. Biological Conservation. Australia. 110:45–53.
- MacGregor-Fors, I., González-García, F., Hernández-Lara, C. & Santiago-Alarcón, D. (2018). Where are the birds in the matrix? Avian diversity in a Neotropical landscape mosaic. The Wilson Journal of Ornithology. 130(1):81–93.

- Manning, A.D., Lindenmayer, D.B. y Nix, H.A. (2004). Continua and Umwelt: novel perspectives on viewing landscapes. *OIKOS*. Australia.104(3):621-628.
- Martínez, E., Rös, M., Bonilla, M.A. y Dirzo, R. (2015). Habitat Heterogeneity Affects Plant and Arthropod Species Diversity and Turnover in Traditional Cornfields. *PLOS ONE*. 10(7):1-19.
- Martínez-López, C.P., Hernández-Santiago, E. y Rös, M. (2017). Comparación de la Riqueza y Abundancia Arbórea entre Zona Urbana y Rural en Valles Centrales de Oaxaca. *Revista Mexicana de Agroecosistemas*. 4(2):103-112.
- Martínez-Morales, M.A. (2005). Landscape patterns influencing bird assemblages in a fragmented neotropical cloud forest. *Biological Conservation*. 121:117-126.
- Martínez-Morales, M.A. (2007). Avifauna del bosque mesófilo de montaña del noreste de Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 78:149-162.
- Martínez-Morales, M.A., Mendiola, I.V., Zuria, I., Hoffmann-Pinther, M.C. y Campuzano, V.R.G. (2013). La conservación de las aves más allá de las áreas naturales protegidas: el caso de la avifauna del Rancho Santa Elena, Hidalgo. *HUITZIL*. 14(2): 87-100.
- Maya-Elizarrarás, E. y Schondube, J.E. (2015). Birds, charcoal and cattle: Bird community responses to human activities in an oak forest landscape shaped by charcoal extraction. *Forest Ecology and Management*. 335:118-128.
- McIntyre, S. y Barrett, G.W. (1992). Habitat Variegation, An Alternative to Fragmentation. *Conservation Biology*. Vol. 6. Australia.
- McIntyre, S. & Hobbs, R. (1999). A Framework for Conceptualizing Human Effects on Landscapes and Its Relevance to Management and Research Models. *Conservation Biology*. Australia. 13(6):1282-1292.
- Melo, L.F.P., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M y Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*. 20:1-7.
- Merino, P.L. y Martínez-Romero, A.E. (2014). A vuelo de pájaro. Las condiciones de las comunidades con bosques templados en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 179 p.
- Mollet, P., Birrer, S. y Pasinelli, G. (2013). Forest birds and their hábitat requirements. *En* Kraus, D., y Krumm, F. Eds. Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. European Forest Institute. 284 p.

- Moreno, C.E., Pineda, E., Escobar, F. & Sánchez-Rojas, G. (2007a). Shortcuts for biodiversity evaluation: a review of terminology and recommendations about the use of target groups, bioindicators and surrogates. *Environment and Health*. 71–86.
- Moreno, C.E., Verdú, J.R. y Arita, H.T. (2007b). Elementos ecológicos e históricos como determinantes de la diversidad de especies en comunidades. *Sociedad Entomológica Aragonesa. Monografías Tercer Milenio*. 7:179–192.
- Moreno, C., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N. (2011). Reanalizando la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82:1249-1261.
- Mori, A.S., Isbell, F. y Seidl, R. (2018). B-Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology & Evolution*. 20:1-16.
- Morrone, J.J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 76(2):207-252.
- Muñoz, A.P. (2013). Apuntes de Teledetección: Índices de vegetación. Centro de Información de Recursos Naturales. Chile. 15p.
- Navarro, S.A.G. (1992). Altitudinal Distribution of Birds in The Sierra Madre del Sur, Guerrero, México. *The Condor*. 94:29-39.
- Neilan, W.L., Barton, P.S., McAlpine, C.A., Wood, J.T. y Lindenmayer, D.B. (2019). Contrasting effects of mosaic structure on alpha and beta diversity of bird assemblages in a human-modified landscape. *Ecography*. 42:173-186.
- Pineda-Diez, E.B., León-Cortés, J.L. y Rangel-Salazar, J.L. (2012). Diversity of bird feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in a human-modified landscape in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 28:369-376.
- Peterson, T.A. y Navarro-Sigüenza, A.G. (2016). Bird conservation and biodiversity research in Mexico: status and priorities. *J. Field Ornithol.* 87(2):121-132.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.R-project.org/>
- Ralph, C.J., Geupel, G.R., Pyle, P., Martin, T.E., DeSante, D.F. & Milá, B. (1996). Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General Technical Report PSW-GTR-159. Pacific Southwest Research Station. California. USA.
- Ramírez-Albores, J. E. (2010). Diversidad de aves de hábitats naturales y modificados en un paisaje de la Depresión Central de Chiapas, México. *Rev. Biol. Trop.* 58(1):511-528.

- Ramos, D.A. (2019). MappingGIS: Teledetección. Disponible en: <https://mappinggis.com/>
- Rangel-Salazar, J.L., Enríquez, P.L., Sántiz-López, E.C. (2009). Variación de la Diversidad de Aves de Sotobosque en el Parque Nacional Lagos de Montebello, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 25(3):479-495.
- Rös M., Escobar, F. y Halffter, G. (2012). How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Diversity and Distributions*. 18:377-389.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Edición digital. 1:274-327.
- Santos-Benítez, A.R., Gómez-Ugalde, R.M., Hernández-Ramírez, A.L. y Lavariega, M.C. (2013). Diversidad de aves en cultivos de Santa María Yahuiche, Sierra Madre de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 6:1241-1250.
- Sibley, A.D. (2014). *The Sibley Guide to Birds*. Second edition. Scott & Nix. New York. USA.
- Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E. and Edwards, D.P. (2015). How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology & Evolution*. 20:1-14.
- Stein, A., Gerstner, K. y Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*. 1-15.
- Suárez-García, O., González-García, F. y Celis-Murillo, A. (2017). Entendiendo la complementariedad de dos métodos de muestreo en el estudio de comunidades de aves de un bosque mesófilo de montaña en temporada reproductiva. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 88:880-887.
- Ugalde-Lezama, S., Valdez-Hernández, J.I., Ramírez-Valverde, G., Alcántara-Carbajal, J.L. y Velázquez-Mendoza, J. (2009). Distribución vertical de aves en un bosque templado con diferentes niveles de perturbación. *Madera y Bosques*. 15(1):5-26.
- Ugalde-Lezama, S., Alcántara-Carbajal, J.L., Valdez-Hernández, J.I., Ramírez-Valverde, G., Velázquez-Mendoza, J. y Tarángo-Arámbula, L.A. (2010). Riqueza, abundancia y diversidad de aves en un bosque templado con diferentes condiciones de perturbación. *Agrociencia*. 44:159-169.
- USGS (United States Geological Survey). (2019). EarthExplorer. Disponible en <https://earthexplorer.usgs.gov/>



- Valdés, A. (2011). Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo. *Ecosistemas*. España. 20(2):11-20.
- Vidal, R.M., Berlanga, H. y Del Coro Arizmendi, M. (2009). México. 269–280. *En* Devenish, C., D.F. Díaz-Fernández, R.P. Clay, I. Davidson y I. Yépez-Zabala. Eds. *Important Bird Areas Americas - Priority sites for biodiversity conservation*. BirdLife International. BirdLife Conservation. Ecuador. 16:269-280.
- Whelan, C.J., Şekercioğlu, C.H. y Wenny, D.G. (2015). Why birds matter: from economic ornithology to ecosystem Services. *Journal of Ornithology*. 156:227-238.
- Xeno-canto Foundation. (2005). Xeno-canto: Compartiendo cantos de aves de todo el mundo. Disponible en: <http://www.xeno-canto.org/>
- Yahner, R.H. (1997). Long-Term Dynamics of Bird Communities in a Managed Forested Landscape. *The Wilson Bulletin*. 109(4):595-613.
- Zacarías-Eslava, Y. y Del Castillo, R.F. (2010). Comunidades Vegetales Templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: Pisos Altitudinales y sus Posibles Implicaciones ante el Cambio Climático. *Bol.Soc.Bot.Méx.* 87:13-28.

## X. ANEXOS

Anexo 1. Información de la avifauna registrada en la Sierra Norte de Oaxaca. Estacionalidad, **(R)** residente; **(M)** migratorio. Endemismo, **(E)** endémico; **(SE)** semiendémico; **(CE)** cuasiendémico. Grado de amenaza, <sup>(Pr)</sup> sujeta a protección especial; <sup>(A)</sup> Amenazada. Gremios, omnívoro **(O)**; granívoro-frugívoro **(G-F)**; nectarívoro-insectívoro **(N-I)**; insectívoro-frugívoro **(I-F)**; insectívoro **(I)**; granívoro-insectívoro **(G-I)**. Ventana, intacta **(I)**; variegada **(V)**; fragmentada **(F)**.

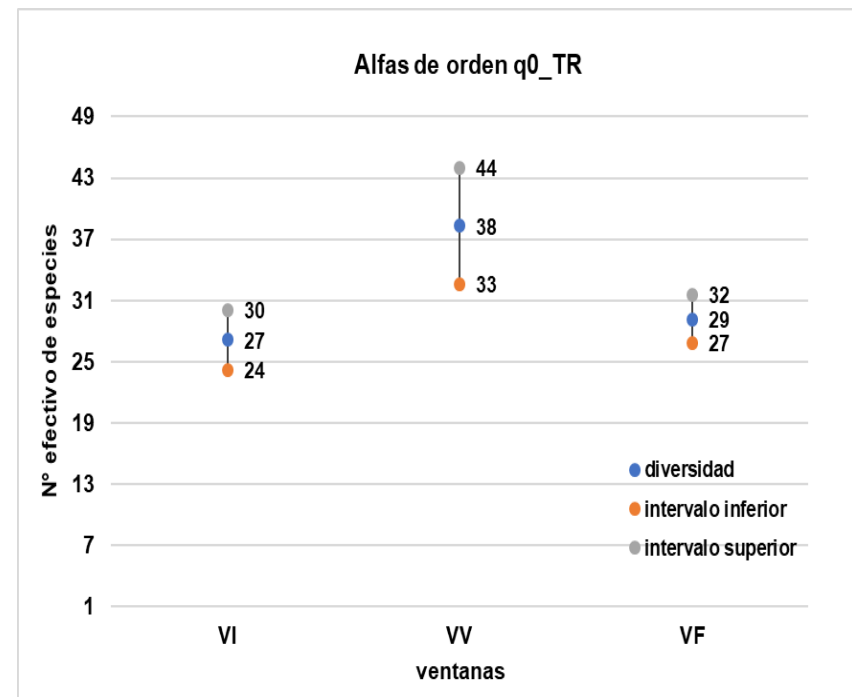
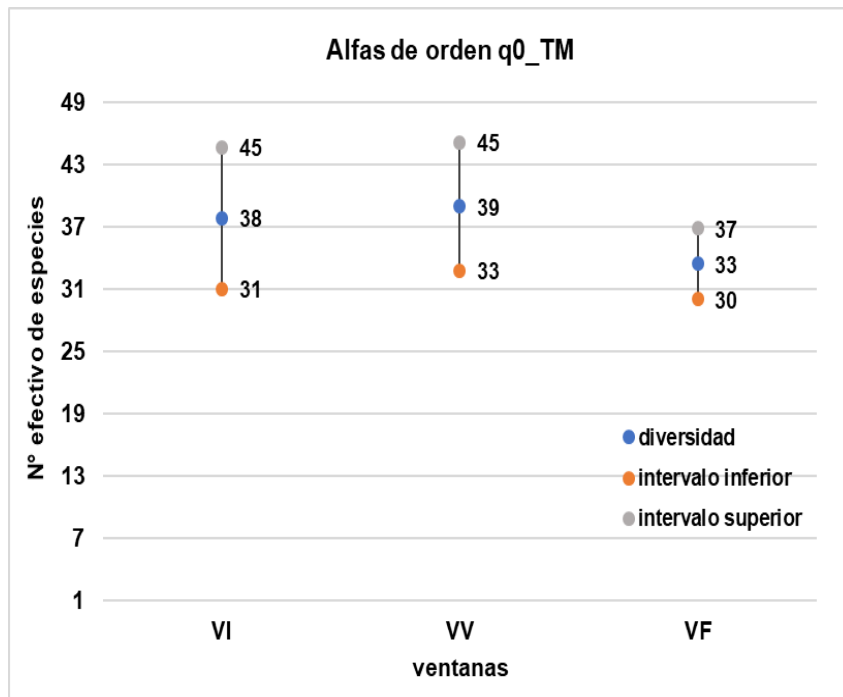
Orden	Familia	Especie	Estacionalidad	Gremio	Estrato	Endemismo	Ventana
Galliformes	Odontophoridae	<i>Dendrotyx macroura</i> <sup>(A)</sup>	R	O	herbáceo-arbustivo	E	V
Columbiformes	Columbidae	<i>Patagioenas fasciata</i>	R	G-F	arbustivo-arbóreo		F, V, I
Apodiformes	Trochilidae	<i>Colibri thalassinus</i>	R	N-I	herbáceo-arbustivo		V, I
		<i>Lampornis clemenciae</i>	R	N-I	herbáceo-arbustivo	SE	F, V
		<i>Hylocharis leucotis</i>	R	N-I	herbáceo-arbustivo		F, V, I
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Trogon mexicanus</i>	R	I-F	arbustivo-arbóreo		F, V, I
Piciformes	Picidae	<i>Dryobates villosus</i>	R	I	arbustivo-arbóreo		I
		<i>Colaptes auratus</i>	R	I	herbáceo-arbóreo		F, V, I
Passeriformes	Furnaridae	<i>Lepidocolaptes affinis</i>	R	I	arbustivo-arbóreo		I
	Tyrannidae	<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	R	I	arbustivo-arbóreo		F, V, I
		<i>Contopus pertinax</i>	R	I	arbustivo-arbóreo		F, V
		<i>Empidonax occidentalis</i>	R	I	arbustivo-arbóreo	SE	F, V, I
	Vireonidae	<i>Vireolanius melitophrys</i>	R	I-F	arbustivo-arbóreo	CE	V, I

	<i>Vireo huttoni</i>	R	I-F	arbustivo- arbóreo		F, V, I
Corvidae	<i>Cyanocitta stelleri</i>	R	O	arbustivo- arbóreo		F, V, I
	<i>Aphelocoma woodhouseii</i>	R	O	herbáceo- arbustivo		F, V
Paridae	<i>Poecilie sclaterii</i>	R	O	arbustivo- arbóreo	CE	V, I
Aegithalidae	<i>Psaltriparus minimus</i>	R	I	herbáceo- arbustivo		V, I
Certhiidae	<i>Certhia americana</i>	R	I	arbustivo- arbóreo		F, V, I
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>	R	I	herbáceo- arbustivo		F, V, I
	<i>Campylorhynchus megalopterus</i>	R	I	arbustivo- arbóreo	E	F, V, I
	<i>Henicorhina leucophrys</i>	R	I	herbáceo		F, V, I
Regulidae	<i>Regulus calendula</i>	M	I	arbustivo- arbóreo		F, V
Turtidae	<i>Myadestes occidentalis</i> (Pr)	R	I-F	arbustivo- arbóreo		F, V, I
	<i>Catharus occidentalis</i>	R	I-F	herbáceo- arbustivo	E	F, V, I
	<i>Turdus infuscatus</i> (A)	R	I-F	arbustivo- arbóreo		F, V, I
	<i>Turdus migratorius</i>	R	I-F	herbáceo- arbóreo		F, V
	<i>Ridwaiya pinicola</i> (Pr)	R	I-F	arbustivo- arbóreo	E	V
Mimidae	<i>Melanotis caerulescens</i>	R	I-F	herbáceo- arbustivo	E	F, V, I
Ptiliogonatidae	<i>Ptiliogonys cinereus</i>	R	I-F	arbustivo- arbóreo	CE	F, V, I
Peucedramidae	<i>Peucedramus taeniatus</i>	R	I	arbustivo- arbóreo		F, V, I
Passerellidae	<i>Arremon brunneinucha</i>	R	G-I	herbáceo		V, I

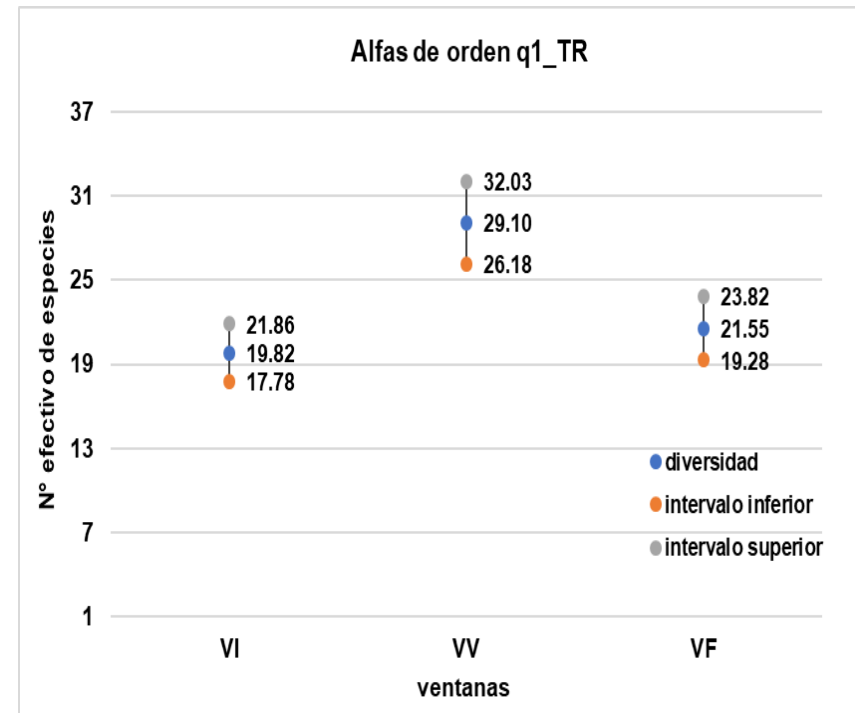
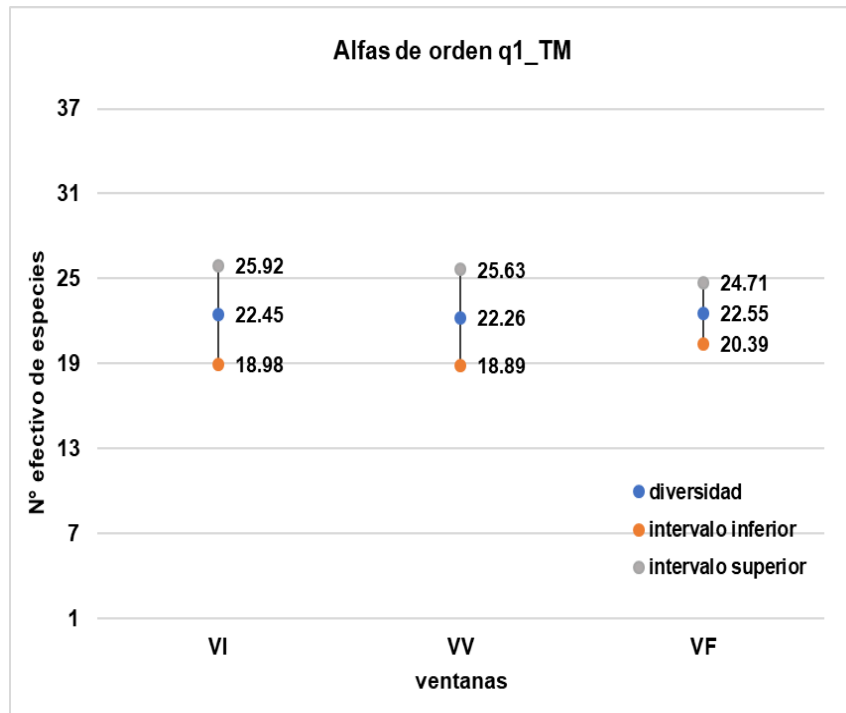
	<i>Junco phaeotus</i>	R	G-I	herbáceo- arbustivo	CE	F, V
	<i>Melospiza lincolnii</i>	M	G-I	herbáceo- arbustivo		F
	<i>Pipilo maculatus</i>	R	G-I	herbáceo- arbustivo		F, V
	<i>Pipilo ocai</i>	R	G-I	herbáceo- arbustivo	E	F, V, I
	<i>Atlapetes pileatus</i>	R	G-I	herbáceo- arbustivo	E	F, V
Parulidae	<i>Oreothlypis supercilliosa</i>	R	I	arbustivo- arbóreo		F, V, I
	<i>Leiothlypis celata</i>	M	I	arbustivo- arbóreo		I
	<i>Setophaga coronata</i>	M	I	arbustivo- arbóreo		F, I
	<i>Setophaga townsendi</i>	M	I	arbustivo- arbóreo		F, I
	<i>Setophaga occidentalis</i>	M	I	arbustivo- arbóreo		F, V, I
	<i>Basileuterus belli</i>	R	I	herbáceo- arbustivo		F, V, I
	<i>Cardellina pusilla</i>	M	I	arbustivo- arbóreo		F, V, I
	<i>Cardellina rubra</i>	R	I	arbustivo- arbóreo	E	F, V, I
	<i>Myioborus miniatus</i>	R	I	arbustivo- arbóreo		F, V, I
Cardinalidae	<i>Piranga ludoviciana</i>	M	I-F	arbustivo- arbóreo		V, I
	<i>Pheucticus melanocephalus</i>	R	O	arbustivo- arbóreo	SE	F, V
Thraupidae	<i>Diglossa baritula</i>	R	O	herbáceo- arbustivo		V

Anexo 2. Estimación de la diversidad alfa en los órdenes  $q_0$ ,  $q_1$  y  $q_2$  dada una cobertura de muestra estandarizada. Órdenes de diversidad ( $q_0$ ,  $q_1$ ,  $q_2$ ). Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Temporada migratoria (TM); temporada reproductiva (TR). Existen diferencias significativas cuando los intervalos de confianza no muestran cruzamiento entre sí.

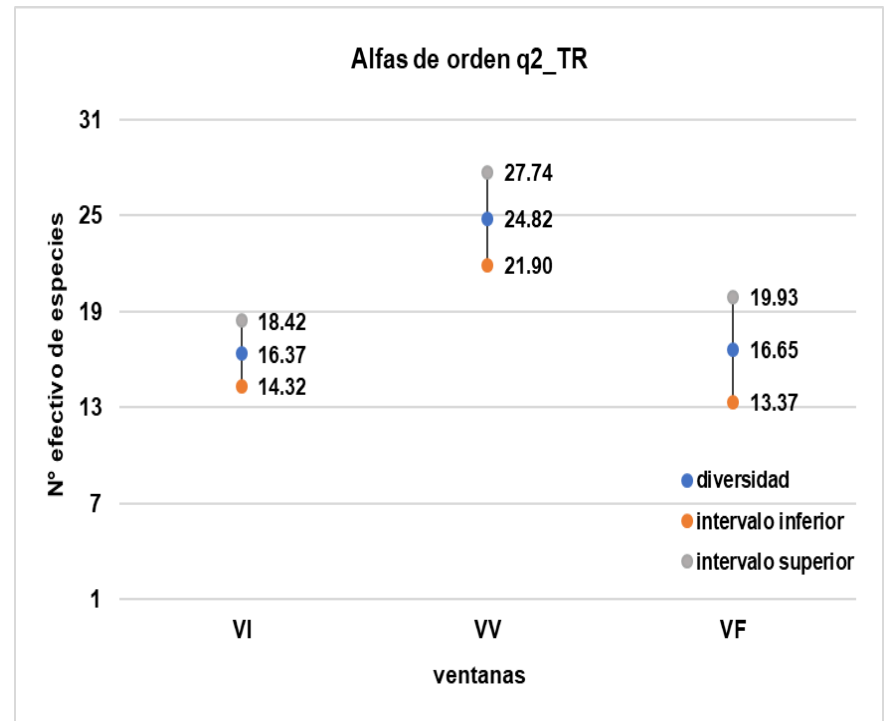
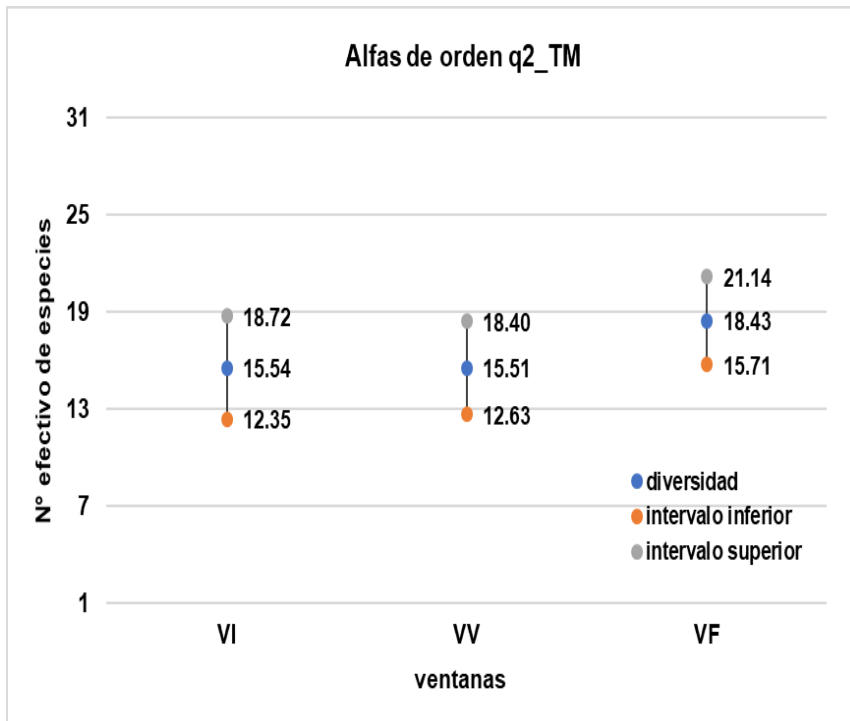
\*Comparación temporal de la diversidad alfa de orden  $q_0$ . Cobertura de muestra = 0.99.



\*Comparación temporal de la diversidad alfa de orden q1. Cobertura de muestra = 0.99.



\*Comparación temporal de la diversidad alfa de orden q2. Cobertura de muestra = 0.99.



Anexo 3. Gremios tróficos presentes en cada ventana y dentro de cada temporada. Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Los números son la cantidad de especies correspondientes a cada gremio.

\*Temporada migratoria

<b>Gremio</b>	<b>VI</b>	<b>VV</b>	<b>VF</b>
granívoro-frugívoro	1	1	1
granívoro-insectívoro	2	4	5
insectívoro	18	17	16
insectívoro- frugívoro	9	7	5
nectarívoro-insectívoro	2	2	2
omnívoro	2	3	3

\*Temporada reproductiva

<b>Gremio</b>	<b>VI</b>	<b>VV</b>	<b>VF</b>
granívoro-frugívoro	1	1	1
granívoro-insectívoro	1	5	4
insectívoro	15	13	11
insectívoro- frugívoro	7	9	8
nectarívoro-insectívoro	1	2	2
omnívoro	1	5	3



Anexo 4. Estratos de forrajeo presentes en cada ventana y dentro de cada temporada. Ventana intacta (VI); ventana variegada (VV); ventana fragmentada (VF). Los números son la cantidad de especies pertenecientes a cada estrato.

\*Temporada migratoria

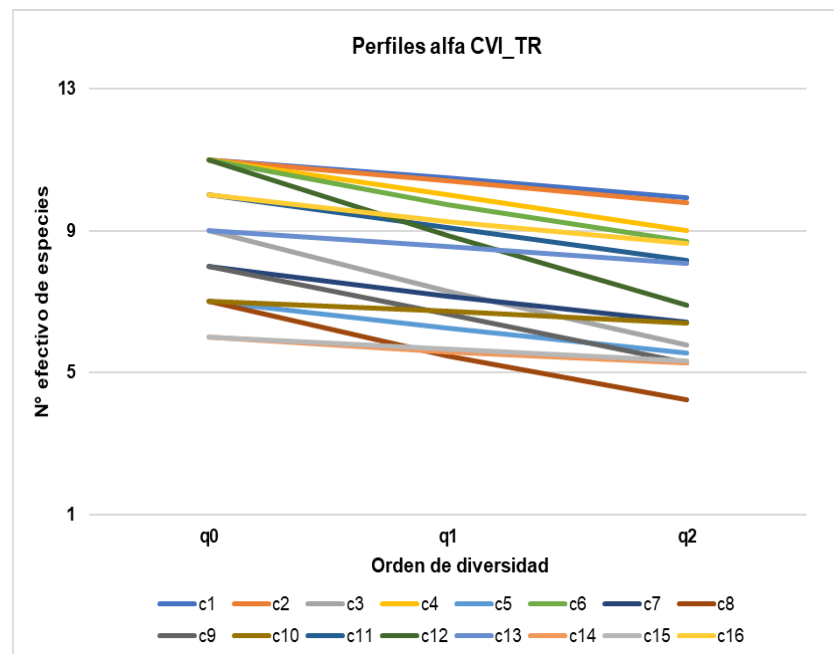
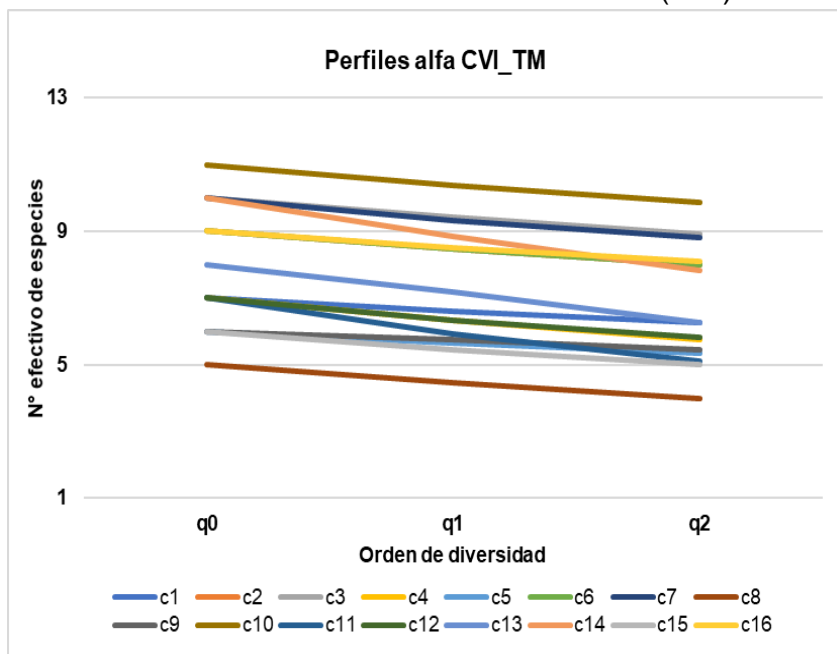
<b>Estrato de forrajeo</b>	<b>VI</b>	<b>VV</b>	<b>VF</b>
arbustivo-arbóreo	24	21	19
herbáceo	2	2	0
herbáceo-arbóreo	1	2	2
herbáceo-arbustivo	7	9	11

\*Temporada reproductiva

<b>Estrato de forrajeo</b>	<b>VI</b>	<b>VV</b>	<b>VF</b>
arbustivo-arbóreo	18	18	16
herbáceo	1	2	1
herbáceo-arbóreo	1	1	2
herbáceo-arbustivo	6	14	10

Anexo 5. Perfiles de diversidad alfa en la escala de celdas para las temporadas migratoria (TM) y reproductiva (TR). Las celdas de cada ventana siguen una misma numeración del 1 al 16. Junto con los perfiles se indican los valores máximos y mínimos de diversidad que se encontraron.

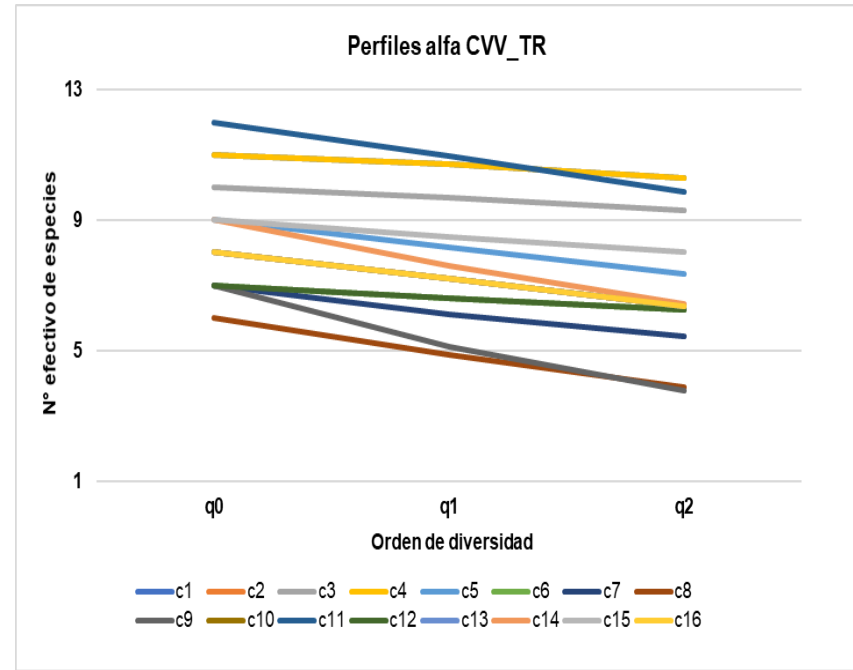
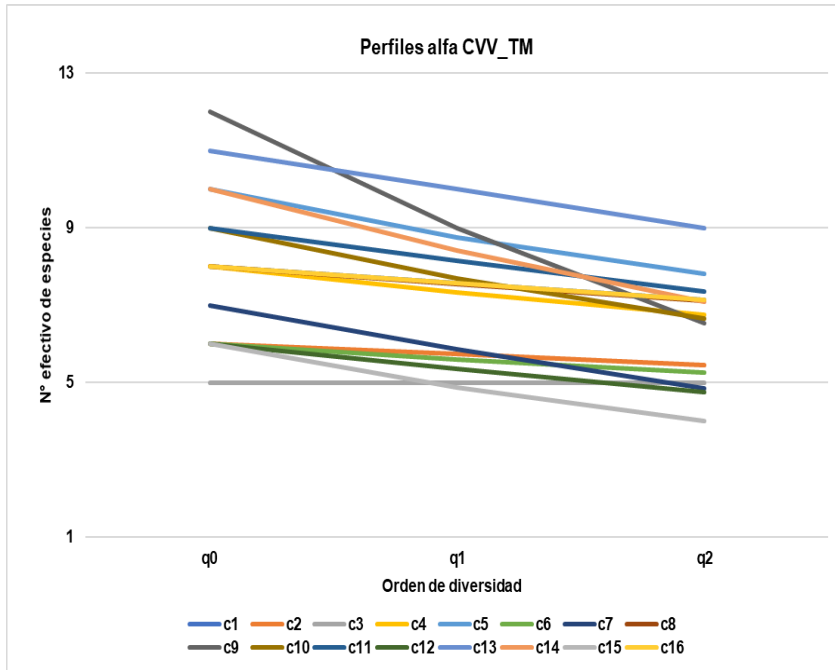
\*Perfiles alfa de las celdas de ventana intacta (CVI).



orden	Máximo	celda	Mínimo	celda
q0	11	10	5	8
q1	10.38	10	4.46	8
q2	9.85	10	4	8

orden	Máximo	celda	Mínimo	celda
q0	11	1, 2, 6, 4, 12	6	14 y 15
q1	10.50	1	5.47	8
q2	9.94	1	4.24	8

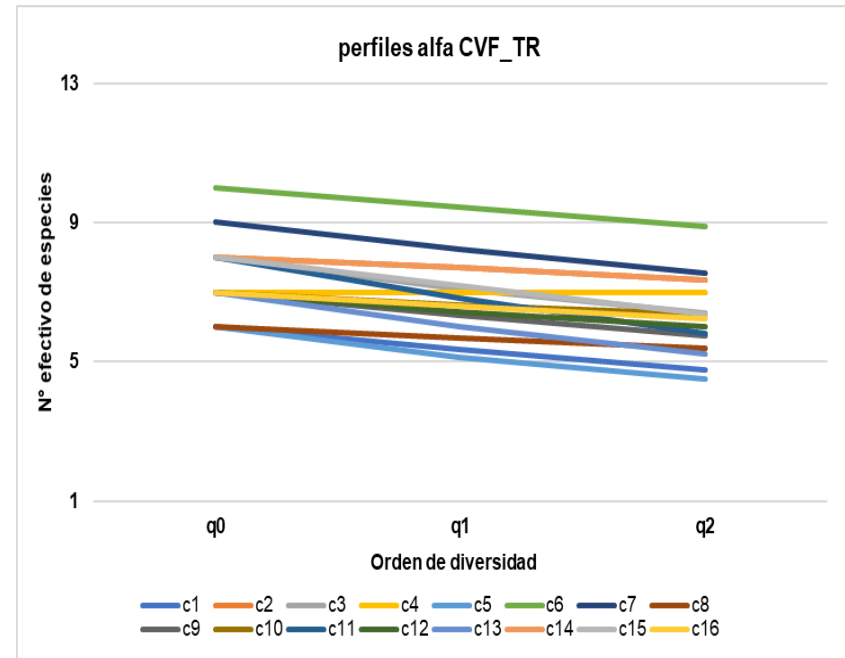
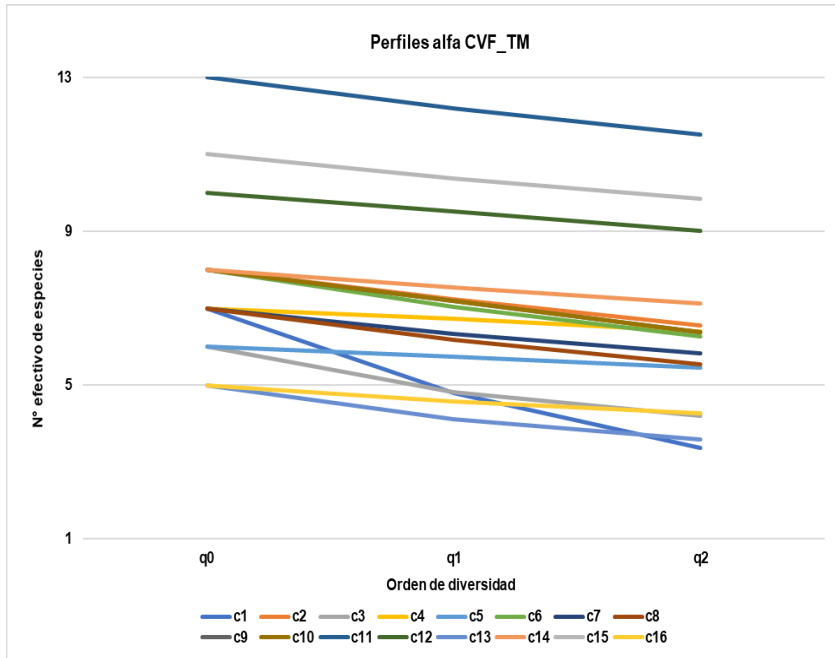
\*Perfiles alfa de las celdas de ventana variegada (CVV).



orden	Máximo	celda	Mínimo	celda
q0	12	9	5	3
q1	10.01	13	4.87	15
q2	9	13	4	15

orden	Máximo	celda	Mínimo	celda
q0	12	11	6	8
q1	10.95	11	4.86	8
q2	10.29	1 y 4	3.76	9

\*Perfiles alfa de las celdas de ventana fragmentada (CVF).



orden	Máximo	celda	Mínimo	celda
q0	13	11	5	13 y 16
q1	12.18	11	4.11	13
q2	11.52	11	3.38	1

orden	Máximo	celda	Mínimo	celda
q0	10	6	6	1, 5, 8
q1	9.44	6	5.12	5
q2	8.89	6	4.5	5

