



UADY

POSGRADO
INSTITUCIONAL
EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y
MANEJO DE RECURSOS
NATURALES TROPICALES

**EFFECTO DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES
ARBÓREAS SOBRE LA COMUNIDAD DE AVES Y
LA VARIACIÓN TEMPORAL EN DICHO EFECTO EN
UNA PLANTACIÓN FORESTAL TROPICAL
EXPERIMENTAL**

TESIS

**PRESENTADA COMO REQUISITO
PARA OBTENER EL GRADO DE**

**MAESTRA EN CIENCIAS EN MANEJO DE
RECURSOS NATURALES TROPICALES**

POR:

**Licenciada en Biología
Yanely Jaasai May Uc**



Directores:

Dr. Luis Abdala-Roberts

Dr. Víctor Parra-Tabla

POSGRADO INSTITUCIONAL
CIENCIAS AGROPECUARIAS Y MANEJO
DE RECURSOS NATURALES TROPICALES

Mérida, Yucatán, México, Octubre de 2018



UADY
UNIVERSIDAD
AUTÓNOMA
DE YUCATÁN

**COORDINACIÓN GENERAL
DEL SISTEMA DE POSGRADO,
INVESTIGACIÓN Y VINCULACIÓN**
POSGRADO INSTITUCIONAL EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y MANEJO DE RECURSOS
NATURALES TROPICALES

**ALUMNA: LICENCIADO EN BIOLOGÍA
YANELY JAASAI MAY UC**

SÍNODO DEL EXAMEN DE TESIS DE GRADO

**DRA. CELIA SÉLEM SALAS
CCBA-UADY**

**DR. JUAN CHABLÉ SANTOS
CCBA-UADY**

**DR. JORGE NAVARRO ALBERTO
CCBA-UADY**

**DRA. PATRICIA MONTAÑEZ ESCALANTE
CCBA-UADY**

**DR. JORGE LEIRANA ALCOCER
CCBA-UADY**

MÉRIDA, YUCATÁN, OCTUBRE DEL 2018

El presente trabajo no ha sido aceptado para el otorgamiento de un título. La tesis es resultado de las investigaciones del autor excepto donde se indican las fuentes de información consultadas. El autor otorga su consentimiento a la UADY para la reproducción del documento con fines de intercambio bibliotecario siempre y cuando se indique la fuente.

DEDICATORIA

A Dios, quien me alienta en cada momento. Nada hubiera sido posible sin El, por todo y por siempre mi fortaleza.

A mi mamá, una mujer excepcional, que ha sido y será mi motor, por todo sus consejos, amor y ejemplo que me han permitido alcanzar mis sueños.

A mi papá, que ha dado sus mejores años para nuestra formación, tu cariño hacia mí y mis hermanos, y sobre todo tu apoyo para alcanzar nuestras metas te hacen un héroe.

A mis hermanos por el apoyo y amor que me han brindado siempre.

A mis sobrinos Mateo, Eleazar y Eunice. Sus sonrisas e inocencia me enseñan a ser mejor cada día, y me dan la fortaleza para continuar en este camino y poder dejar huella en sus corazones.

¡Los amo, gracias!

“porque nada hay imposible para Dios”

Lucas 1:37

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Luis Abdala-Roberts, por toda la ayuda y conocimiento proporcionados a lo largo de este trabajo; por haber aceptado ser mi asesor. Agradezco los múltiples consejos y crítica que han enriquecido este trabajo, y sobre todo el tiempo y la paciencia dedicada hacia mi persona. Mil gracias.

Al Dr. Víctor Parra-Tabla, por su gran labor como asesor de tesis, por todas las enseñanzas y atención brindada en la elaboración de este trabajo. Por sus consejos y el apoyo que siempre me proporcionó a lo largo de este camino. Mil gracias.

A la Dra. Colleen Nell, por su asesoramiento tanto en la metodología del estudio como en su orientación para realizar los análisis de diversidad.

A mi comité tutorial integrado por la Dra. Celia Sélem Salas y el Dr. Jorge Navarro Alberto, por todas las sugerencias que hicieron mejorar este trabajo. Por la confianza y consejos que depositaron en mí desde el principio, muchas gracias.

A los miembros del sínodo integrado por la Dra. Celia Sélem Salas, Dr. Juan Chablé-Santos, Dr. Jorge Navarro Alberto, Dra. Patricia Montañez y al Dr. Jorge Leirana Alcocer, por sus valiosos comentarios y crítica que ayudaron a enriquecer y mejorar este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyt) por el apoyo económico brindado a través de la beca de posgrado.

Al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) del estado de Yucatán, al proporcionar alojamiento logístico durante la realización de este proyecto.

A todos los que me apoyaron en el trabajo de campo, particularmente a Edwin Enrique Alcocer, tu conocimiento, amistad y apoyo estarán siempre presente. Así como también a mis colegas y amigos Carlos Padilla, Rizieri Avilés, Walmer Adrián Vidal y Yeni Chontal, por su disposición y apoyo, y por todos los momentos compartidos en campo que hicieron aún más agradables esas mañanas de muestreos. Mi entero agradecimiento para ustedes.

Al M. en C. Roberto Barrientos, por estar siempre al pendiente de mi formación, por aclarar las dudas estadísticas y por todo su apoyo antes y durante esta etapa. Gracias sinceras.

A mis compañeros de posgrado que hicieron de este viaje académico uno de los mejores, a Edgar Balam, Hilda Pérez, Adriana Morales, Camila Hurtado, Alexander Suarez, Wendy Sánchez, Carlos Cen, Juan Escobedo y Jesús Hinojosa. Todos los momentos compartidos fueron indispensables para cargar fuerza y llegar a este momento. Gracias amigos.

A mis entrañables amigos biólogos que me han acompañado a lo lejos y de cerca para poder llegar a esta meta. A Diana Conrado y Celina Krings, mis eternas amigas, gracias por compartir muchos sueños y sobre toda la ayuda que me brindaron para hacer mejor el camino. A mis grandes amigos, Iliana, Minelia, Alexis, Mónica, Edgar, Paulina, Ana, y Cinthia, por su apoyo y amistad, siempre los llevo presentes.

RESUMEN

La diversidad vegetal tiene efectos importantes sobre el funcionamiento de los ecosistemas, pero existe poca evidencia sobre los efectos en la estructura de las comunidades de vertebrados, como las aves, uno de los grupos de consumidores más diversos y ecológicamente importante. Se evaluó el efecto de diversidad de especies arbóreas y su variación temporal sobre la estructura de una comunidad de aves asociadas en una plantación forestal experimental durante un período anual. Se realizaron ocho muestreos en 32 parcelas clasificadas como monocultivo (una especie arbórea, N= 12) y policultivos (cuatro especies arbóreas, N=20). Estos datos fueron usados para calcular a nivel de parcela la abundancia, riqueza de especies, composición, diversidad funcional y filogenética de aves. Nuestros resultados mostraron que la diversidad arbórea influyó positivamente sobre la comunidad de aves asociadas, con incrementos significativos sobre la abundancia (43%), riqueza (32%), diversidad funcional (27%) y diversidad filogenética (25%) en parcelas de policultivo respecto a los valores esperados de monocultivos; además de encontrarse diferencias significativas en la composición de especies de aves entre tratamiento. Adicionalmente, se encontró variación intra-anual en la abundancia y diversidad de aves, así como en la magnitud del efecto de la diversidad arbórea. Los efectos de diversidad arbórea fueron consistentemente más débiles durante mayo, diciembre y enero, mientras que los efectos más fuertes se observaron en noviembre. Es importante destacar que los policultivos exhibieron una estabilidad temporal significativamente mayor en abundancia y diversidad de aves. Estos resultados demuestran la importancia de la diversidad arbórea en la estructuración y estabilización de las comunidades de aves y, por lo tanto, destacan el valor de conservación del establecimiento de plantaciones forestales mixtas y el aumento de la diversidad arbórea en los programas de reforestación.

Palabras clave: Diversidad arbórea, tropical, monocultivos, policultivos, aves.

SUMMARY

Plant diversity has important effects on the functioning of ecosystems, but little is known about the effects on the structure of vertebrate communities, such as birds, one of the most diverse and ecologically important groups of consumers. We evaluate the effect of tree species diversity and its temporal variation on the structure of a bird community associated with an experimental forest plantation during a one-year period. Eight bird surveys were performed throughout the year for 32 plots classified as monocultures (one tree species, N = 12) and polycultures (four tree species, N = 20). These data were used to calculate plot-level bird abundance, species richness, composition, phylogenetic and functional diversity. Our results showed that tree diversity positively influenced the associated bird community, with significant increases in bird abundance (43%), richness (32%), functional diversity (27%), and phylogenetic diversity (25%) in polyculture plots with respect to expected values in monoculture. Also, we observed significant differences in the bird species composition between the two types of treatment. Additionally, it was found that bird abundance and diversity varied over the course of the year, and that the magnitude of the effect of tree diversity varied across surveys throughout the year. Tree diversity effects were consistently weaker during May, December and January, whereas the strongest effects were observed in November. Importantly, polycultures exhibited a significantly greater temporary stability in bird abundance and diversity. These results demonstrate the importance of tree diversity in structuring and stabilizing bird communities, and thus highlight the conservation value of establishing mixed forest plantation as well as increasing tree diversity in reforestation programs.

Key words: Tree diversity, tropical, monocultures, polyculture, birds.

INDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 La biodiversidad vegetal y su efecto en el ecosistema	4
2.2 Efecto de la diversidad vegetal sobre la fauna asociada	5
2.3 Importancia y características ecológicas de las aves.....	6
2.4 Variación temporal en el efecto de diversidad	7
3. OBJETIVOS	10
3.1 General.....	10
3.2 Específicos	10
4. HIPÓTESIS	10
5. REFERENCIAS	12
6. ARTÍCULO: EFECTO DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES ARBÓREAS SOBRE LA COMUNIDAD DE AVES Y LA VARIACIÓN TEMPORAL EN DICHO EFECTO EN UNA PLANTACIÓN FORESTAL TROPICAL EXPERIMENTAL.	17
INTRODUCCIÓN	19
MATERIALES Y MÉTODOS	21
Área de estudio.....	21
Diseño experimental	21
Diseño de muestreo	23
Análisis estadístico.....	24
Estimación y comparación de la riqueza de aves entre monocultivos y policultivos	24
Efecto de la diversidad de especies arbóreas sobre la comunidad de aves...	24
Efecto de la diversidad de especies arbóreas sobre la estabilidad temporal de la comunidad de aves	27
RESULTADOS	28
Esfuerzo de muestreo y comparación de la riqueza de aves entre monocultivos y policultivos	28
Efecto de la diversidad arbórea sobre la comunidad de aves.....	29

Abundancia, riqueza, diversidad y composición de especies	29
Variación intra-anual de la abundancia, riqueza y diversidad de aves.....	32
Efecto de la diversidad arbórea sobre la estabilidad temporal de la comunidad de aves	33
Variación intra-anual en el efecto de diversidad arbórea	35
DISCUSIÓN	37
Efecto de la diversidad arbórea sobre la comunidad de aves.....	37
Variación intra-anual de la abundancia, riqueza y diversidad de aves.....	40
Efecto de la diversidad arbórea sobre la estabilidad temporal de la comunidad de aves	42
Variación intra-anual en el efecto de diversidad arbórea	43
CONCLUSIONES	45
AGRADECIMIENTOS	45
REFERENCIAS	46
ANEXOS	53

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Curvas de rarefacción basada en muestras para la riqueza promedio de especies de aves (\pm desviación estándar) presentes en dos tipos de parcelas (monocultivos y policultivos) en una plantación forestal.29
- Figura 2. Efecto de la diversidad arbórea ($LRR = \log(\text{media policultivo} / \text{media monocultivo})$) sobre la abundancia, riqueza, diversidad funcional (FD) y filogenética (PD) de aves. Las barras de error son intervalos de confianza (95%).30
- Figura 3. Promedio global (\pm error estándar, $n=2$) de abundancia (a), riqueza (b), diversidad funcional (c) y filogenética (d) de aves para cada monocultivo, respectivamente. La línea discontinua indica el valor promedio en policultivo (línea sombreada indica \pm error estándar, $n = 20$).....31
- Figura 4. Análisis de escalamiento multidimensional de la composición de especies de aves por parcela entre tratamiento.....32
- Figura 5. Variación intra-anual de la abundancia (a) y riqueza (b) de aves (media \pm error estándar) observadas en una plantación forestal experimental durante un periodo anual.....33
- Figura 6. Efecto de la diversidad arbórea ($LRR = \log(\text{media policultivo} / \text{media monocultivo})$) sobre la estabilidad temporal (media / desviación estándar entre muestreos) en abundancia, riqueza, diversidad funcional (FD) y filogenética (PD) de aves. Las barras de error son intervalos de confianza de 95%.....34
- Figura 7. Variación intra-anual en el efecto de diversidad arbórea ($LRR = \log(\text{media policultivo}/\text{media monocultivo})$) sobre la abundancia (a), riqueza (b), diversidad funcional (c) y filogenética (d) de aves ($LRR \pm IC 95\%$).36

1. INTRODUCCIÓN

La diversidad vegetal, medida comúnmente como la riqueza o número de especies de plantas, tiene efectos importantes sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Cardinale et al. 2007). Estudios llevados a cabo durante las últimas dos décadas han mostrado que un aumento en la riqueza de especies de plantas suele estar asociado a incrementos en la productividad primaria, mayores tasas de reciclaje de nutrientes, mayor resistencia a perturbaciones, y a una mayor biodiversidad de fauna asociada (Cardinale et al. 2007, Scherber et al. 2010).

Para evaluar las consecuencias ecológicas de la biodiversidad vegetal y sus mecanismos subyacentes, se han realizado estudios experimentales manipulando la riqueza de especies de plantas y evaluando los efectos de dicha manipulación sobre procesos ecológicos clave para el funcionamiento de los ecosistemas (Cardinale et al. 2007). La mayoría de estos estudios se han centrado en la evaluación de los efectos de la diversidad vegetal sobre la productividad primaria o variables asociadas al crecimiento vegetal, así como a la estabilidad y la resiliencia de funciones ecosistémicas (Tilman et al. 2001, Cardinale et al. 2011). Asimismo, en la última década ha incrementado el énfasis en evaluar los efectos de diversidad vegetal sobre niveles de faunas asociadas, principalmente invertebrados (e.g. artrópodos herbívoros y depredadores; Haddad et al. 2009, Scherber et al. 2010), pero son aún muy pocos los estudios que han evaluado dichos efectos sobre comunidades de vertebrados (Giffard et al. 2013, Muiruri et al. 2016).

Las aves representan un grupo taxonómica y funcionalmente diverso que domina casi todos los ecosistemas, proporcionando importantes servicios ecosistémicos que incluye la polinización, la dispersión de semillas y el control de plagas (Sekercioglu 2006, Van Bael et al. 2008, Whelan et al. 2008). Las aves han sido objeto de diversos estudios correlacionales que han evaluado las asociaciones entre la riqueza y diversidad con características de las comunidades vegetales tales

como estructura (fisionomía), composición y diversidad de plantas (e.g. Laiolo 2002, Almazán-Núñez et al. 2015). Sin embargo, son escasos los estudios que han examinado de manera experimental (manipulativa) los efectos de la diversidad vegetal en las comunidades de aves, particularmente en el caso de bosques tropicales, para demostrar una relación causal entre la diversidad vegetal *per se* y cambios en las comunidades de aves. De igual manera, la caracterización de la variación temporal en los efectos de diversidad arbórea es poco abordado a pesar de ser de vital importancia (Cardinale et al. 2011), ya que permite entender como la diversidad vegetal influye en la estabilidad y las fluctuaciones temporales en las comunidades de aves, así como entender las dinámicas ecológicas a mediano y largo plazo asociadas a dichos efectos.

El presente estudio tuvo como objetivo examinar el efecto de la diversidad arbórea sobre la comunidad de aves asociadas en una plantación forestal, así como determinar si existe variación temporal (intra-anual) en dicho efecto. Este trabajo es de particular relevancia dado que la mayoría de los estudios experimentales de diversidad vegetal realizados a la fecha se han limitado a la manipulación de la diversidad de comunidades herbáceas y sus efectos sobre artrópodos, y los estudios con aves son correlacionales en su mayor parte. En contraste, pocos estudios han evaluado los efectos de la manipulación de diversidad arbóreas y sus efectos sobre vertebrados, particularmente en aves (Muiruri et al. 2016). La presencia de efectos positivos de diversidad arbórea sobre la abundancia y diversidad de aves significaría un importante valor agregado en el establecimiento de plantaciones forestales mixtas, los cuales al promover la conservación de la diversidad vegetal estarían de igual manera conservando la avifauna asociada a estos sistemas. Adicionalmente, resulta de especial relevancia evaluar la dinámica temporal de los efectos de la diversidad sobre aves en comunidades arbóreas, ya que éstas son de lento desarrollo. Un mejor entendimiento de dichas dinámicas temporales permite caracterizar los efectos de la diversidad vegetal sobre la estabilidad temporal de las características comunitarias de la avifauna, así como de

los servicios ecológicos proporcionados por las aves en sistemas naturales y manejados.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 La biodiversidad vegetal y su efecto en el ecosistema

Las plantas representan el nivel trófico más bajo en los ecosistemas terrestres (Staab et al. 2015) y tienen un papel clave en el equilibrio de este (Martins-Loução y Gaio-Oliveira 2017). Estudios experimentales llevados a cabo durante las dos últimas décadas, evidencian que la diversidad de plantas, medida como el número de especies, contribuye en la dinámica de las comunidades de plantas y puede influir en la función del ecosistema, así como en otros niveles tróficos más altos (Moreira et al. 2014, Barton et al. 2014).

Entre los efectos sobre el funcionamiento del ecosistema se encuentra la productividad primaria, en el cual numerosos estudios experimentales han mostrado que al aumentar la diversidad vegetal se incrementa la biomasa vegetal como producto de la división de nichos y el uso más eficiente de recursos entre especies o genotipos dentro de una especie dada (Tilman et al. 2001, Bessler et al. 2009, Cardinale et al. 2011, Moreira et al. 2014). También, la diversidad vegetal proporciona resistencia a las invasiones biológicas (Hector et al. 2001) así como una mayor tasa de reciclaje de nutrientes y mayor resistencia a perturbaciones (Hughes y Stachowicz 2004, Cardinale et al. 2007).

Respecto a niveles tróficos superiores, se ha demostrado un efecto de la diversidad sobre la estructura de las comunidades de consumidores asociados (Haddad et al. 2009, Scherber et al. 2010), en donde existe un incremento de la diversidad de fauna a medida que se aumenta la diversidad vegetal. Una de las hipótesis más citadas para explicar los efectos de diversidad sobre niveles tróficos superiores es la “Hipótesis de los Enemigos Naturales” (Root 1973). Esta hipótesis predice que un aumento en la diversidad vegetal resulta en un incremento en la abundancia y riqueza de especies de depredadores, y por ende un mejor control y

regulación de poblaciones de herbívoros (Russell 1989). Las causas subyacentes a este patrón se han atribuido a que hábitats con mayor diversidad vegetal proporcionan una mayor abundancia y diversidad de presas, y también son físicamente más complejos y heterogéneos, lo cual resulta en una mayor disponibilidad de refugios contra enemigos de esos mismos depredadores (Root 1973, Russell 1989).

2.2 Efecto de la diversidad vegetal sobre la fauna asociada

Gran parte de los estudios que han manipulado experimentalmente la diversidad vegetal y medido sus efectos sobre faunas asociadas se ha enfocado en respuestas de comunidades de invertebrados, particularmente artrópodos (e.g. Koricheva et al. 2000, Haddad et al. 2009, Scherber et al. 2010, Campos-Navarrete et al. 2015b, Esquivel-Gómez et al. 2016). En términos generales, se ha reportado que un incremento en la diversidad vegetal favorece a una mayor abundancia y riqueza de especies de artrópodos (Haddad et al. 2009, Campos-Navarrete et al. 2015a), producto de incrementos tanto en la biomasa vegetal como en la heterogeneidad de hábitat y el número de nichos (Agrawal et al. 2006, Moreira et al. 2016).

En comparación, son menos los estudios que han evaluado los efectos de diversidad vegetal sobre comunidades de vertebrados, en particular vertebrados depredadores (pero ver: Hughes y Stachowicz 2004, Cook-Patton et al. 2014, Muiruri et al. 2015, Muiruri et al. 2016), así como otros grupos funcionales de vertebrados (e.g. frugívoros, dispersores de semillas).

2.3 Importancia y características ecológicas de las aves

Las aves son uno de los grupos de vertebrados más diversos en el mundo (Berlanga et al. 2015), y en México los bosques tropicales son el tipo de comunidad vegetal con el mayor número de especies de aves (Navarro-Sigüenza et al. 2014). Se caracterizan al desempeñar funciones ecológicas importantes como la depredación (e.g. de artrópodos y otros invertebrados), la polinización, y la dispersión de semillas (Sekercioglu 2006, Van Bael et al. 2008, Whelan et al. 2008, Carlo y Morales 2016).

Las comunidades de aves suelen fluctuar temporal y espacialmente en el número de especies y la abundancia de individuos, influenciadas por factores como las características de la vegetación, que está asociada a los recursos, sitios de refugio, presencia de competidores y sitios para el anidamiento (Rotenberry y Wiens 1980, Malizia 2001, Isacch y Martínez 2001). En este sentido, existe un buen número de estudios correlacionales en ambientes naturales y manejados que han reportado asociaciones entre diversas características de las comunidades vegetales y las comunidades de aves (e.g. diversidad vegetal [e.g. Bojorges y López 2006, Kissling et al. 2007, Ihuma et al. 2011], etapa sucesional [e.g. Laiolo 2002, Smith et al. 2001] y complejidad estructural [e.g. Garcia et al. 1998, Almazán-Núñez et al. 2015, Hirayama et al. 2016, Azpiroz y Blake 2016]), pero son escasos los estudios que han manipulado la diversidad de plantas para demostrar una relación causal entre la diversidad vegetal *per se* y la dinámica de la estructura de la comunidad de aves (Giffard et al. 2013, Muiruri et al. 2016).

Las aves representan un grupo de vertebrados particularmente sensible a efectos de diversidad vegetal. Específicamente, se espera que incrementos en la diversidad vegetal resulten en un incremento en la abundancia y diversidad (Laiolo 2002, Bojorges y López 2006), y por lo tanto en interacciones más fuertes entre aves y sus presas o recursos. Por ejemplo, los efectos positivos de diversidad

vegetal sobre aves insectívoras en particular suelen resultar en fuertes incrementos en la tasa de depredación sobre artrópodos (Poch y Simonetti 2013), a la vez que indirectamente proporciona beneficios a la planta al reducir la densidad de herbívoros y minimizar con ello el daño que puedan provocar en la planta (Van Bael et al. 2003; Van Bael et al. 2008; Mäntylä et al. 2011). Esto se debe a que un ambiente vegetal más diverso proporciona más recursos o nichos y por tanto atrae a un mayor número de individuos, especies y grupos funcionales de aves (MacArthur y MacArthur 1961; Cramer y Willig 2005), y también a que las aves presentan una alta complementariedad en alimentación y hábitos de forrajeo (Holmes y Recher 1986; Kwok 2009), resultando en la segregación de nicho entre especies y un mayor consumo de artrópodos. De igual forma, para otros grupos funcionales de aves se han observado patrones similares, donde por ejemplo en estudios correlacionales se han reportado que un incremento en la diversidad vegetal está asociado con un aumento en la tasa de frugivoría o dispersión de semillas en el caso de aves frugívoras o granívoras, respectivamente (Ferber et al. 2016).

2.4 Variación temporal en el efecto de diversidad

Un aspecto clave, pero poco abordado por estudios manipulativos, es la variación temporal en los efectos de diversidad vegetal tanto sobre la función de los ecosistemas como sobre las comunidades de fauna (Cardinale et al. 2011). Considerar este aspecto permite evaluar la estabilidad (temporal) del efecto de diversidad, y además proporciona un acercamiento más realista y un mejor entendimiento de los efectos de diversidad en sistemas naturales.

En los estudios disponibles sobre la variación temporal en la función de los ecosistemas, se ha reportado que el efecto de diversidad de plantas sobre la productividad primaria suele fortalecerse conforme transcurre más tiempo desde el

establecimiento de la comunidad, producto de la aparición o mayor preponderancia de mecanismos que favorecen un uso más eficiente y completo de los recursos, así como dinámicas de facilitación entre especies (Tilman et al. 2001, Cardinale et al. 2011). No obstante, muy pocos estudios han evaluado la presencia de variación temporal y tendencias temporales en los efectos de diversidad sobre fauna asociadas (Borer et al. 2012). A excepción del estudio reciente de Barton et al. (2014), quienes reportan que los efectos de diversidad vegetal sobre herbivoría por insectos fluctúan fuertemente entre años, aunque el mecanismo responsable de dicha variación no fue identificado.

En el caso de comunidades arbóreas se espera que los efectos de diversidad vegetal sobre las comunidades asociadas de aves se fortalezcan a lo largo de un período multianual o de décadas, conforme el sistema atraviese etapas sucesionales más avanzadas que presenten condiciones de hábitat más adecuadas para el descanso, alimentación y anidación de aves (Liaolo et al. 2002). Se puede esperar que durante etapas sucesionales avanzadas las aves discernan de forma más pronunciada entre sistemas de baja contra alta diversidad arbórea, y recluten preferencialmente a sistemas diversos. De igual forma, se puede esperar variación intra-anual (e.g. estacional) en los efectos de diversidad arbórea sobre las aves. En principio, se sabe que existe amplia evidencia de variación temporal intrínseca en las comunidades de aves, producto de procesos tales como la migración, variabilidad temporal en la disponibilidad de alimento, y condiciones climáticas, así como cambios en la intensidad de competencia y depredación (Malizia 2001; Salgado-Ortiz et al. 2009; Walther et al. 2017). Por tanto, en este sentido, se esperaría que esta variación temporal condicione en cierta medida los efectos de diversidad vegetal sobre la comunidad de aves, donde, por ejemplo, los efectos de diversidad fluctúen dependiendo de la composición de especies de aves y sus requerimientos de hábitat, o bien debido a la presencia de estrés abiótico o disponibilidad de alimentos. Por tanto, describir la variación estacional en los efectos de diversidad arbórea sobre aves e identificar sus posibles causas es clave, ya que

nos permite evaluar y predecir la estabilidad temporal en los servicios ecológicos proporcionados por las aves en ecosistemas naturales y manejados.

3. OBJETIVOS

3.1 General

Evaluar el efecto de la diversidad de especies arbóreas sobre la estructura de la comunidad de aves en una plantación forestal experimental y la variación temporal en dicho efecto durante un período anual.

3.2 Específicos

1. Estimar la abundancia, riqueza, y composición de especies de aves en una plantación forestal durante un periodo anual.
2. Describir la variación temporal intra-anual en la abundancia y riqueza de especies de aves asociadas en una plantación forestal.
3. Determinar el efecto de la diversidad de especies arbóreas sobre la abundancia, riqueza, composición y diversidad de aves en una plantación forestal durante un periodo anual.
4. Determinar los cambios temporales (i.e. variación intra-anual) en la magnitud del efecto de diversidad sobre la estructura de la comunidad de aves asociadas a la plantación forestal.

4. HIPÓTESIS

1. La abundancia, riqueza de especies (taxonómica) y diversidad de aves serán mayores en policultivo respecto a monocultivo, y la composición de especies diferirá entre estos dos niveles de tratamiento, debido a características de hábitat más favorables (e.g. mayor disponibilidad de presas y sitios para refugio o percha) en policultivo respecto a monocultivo.

2. Existirá variación temporal en el efecto de la diversidad arbórea sobre la estructura de la comunidad de aves (abundancia, riqueza y diversidad), la cual estará descrita por uno o más de los siguientes escenarios:

2a) El efecto de la diversidad arbórea sobre la riqueza y diversidad de aves será más fuerte durante la época de nortes ya que esta es la estación del año cuando llega el mayor número de especies migratorias a la Península de Yucatán. Dicho efecto se deberá a que las especies de aves presentarán nichos más estrechos producto de una comunidad más diversa (debido a la llegada de migratorias invernales), resultando en un mayor “acomodamiento” de especies en policultivos.

2b) El efecto de la diversidad sobre la diversidad de aves será más débil en época de nortes debido a la adición de un alto número de aves migratorias invernales que "diluyen" el efecto de diversidad arbórea, ya que presentan hábitos más generalistas (i.e. dieta, requerimientos de hábitat) que las residentes, y por tanto son menos sensibles a cambios en la diversidad arbórea y terminan causando un debilitamiento del efecto de diversidad.

2c) El efecto de la diversidad arbórea sobre la riqueza de aves será más fuerte en la época seca debido a una mayor selectividad de hábitat de las aves bajo condiciones de baja disponibilidad de recursos, y/o a mayor estrés abiótico durante esta estación (i.e. la diferencia en condiciones de hábitat entre monocultivo y policultivo es mayor en época seca y por tanto las aves mostrarán una preferencia más fuerte a policultivo en esta época).

2d) El efecto de la diversidad será más débil en la época seca, producto de una mayor amplitud de nichos (i.e. menos selectividad), mayor competencia, y por tanto menor oportunidad de “acomodamiento” de especies en una comunidad de aves menos diversa presente en dicha época.

5. REFERENCIAS

- Agrawal, A. A. et al. 2006. Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores. *Quart Rev Biol.* 81(4):349-376.
- Almazán-Núñez, R. et al. 2015. Distribution of the community of frugivorous birds along a successional gradient in a tropical dry forest in south-western Mexico. *J. Trop. Ecol.* 31(01):57-68.
- Azpiroz, A.B. y Blake, J.G. 2016. Associations of grassland birds with vegetation structure in the Northern Campos of Uruguay. *The Condor: Ornithological Applications* 118(1):12-23
- Barton, K.E. et al. 2014. Additive and non-additive effects of birch genotypic diversity on arthropod herbivory in a long-term field experiment. *Oikos* 000: 001–010 doi: 10.1111/oik.01663
- Berlanga, H. et al. 2015. Aves de México: lista actualizada de especies y nombres comunes. CONABIO. México, DF.
- Bessler, H. et al. 2009. Aboveground overyielding in grassland mixtures is associated with reduced biomass partitioning to belowground organs. *Ecology* 90(6):1520-1530
- Bojorges, B.J.C. y López, M.L. 2006. Asociación de la riqueza y diversidad de especies de aves y estructura de la vegetación en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. *Rev Mex Biodivers.* 77(2): 235-249.
- Borer, E.T. et al. 2012. Plant diversity controls arthropod biomass and temporal stability. *Ecol. Lett.* 15(12):1457-1464
- Campos-Navarrete, M.J. et al. 2015a. Effects of tree genotypic diversity and species diversity on the arthropod community associated with big-leaf mahogany. *Biotropica* 47(5):579–587
- Campos-Navarrete, M.J. et al. 2015b. Are tree species diversity and genotypic diversity effects on insect herbivores mediated by ants? *PloS ONE* 10(8): e0132671 doi: 10.1371/journal.pone.0132671

- Cardinale, B.J. et al. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *Am. J. Bot.* 98:572-592.
- Cardinale, B.J. et al. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *PNAS* 104(46):18123-18128.
- Carlo, T.A. y Morales, J.M. 2016. Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal. *Ecology* 97(7):1819–1831
- Cook-Patton, S.C. et al. 2014. Positive interactions between herbivores and plant diversity shape forest regeneration. *Proc. R. Soc. B* 281:20140261. doi: 10.1098/rspb.2014.0261
- Cramer, M.J. y Willig, M.R. 2005. Habitat heterogeneity, species diversity and null models. *Oikos* 108 (2): 209-218
- Esquivel-Gómez, L. et al. 2016. Effects of tree species diversity on a community of weaver spiders in a tropical forest plantation. *Biotropica* 0:1–8.
- Ferger, S.W. et al. 2016. Frugivore diversity increases frugivory rates along a large elevational gradient. *Oikos* 125(2):245-253
- García, S. et al. 1998. Patterns of forest use and endemism in resident bird communities of north-central Michoacán, Mexico. *For. Ecol. Manage.* 110:151-171
- Giffard, B. et al. 2013. Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory. *Ecol Entomol.* 38:448-455.
- Haddad, N. M. et al. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecol. Lett.* 12(10):1029-1039.
- Hector, A. et al. 2001. Community diversity and invasion resistance: An experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecol Res.* 16: 819–831 doi:org/10.1046/j.1440-1703.2001.00443.x
- Hirayama, K. et al. 2016. How do changes in forest stand development affect frugivorous bird abundance and fruit removal in warm-temperate forests of western Japan? *Plant Ecol.* 217:1081-1094.

- Holmes, R.T. y Recher, H.F. 1986. Search tactics of Insectivorous birds foraging in an Australian eucalypt forest. *The Auk* 103: 515-530
- Hughes, A.R. y Stachowicz, J.J. 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *PNAS* 101(24): 8998–9002
- Ihuma, J.O. et al. 2011. Diversity of fruit trees and frugivores in a Nigerian montane forest and adjacent fragmented forests. *Int. J. Pl.An and Env.Sci.* 1(2):6-15
- Isacch J. P. y Martínez, M.M. 2001. Estacionalidad y relaciones con la estructura del habitat de la comunidad de aves de pastizales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*) manejados con fuego en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitol. Neotrop.* 12: 345–354
- Kissling, W.D. et al. 2007. Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proc. R. Soc. B* . 274(1611):799–808
- Koricheva, J. et al. 2000. Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands. *Oecologia* 125:271–282
- Kwok, H.K. 2009. Foraging ecology of insectivorous birds in a mixed forest of Hong Kong. *Acta Ecol. Sin.* 29:341–346
- 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.
- MacArthur, R. H. y MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598
- Malizia, L. R. 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. *Condor* 103:45-61.
- Mäntylä, E. et al. 2011. Birds help plants: a meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. *Oecologia* 165(1):143–151
- Martins-Loução, M.A. y Gaio-Oliveira, G. 2017. New challenges to promote botany's practice using botanic garden: the case study of the Lisbon botanic garden. In: Ansari, A. et al. (eds.), *Plant biodiversity: monitoring, assessment and conservation*. CABI, pp. 1-17.

- Moreira, X. et al. 2016. Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. *Curr. Opin. Insect. Sci.* 14:1-7.
- Moreira, X. et al. 2014. Positive effects of plant genotypic and species diversity on anti-herbivore defenses in a tropical tree species. *PLoS ONE* 9 (8): e105438. doi:10.1371/journal.pone.0105438
- Muiruri, E.W. et al. 2016. Do birds see the forest for the trees? Scale-dependent effects of tree diversity on avian predation of artificial larvae. *Oecologia* 180(3): 619-630.
- Muiruri, E.W. et al. 2015. Moose browsing alters tree diversity effects on birch growth and insect herbivory. – *Funct Ecol.* 29:724-735.
- Navarro-Sigüenza, A.G. et al. 2014. Biodiversidad de aves en México. *Rev Mex Biodivers.* 85: 476-495.
- Poch T.J. y Simonetti J.A. 2013. Insectivory in *Pinus radiata* plantations with different degree of structural complexity. *Forest Ecol. Manag.* 304:132–136.
- Root, R. B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol. Monogr.* 43(1): 95-124.
- Rotenberry, J.T. y Wiens, J.A. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61(5) :1228-1250
- Russell, E.P. 1989. Enemies Hypothesis: A review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environ. Entomol.* 18(4):590-599
- Salgado-Ortiz, J. et al. 2009. Breeding seasonality of the mangrove warbler (*Dendroica petechia bryanti*) from southern Mexico. *Ornitol. Neotrop.* 20(2): 255-263.
- Sekercioglu, C.H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 21:464-471.

- Scherber, C. et al. 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468: 553–556.
- Smith, A. L. et al. 2001. Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forests of the Yucatan Peninsula, Mexico. – *Biotropica* 33(1):153-170.
- Staab, M. et al. 2015. Tree diversity alters the structure of a tri-trophic network in a biodiversity experiment. *Oikos* 124: 827–834
- Tilman, D. et al. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294:843-845.
- Van Bael, S.A. et al. 2008. Birds as predators in tropical agroforestry systems. *Ecology* 89:928-934.
- Van Bael, S.A. et al. 2003. Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy. *PNAS* 100 (14): 8304–8307
- Walther, B.A. et al. 2017. The effects of rainfall, temperature, and wind on a community of montane birds in Shei-Pa National Park, Taiwan. *Zool. Stud.* 56: 23 doi:10.6620/ZS.2017.56-23
- Whelan, C.J. et al. 2008. Ecosystem services provided by birds. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1134: 25–60

6. ARTÍCULO: EFECTO DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES ARBÓREAS SOBRE LA COMUNIDAD DE AVES Y LA VARIACIÓN TEMPORAL EN DICHO EFECTO EN UNA PLANTACIÓN FORESTAL TROPICAL EXPERIMENTAL.

Yanely J. May Uc, Luis Abdala-Roberts y Víctor Parra-Tabla

Departamento de Ecología Tropical, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Univ. Autónoma de Yucatán, Apartado Postal 4-116, Itzimná, C.P. 97000 Mérida, Yucatán, México.

Artículo elaborado de acuerdo con las normas editoriales de la revista OIKOS a la que será sometida.

RESUMEN:

La diversidad vegetal tiene efectos importantes sobre el funcionamiento de los ecosistemas, pero existe poca evidencia sobre los efectos en la estructura de las comunidades de vertebrados, como las aves, uno de los grupos de consumidores más diversos y ecológicamente importante. Se evaluó el efecto de diversidad de especies arbóreas y su variación temporal sobre la estructura de una comunidad de aves asociadas en una plantación forestal experimental durante un período anual. Se realizaron ocho muestreos en 32 parcelas (monocultivo, N= 12; policultivos, N=20). Estos datos fueron usados para calcular a nivel de parcela la abundancia, riqueza de especies, composición, diversidad funcional y filogenética de aves. Nuestros resultados mostraron que la diversidad arbórea influyó positivamente sobre la comunidad de aves, con incrementos significativos sobre la abundancia (43%), riqueza (32%), diversidad funcional (27%) y diversidad filogenética (25%) en parcelas de policultivo respecto a monocultivos; además de encontrarse diferencias significativas en la composición de especies de aves entre tratamiento. Adicionalmente, se encontró variación intra-anual en la abundancia y diversidad de aves, así como también en la magnitud del efecto de la diversidad arbórea. Los efectos de diversidad arbórea fueron consistentemente más débiles durante mayo, diciembre y enero, mientras que los efectos más fuertes se observaron en noviembre. Es importante destacar que los policultivos exhibieron una estabilidad temporal significativamente mayor en abundancia y diversidad de aves. Estos resultados demuestran la importancia de la diversidad arbórea en la estructuración y estabilización de las comunidades de aves y, por lo tanto, destacan el valor de conservación del establecimiento de plantaciones forestales mixtas y el aumento de la diversidad arbórea en los programas de reforestación.

Palabras clave: Diversidad arbórea, tropical, monocultivos, policultivos, aves.

INTRODUCCIÓN

La diversidad vegetal, medida comúnmente como la riqueza o número de especies de plantas, tiene efectos importantes sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Cardinale et al. 2007). Estudios llevados a cabo durante las últimas dos décadas han mostrado que un aumento en la riqueza de especies de plantas suele estar asociado a incrementos en la productividad primaria, mayores tasas de reciclaje de nutrientes, mayor resistencia a perturbaciones, y a una mayor biodiversidad de fauna asociada (Cardinale et al. 2007, Scherber et al. 2010).

Para evaluar las consecuencias ecológicas de la biodiversidad vegetal y sus mecanismos subyacentes, se han realizado estudios experimentales manipulando la riqueza de especies de plantas y evaluando los efectos de dicha manipulación sobre procesos ecológicos clave para el funcionamiento de los ecosistemas (Cardinale et al. 2007). La mayoría de estos estudios se han centrado en la evaluación de los efectos de la diversidad vegetal sobre la productividad primaria o variables asociadas al crecimiento vegetal, así como a la estabilidad y la resiliencia de funciones ecosistémicas (Tilman et al. 2001, Cardinale et al. 2011). Asimismo, en la última década ha incrementado el énfasis en evaluar los efectos de diversidad vegetal sobre niveles de faunas asociadas, principalmente invertebrados (e.g. artrópodos herbívoros y depredadores; Haddad et al. 2009, Scherber et al. 2010), pero son aún muy pocos los estudios que han evaluado dichos efectos sobre comunidades de vertebrados (Giffard et al. 2013, Muiruri et al. 2016).

Las aves representan un grupo taxonómica y funcionalmente diverso que domina casi todos los ecosistemas, proporcionando importantes servicios ecosistémicos que incluye la polinización, la dispersión de semillas y el control de plagas (Sekercioglu 2006, Van Bael et al. 2008, Whelan et al. 2008, Mooney et al. 2010). Las aves han sido objeto de diversos estudios correlacionales que han evaluado las asociaciones entre la riqueza y diversidad con características de las

comunidades vegetales tales como estructura (fisionomía), composición y diversidad de plantas (e.g. Laiolo 2002, Bojorges y López 2006, Almazán-Núñez et al. 2015, Azpiroz y Blake 2016, Hirayama et al. 2016). Sin embargo, son escasos los estudios que han examinado de manera experimental (manipulativa) los efectos de la diversidad vegetal en las comunidades de aves, particularmente en el caso de bosques tropicales, para demostrar una relación causal entre la diversidad vegetal *per se* y cambios en las comunidades de aves. De igual manera, la caracterización de la variación temporal en los efectos de diversidad arbórea es poco abordado a pesar de ser de vital importancia (Cardinale et al. 2011), ya que permite entender como la diversidad vegetal influye en la estabilidad y las fluctuaciones temporales en las comunidades de aves, así como entender las dinámicas ecológicas a mediano y largo plazo asociadas a dichos efectos.

El presente estudio tuvo como objetivo examinar el efecto de la diversidad arbórea sobre la comunidad de aves asociadas en una plantación forestal experimental, así como determinar si existe variación temporal (intra-anual) en dicho efecto. Este trabajo es de particular relevancia dado que la mayoría de los estudios experimentales de diversidad vegetal realizados a la fecha se han limitado a la manipulación de la diversidad de comunidades herbáceas y sus efectos sobre artrópodos, y los estudios con aves son correlacionales en su mayor parte. En contraste, pocos estudios han evaluado los efectos de la manipulación de diversidad arbóreas y sus efectos sobre vertebrados, particularmente en aves (Muiruri et al. 2016). La presencia de efectos positivos de diversidad arbórea sobre la abundancia y diversidad de aves significaría un importante valor agregado en el establecimiento de plantaciones forestales mixtas, los cuales al promover la conservación de la diversidad vegetal estarían de igual manera conservando la avifauna asociada a estos sistemas. Adicionalmente, resulta de especial relevancia evaluar la dinámica temporal de los efectos de la diversidad sobre aves en comunidades arbóreas, ya que éstas son de lento desarrollo. Un mejor entendimiento de dichas dinámicas temporales permite caracterizar los efectos de la diversidad vegetal sobre la

estabilidad temporal de las características comunitarias de la avifauna, así como de los servicios ecológicos proporcionados por las aves en sistemas naturales y manejados.

Este estudio se centró en responder las siguientes preguntas: (i) ¿Existe un efecto de diversidad arbórea sobre la abundancia, riqueza, composición y diversidad de aves asociadas en una plantación forestal experimental?, (ii) ¿Cuál es la variación temporal intra-anual en la abundancia y riqueza de especies de aves asociadas en la plantación forestal experimental? y (iii) ¿Existe variación intra-anual en el efecto de la diversidad arbórea sobre la estructura de la comunidad de aves (abundancia, riqueza y diversidad) asociadas en la plantación forestal?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio es de tipo experimental, y se desarrolló en una plantación forestal tropical ubicada en el Sitio Experimental Uxmal (20° 24"44" norte, 89° 45"13" oeste), propiedad del INIFAP (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias), a 70 km al suroeste de Mérida y 9 km al sur de la localidad de Muna, Yucatán.

Diseño experimental

El experimento se realizó en una plantación forestal tropical con una superficie de 7.2 hectáreas, la cual consta de 74 parcelas de 21 x 21 m, con una densidad de siembra de 64 plantas por parcela (marco de siembra de 3 x 3 m), y una distancia entre parcelas de 6 m (Anexo 1). La plantación se encuentra rodeada

de vegetación de selva baja caducifolia y vegetación secundaria, por tanto, no se descarta un posible efecto de conectividad entre estos ambientes. No obstante, se espera que la variación en la vegetación circundante no influya de forma sistemática sobre el efecto de diversidad, ya que los niveles de tratamiento están asignados al azar a las parcelas en el sistema experimental.

Las parcelas fueron de dos tipos: *monocultivos* de cada una de las seis especies arbóreas y *policultivos* representados por combinaciones aleatorias de cuatro de las seis especies consideradas. Las especies presentes en la plantación forestal fueron caoba (*Swietenia macrophylla*), ceiba (*Ceiba pentandra*), ciricote (*Cordia dodecandra*), jabin (*Piscidia piscipula*), maculis (*Tabebuia rosea*) y pich (*Enterolobium cyclocarpum*), especies de árboles tropicales nativas de la Península de Yucatán, que se encuentran de forma natural en selvas caducifolias, subcaducifolias, y subperennifolias de la región. La altura promedio de los árboles fue de aproximadamente 7-8 m durante el experimento.

En el caso de los policultivos, el número de réplicas para cada tipo de composición fue variable y se integró de la siguiente manera (nombradas con el género de cada especie de árbol): las combinaciones de *Swietenia-Cordia-Piscidia-Enterolobium* y *Swietenia-Piscidia-Tabebuia-Enterolobium* estuvieron representadas por tres parcelas respectivamente; las especies de *Swietenia-Ceiba-Piscidia-Enterolobium* y *Swietenia-Ceiba-Tabebuia-Enterolobium* tuvieron repeticiones de dos parcelas respectivamente; y por último, las combinaciones de *Swietenia-Ceiba-Cordia-Enterolobium*, *Swietenia-Ceiba-Cordia-Piscidia*, *Swietenia-Ceiba-Cordia-Tabebuia*, *Swietenia-Cordia-Piscidia-Tabebuia*, *Swietenia-Cordia-Tabebuia-Enterolobium*, *Ceiba-Cordia-Piscidia-Enterolobium*, *Ceiba-Cordia-Piscidia-Tabebuia*, *Ceiba-Cordia-Tabebuia-Enterolobium*, *Ceiba-Piscidia-Tabebuia-Enterolobium* y *Cordia-Piscidia-Tabebuia-Enterolobium* estuvieron representadas por una única parcela (Anexo 1). Si bien, la composición de especies arbóreas puede tener un efecto importante sobre las aves, a la par del efecto de diversidad,

el diseño experimental no es el adecuado para probar dichos efectos de composición al carecer de la replicación de ciertas combinaciones de especies, así como baja replicación en los casos en los cuales ésta sí existía.

Diseño de muestreo

De febrero de 2017 a enero de 2018 se llevaron a cabo un total de ocho muestreos, aproximadamente cada 45 días. Las observaciones se realizaron en 32 de las 74 parcelas (12 monocultivos [n=2 parcelas por cada especie] y 20 policultivos) presentes en la plantación forestal (Anexo 1).

Cada muestreo abarcó un período de seis días consecutivos y dio como resultado tres visitas por parcela, cada una con una duración de 20 minutos (Nell et al. en revisión). Durante cada visita, se documentó la especie y abundancia de aves presentes en la parcela. Con base en estos datos se calculó la riqueza de especies de aves, estimada como el número total de especies observadas, y la abundancia de aves, estimada como el número de individuos de aves de cada especie por parcela. En ambos casos, únicamente se consideraron individuos que percharon sobre los árboles dentro de la parcela en cuestión (Nell et al. en revisión). Se tomó nota cuando un mismo individuo visitaba múltiples veces la misma parcela y se consideró únicamente como un individuo con el fin de evitar sobreestimar la abundancia. En cualquier caso, se consideró la variable de abundancia como una medida de intensidad de uso/forrajeo en la parcela más que una medida de tamaño poblacional, debido a que no se empleó la metodología necesaria para estimar densidades poblacionales. Es importante considerar esto, ya que cabe la posibilidad de que un mismo individuo visite más de una parcela durante un censo dado. Todas las observaciones se realizaron en un horario de 6:00 a 9:00 hrs, y el orden de visita a las parcelas se aleatorizó dentro y entre muestreos.

Para las observaciones se utilizaron binoculares 8 x 42, y guías de campo especializadas para la identificación (Howell y Webb 1995, Dunn y Alderfer 2017). La nomenclatura taxonómica y estatus de las especies se basó en la lista actualizada de aves de México (Berlanga et al. 2015, Chesser et al. 2018) y la clasificación de los gremios tróficos se basó en el trabajo de Wilman et al. (2014).

Análisis estadístico

Estimación y comparación de la riqueza de aves entre monocultivos y policultivos

Para comparar la riqueza total de especies de aves entre tratamientos (monocultivo y policultivo), se realizó un análisis de rarefacción de interpolación y extrapolación basado en muestras con el fin de controlar diferencias debidas al esfuerzo de muestro (i.e. por el desbalance en el número de parcelas) entre los dos tipos de parcelas (Magurran 2004). Para estimar la riqueza total de especies (i.e. acumulada entre muestreos) en monocultivos y policultivos se utilizaron los estimadores de Chao 1 y Jackknife 1. Tanto las curvas de rarefacción como los índices se obtuvieron mediante el programa EstimateS (Colwell 2013).

Efecto de la diversidad de especies arbóreas sobre la comunidad de aves

Se evaluó el efecto de diversidad arbórea sobre la abundancia, riqueza de especies (i.e. diversidad taxonómica), composición, diversidad funcional (FD) y diversidad filogenética (PD). En el caso de la FD y PD, se utilizaron para cuantificar los efectos de diversidad arbórea sobre el grado de disimilitud ecológica y evolutiva en las especies muestreadas por parcela, respectivamente, y fueron medidas como la suma de todas las ramas de dendrogramas de rasgos funcionales o de árboles filogenéticos, respectivamente, a partir de las especies observadas por parcela

(Petchey y Gaston 2002, Flynn et al. 2011). La presencia de especies funcionalmente más disimiles resulta en valores más altos de FD, mientras que valores más altos de PD reflejan la presencia de especies filogenéticamente más distantes (Petchey y Gaston 2002, Petchey y Gaston 2006, Gómez-Ortiz et al. 2017). Para calcular la FD, las longitudes de rama se derivaron de un dendrograma funcional basado en rasgos a nivel de especie (compilado de Wilman et al. 2014), que indican complementariedad ecológica, específicamente atributos asociados a forrajeo tales como: masa corporal, tipo de dieta principal (vertebrado, invertebrado, fruta / néctar, planta / semilla, omnívoro), porcentaje de la dieta por tipo (vertebrado, invertebrado, fruta, néctar, semillas, otra planta), y tiempo relativo de forrajeo en diferentes estratos del bosque (suelo, sotobosque, mitad del dosel, dosel, aérea); el estatus de cada especie (residente/migratorio) también fue incluido. En el caso de la PD, las longitudes filogenéticas de las ramas se dedujeron a partir de un árbol de consenso del 95% que contenía la longitud media de las ramas. Esta filogenia se derivó de 200 filogenias calibradas en el tiempo (Hackett-backbone) (obtenida de birdtree.org; [Jetz et al. 2012]). Tanto los dendrogramas como los árboles filogenéticos fueron editados para incluir únicamente las especies observadas en cada parcela. El cómputo de los valores de FD y PD se realizó con el software R version 3.4.4 (RStudio Team 2016).

Se obtuvieron los valores de abundancia, riqueza, FD y PD globales, i.e. valores acumulados para todos los muestreos, y por muestreo para cada parcela. Para cada variable se evaluó el efecto de diversidad y su cambio en el tiempo (variación intra-anual) mediante la cuantificación de tamaños del efecto globales (datos acumulados) y por muestreo, respectivamente, usando “Log Response Ratios (LRRs)” (Hedges et al. 1999). Los LRRs representan el logaritmo de la diferencia proporcional entre el valor promedio observado en policultivo y el valor promedio en monocultivo mediante la siguiente fórmula:

$$LRR = \log \frac{\bar{X}_{\text{policultivo}}}{\bar{X}_{\text{ponderada monocultivo}}}$$

Donde:

$\bar{X}_{\text{policultivo}}$ = Valor promedio de la variable en cuestión (e.g. abundancia) para parcelas de policultivo.

$\bar{X}_{\text{ponderada de monocultivo}}$ = Valor promedio de la variable en cuestión en parcelas de monocultivo ponderado por la frecuencia de ocurrencia de las especies arbóreas en policultivo.

Para cada variable, el valor promedio (ponderado) en monocultivo se calculó a partir de la suma de los productos del valor promedio de cada especie arbórea en monocultivo por la frecuencia de ocurrencia de las especies arbóreas (i.e. frecuencia relativa expresada como proporción) en policultivo. Esta ponderación es importante debido a que la frecuencia de ocurrencia de las especies forestales no es la misma en monocultivo que en policultivo, y por tanto una mayor ocurrencia de una especie en un nivel de diversidad que en el otro podría influir en los resultados (e.g. si una especie de árbol particularmente atractiva para las aves ocurriese más frecuentemente en policultivo que en monocultivo). Para cada LRR se calculó un intervalo de confianza de 95% (Hedges et al. 1999), y se consideró estadísticamente significativo el LRR cuando su intervalo de confianza fue diferente de cero (Koricheva et al. 2013).

Para evaluar la naturaleza del efecto de diversidad sobre la abundancia y diversidad de aves, se compararon la media de policultivos contra la media del monocultivo más productivo de la variable en cuestión para determinar la presencia de “transgressive overyielding”. Es decir, que, si se encuentra un mayor valor promedio en los policultivos que el monocultivo más productivo (“transgressive overyielding”), esto se interpreta como evidencia inequívoca de un efecto de

diversidad por encima de efectos de selección por parte de especies arbóreas dominantes con efectos desproporcionadamente fuertes en policultivo (Fox 2005, Cardinale et al. 2006, Cardinale et al. 2007). Por otro lado, si no existe una diferencia entre la media de policultivos y monocultivo más productivo, entonces esto sugiere una mayor preponderancia de efectos de identidad de especies dominantes. No obstante, incluso en este segundo caso no se puede descartar la presencia de interacciones positivas entre especies (i.e. complementariedad) contribuyendo a un mayor valor promedio en policultivo. Estas comparaciones se realizaron de manera global (i.e. valores acumulados para todos los muestreos) así como por muestreo para cada descriptor de la comunidad de aves.

Respecto a la evaluación del efecto de diversidad arbórea sobre la composición de especies de aves, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (Mangeaud 2004) y un análisis multivariado de permutaciones utilizando matrices con distancia, usando el paquete estadístico R version 3.4.4 (RStudio Team 2016). Este análisis se basó en datos acumulados de abundancia y riqueza de aves para todos los muestreos.

Efecto de la diversidad de especies arbóreas sobre la estabilidad temporal de la comunidad de aves

Además de describir la variación temporal (intra-anual) en la magnitud del efecto de diversidad, se calculó la estabilidad temporal en la abundancia, riqueza, FD y PD, con el fin de determinar si la diversidad de especies arbóreas influye sobre la variabilidad temporal de los parámetros comunitarios de la comunidad de aves. Para cada parcela, la estabilidad se calculó dividiendo el valor promedio de todos los muestreos para la variable en cuestión entre la desviación estándar entre muestreo para dicha variable (Tilman et al. 2006), con la expectativa de que los descriptores de la comunidad de aves tendrán un mayor valor promedio de

estabilidad en policultivo que en monocultivo (i.e. descriptores varían menos entre muestreos). De igual manera, se calcularon LRRs de la misma forma descrita anteriormente con el fin de evaluar el efecto de diversidad sobre la estabilidad de cada una de las variables de la comunidad de aves.

RESULTADOS

A lo largo de todo el estudio, se registraron 84 especies de aves pertenecientes a siete órdenes, 19 familias y 53 géneros. Las familias con mayor riqueza de especies fueron Tyrannidae y Parulidae con 16 y 13 especies, respectivamente (Anexo 2). Del total de especies, 69% fueron residentes (58 especies) y 31% migratorias (26 especies, 24 propiamente migratorias y 2 transeúntes). Con respecto a los gremios tróficos, el 60% fueron especies insectívoras (50), 19% omnívoras (16), el 14% fueron frugívoras-nectarívoras (12), y el 7% fueron granívoras (6).

Esfuerzo de muestreo y comparación de la riqueza de aves entre monocultivos y policultivos

De acuerdo con los estimadores empleados, el esfuerzo de muestreo realizado permitió observar el 88% y 80% de las especies esperadas en parcelas de monocultivo con base en los índices de Chao 1 y Jackknife 1, respectivamente. En el caso de parcelas de policultivo, se observaron el 88% (Chao 1) y 79% (Jackknife 1) de las especies esperadas. El análisis de curvas de rarefacción indicó una diferencia en la riqueza de especies entre los dos tratamientos, siendo esta mayor en policultivo que en monocultivo (Figura 1). Al extrapolar la curva de monocultivos al tamaño de muestra de policultivos (N = 20 parcelas), se obtuvo una

riqueza esperada de 67 ± 3.7 especies en comparación al total de 81 especies observadas en policultivo.

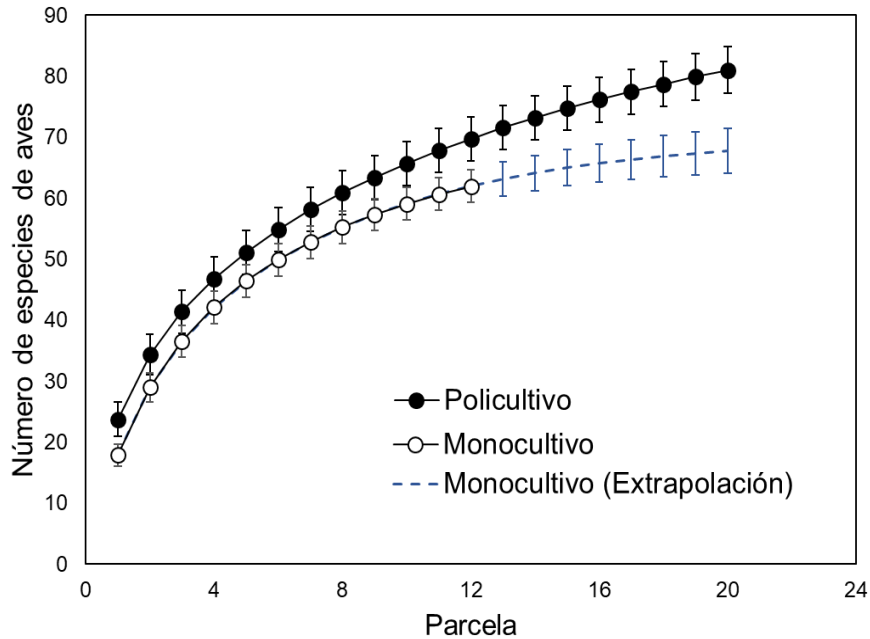


Figura 1. Curvas de rarefacción basada en muestras para la riqueza promedio de especies de aves (\pm desviación estándar) presentes en dos tipos de parcelas (monocultivos y policultivos) en una plantación forestal.

Efecto de la diversidad arbórea sobre la comunidad de aves

Abundancia, riqueza, diversidad y composición de especies

Se encontraron efectos positivos significativos de la diversidad arbórea sobre las cuatro variables analizadas de la comunidad de aves (i.e. tamaños de efecto significativamente mayores a cero). Específicamente, se observaron incrementos del 43% en abundancia (monocultivo = 46.67; policultivo = 66.85 individuos), 32% en riqueza de especies (monocultivo = 18.09; policultivo = 23.8 especies), 27% en diversidad funcional (monocultivo = 1.22; policultivo = 1.55) y 25% en diversidad

filogenética (monocultivo = 617.10; policultivo = 768.5) en parcelas de policultivo respecto a las de monocultivo (Figura 2; $LRR_{Abundancia} = 0.36 \pm 0.12$; $LRR_{Riqueza} = 0.27 \pm 0.07$; $LRR_{FD} = 0.24 \pm 0.05$; $LRR_{PD} = 0.22 \pm 0.05$; \pm IC 95%).

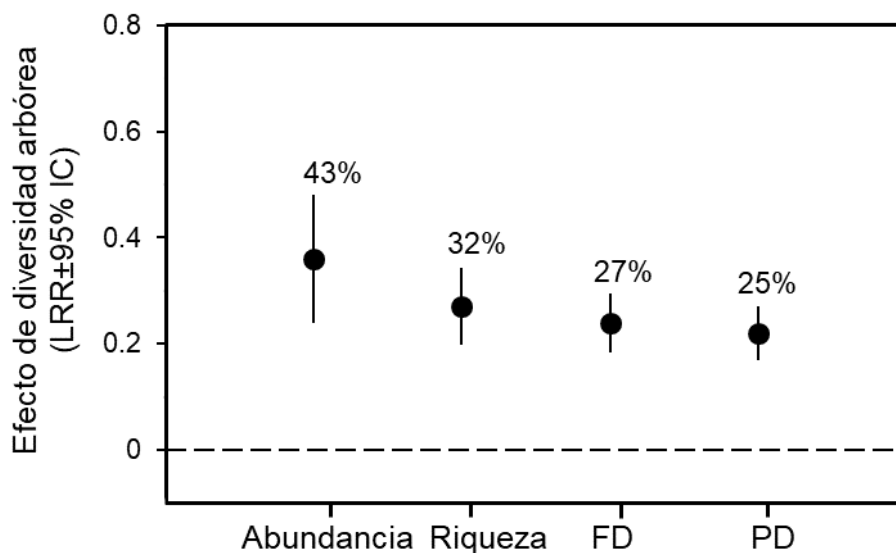


Figura 2. Efecto de la diversidad arbórea ($LRR = \log(\text{media policultivo} / \text{media monocultivo})$) sobre la abundancia, riqueza, diversidad funcional (FD) y filogenética (PD) de aves. Las barras de error son intervalos de confianza (95%).

Para ninguna de las variables analizadas la media de los policultivos superó a la media del monocultivo con el valor más grande (i.e. el monocultivo más productivo), sugiriendo que no existe un efecto de “transgressive overyielding”. Específicamente, *Ceiba pentandra* y *Enterolobium cyclocarpum* fueron los monocultivos con la media más alta en abundancia y diversidad de aves (Figura 3).

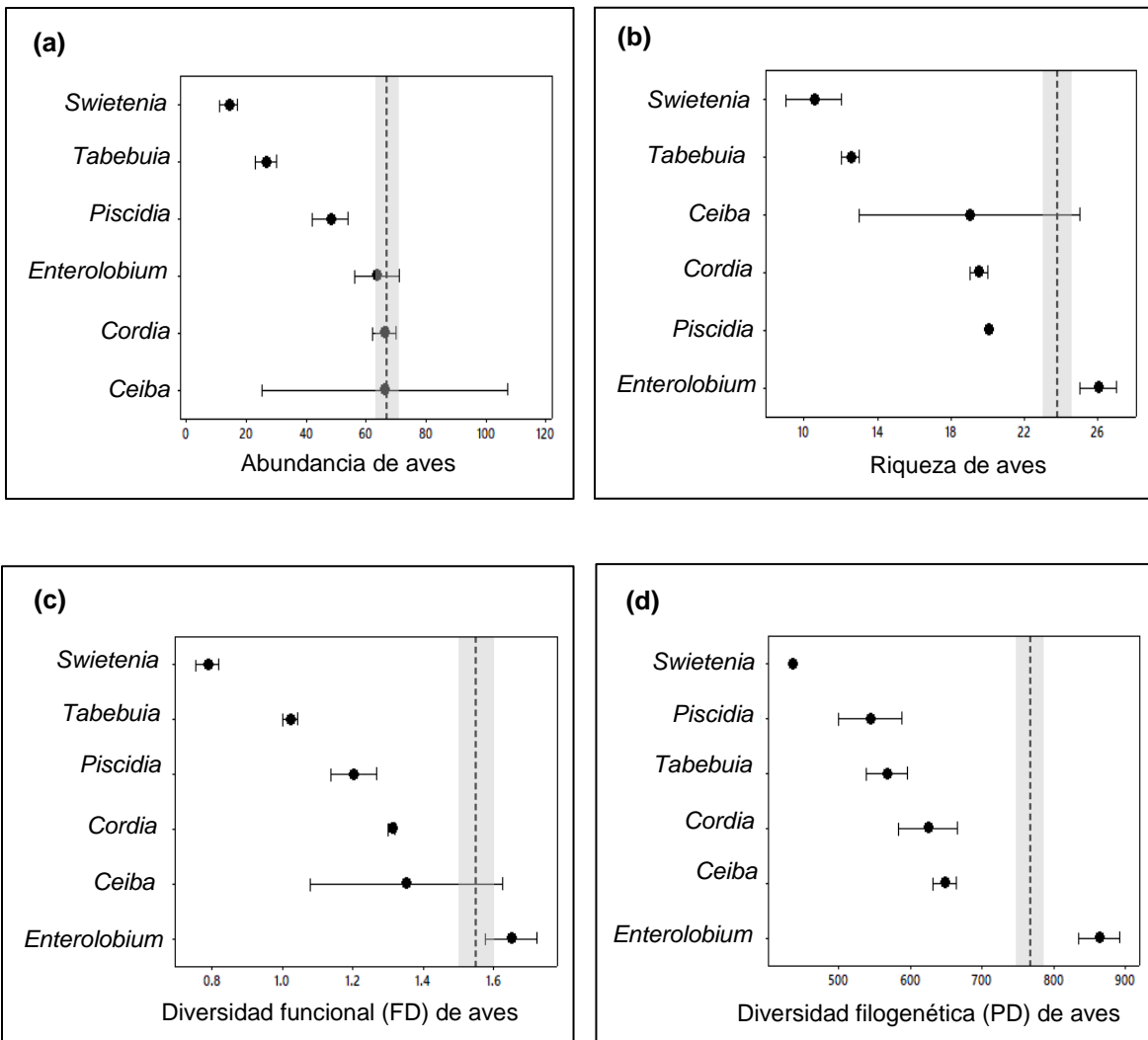


Figura 3. Promedio global (\pm error estándar, $n=2$) de abundancia (a), riqueza (b), diversidad funcional (c) y filogenética (d) de aves para cada monocultivo, respectivamente. La línea discontinua indica el valor promedio en policultivo (línea sombreada indica \pm error estándar, $n = 20$).

Con respecto a la composición de especies de aves, las parcelas de policultivos presentaron una composición más similar que las parcelas de monocultivos (Stress = 0.17, $n = 32$ parcelas) (Figura 4). El análisis multivariado de permutaciones mostró una diferencia significativa en la composición de aves entre tratamientos ($F_{1,30} = 1.74$, $P = 0.029$).

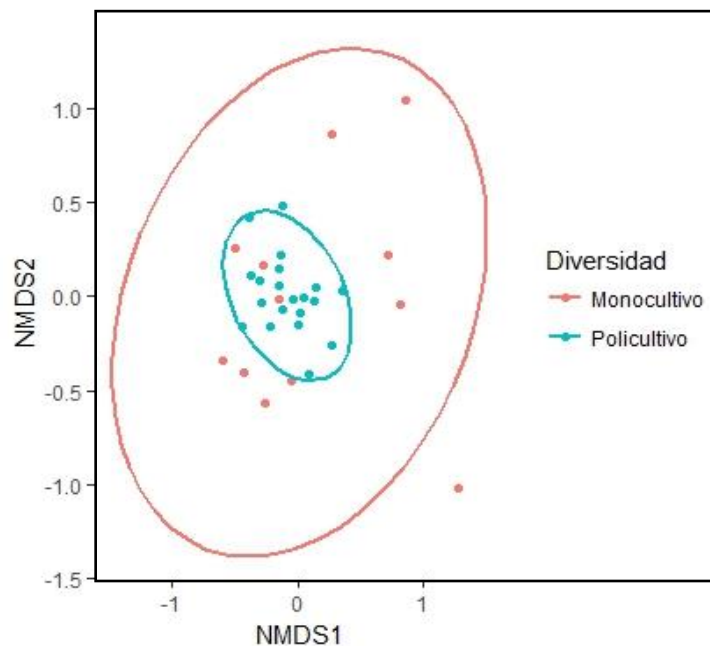


Figura 4. Análisis de escalamiento multidimensional de la composición de especies de aves por parcela entre tratamiento.

Variación intra-anual de la abundancia, riqueza y diversidad de aves

Se observó variación intra-anual en el valor promedio de abundancia y riqueza de aves. En cuanto a la abundancia, se observó un rango de variación en el valor promedio de hasta 75%, con el mes de noviembre registrando el menor valor (3.66 ± 0.490) mientras que en el mes de julio se registró el mayor valor (14.56 ± 1.95) (Figura 5a). En cuanto a la riqueza, la magnitud de variación fue de hasta 70%, siendo los meses de diciembre (2.21 ± 0.32) y julio (7.40 ± 0.76) aquellos con los valores más bajo y alto, respectivamente (Figura 5b).

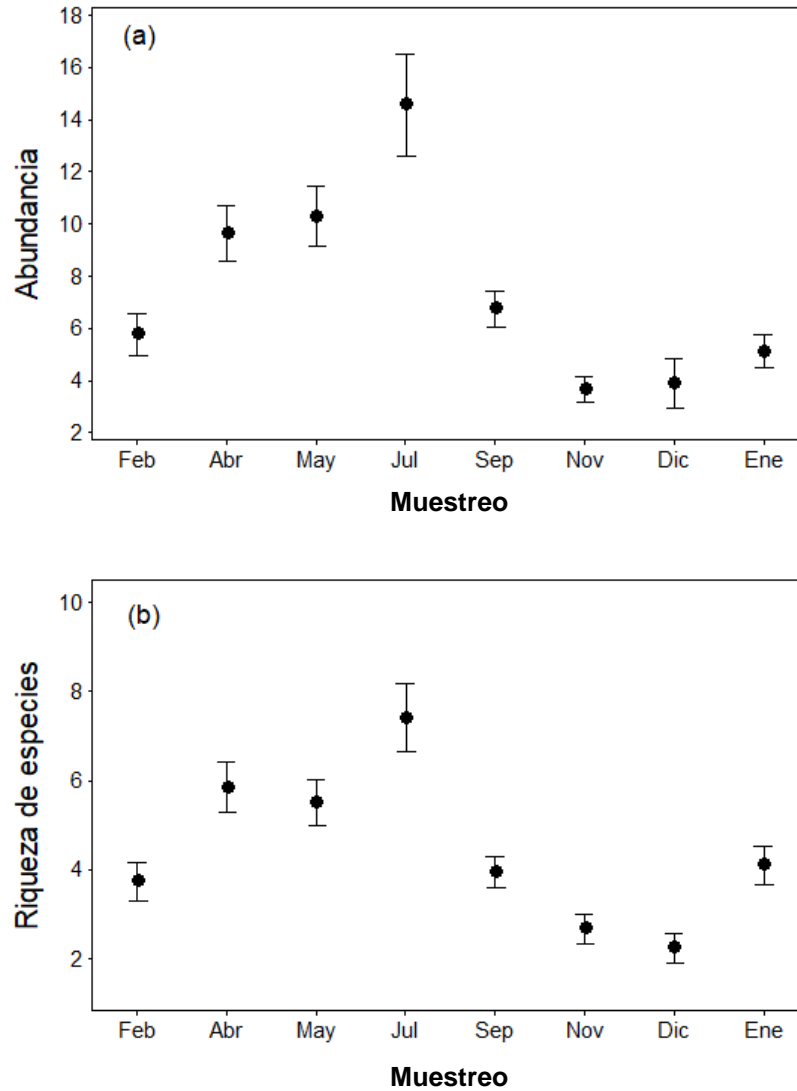


Figura 5. Variación intra-anual de la abundancia (a) y riqueza (b) de aves (media \pm error estándar) observadas en una plantación forestal experimental durante un periodo anual.

Efecto de la diversidad arbórea sobre la estabilidad temporal de la comunidad de aves

La diversidad arbórea tuvo un efecto positivo significativo sobre la estabilidad temporal en la abundancia y diversidad de aves. Específicamente, se observó que

la abundancia y riqueza de aves en policultivo fue un 18% y 38% más estable respecto a monocultivo (monocultivo = 1.15; policultivo = 1.35 y monocultivo = 1.38; policultivo = 1.90, respectivamente). De igual forma, se observó una estabilidad mayor en la diversidad funcional (34%) y filogenética (32%) de aves en los policultivos respecto a los monocultivos (monocultivo = 1.79; policultivo = 2.42 y monocultivo = 2.29; policultivo = 3.04, respectivamente) (Figura 6; $LRR_{Abundancia} = 0.16 \pm 0.09$; $LRR_{Riqueza} = 0.31 \pm 0.10$; $LRR_{FD} = 0.29 \pm 0.09$; $LRR_{PD} = 0.28 \pm 0.11$; $\pm IC$ 95%).

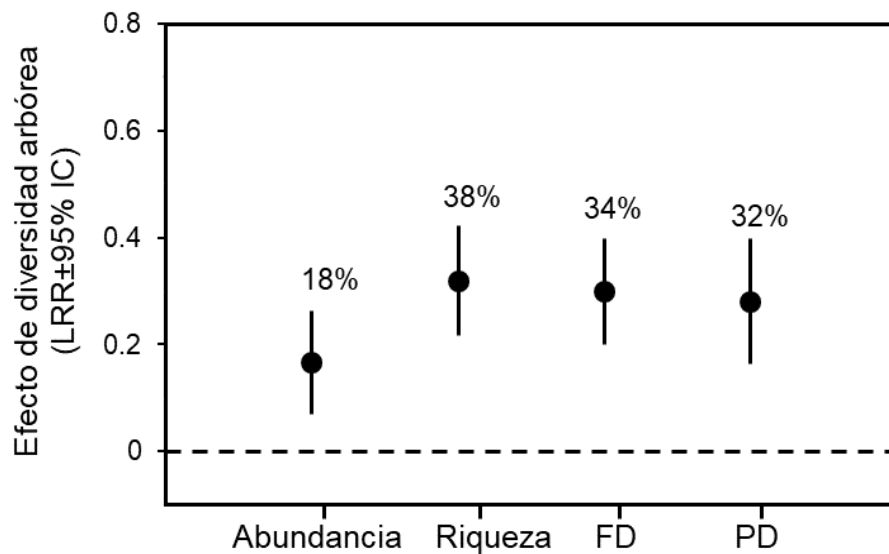


Figura 6. Efecto de la diversidad arbórea ($LRR = \log(\text{media policultivo} / \text{media monocultivo})$) sobre la estabilidad temporal (media / desviación estándar entre muestreos) en abundancia, riqueza, diversidad funcional (FD) y filogenética (PD) de aves. Las barras de error son intervalos de confianza de 95%.

Variación intra-anual en el efecto de diversidad arbórea

La magnitud del efecto de la diversidad arbórea varió temporalmente (intra-anual) en todos los descriptores de la comunidad de aves. En cuanto a la abundancia, se observaron incrementos del 11% (diciembre: monocultivo = 3.53; policultivo = 3.95 individuos) y hasta del 80% (noviembre: monocultivo = 2.41; policultivo = 4.35 individuos) en policultivo respecto a monocultivo. La mayoría de los tamaños de efecto fueron significativos (rango de LRRs de 0.23 ± 0.21 a 0.58 ± 0.22 ; \pm IC 95%), a excepción del mes de diciembre (LR = 0.11 ± 0.37) (Figura 7a). En el caso de riqueza de especies, se observó un patrón similar con un rango entre muestreos del 0% (diciembre: monocultivo = 2.18; policultivo = 2.2 especies) y hasta del 76% (noviembre: monocultivo = 1.78; policultivo = 3.15 especies) de incremento en el valor promedio en policultivo respecto a monocultivo. Todos los muestreos, excepto mayo (LR = 0.17 ± 0.16) y diciembre (LR = 0.005 ± 0.26), mostraron tamaños de efecto significativos (rango de LRRs de 0.26 ± 0.16 a 0.56 ± 0.20 ; \pm IC 95%) (Figura 7b).

Por último, en el caso de la diversidad de aves, se observaron incrementos en la diversidad funcional del 11% (diciembre: monocultivo = 0.26; policultivo = 0.29) hasta del 48% (noviembre: monocultivo = 0.24; policultivo = 0.36) en parcelas de policultivo con relación a monocultivo dependiendo del muestreo. A excepción del mes de diciembre (LR = 0.10 ± 0.21), todos los muestreos mostraron tamaños de efecto significativos (rango de LRRs = 0.14 ± 0.13 a 0.39 ± 0.16 ; \pm IC 95%) (Figura 7c). En el caso de la diversidad filogenética, se observó un patrón similar, la magnitud del efecto de diversidad varió de 8% (enero: monocultivo = 262.46; policultivo = 285.08) a 58% (noviembre: monocultivo = 144.55; policultivo = 229.23) de incremento en promedio para parcelas de policultivos respecto monocultivos. A excepción del mes de enero (LRR = 0.08 ± 0.09), todos los tamaños de efecto fueron significativos (rango de LRRs = 0.13 ± 0.09 a 0.46 ± 0.14 ; \pm IC 95%) (Figura 7d). Adicionalmente, no se encontró el efecto de “transgressive overyielding” intra-anual,

i.e. el valor promedio en policultivos para las variables en cuestión no superó al monocultivo más productivo. No obstante, se encontró variación a lo largo del estudio en la identidad de las especies de los monocultivos más productivos, indicando que la identidad de la especie de árbol con efectos dominantes fluctuó entre muestreos (Anexo 3).

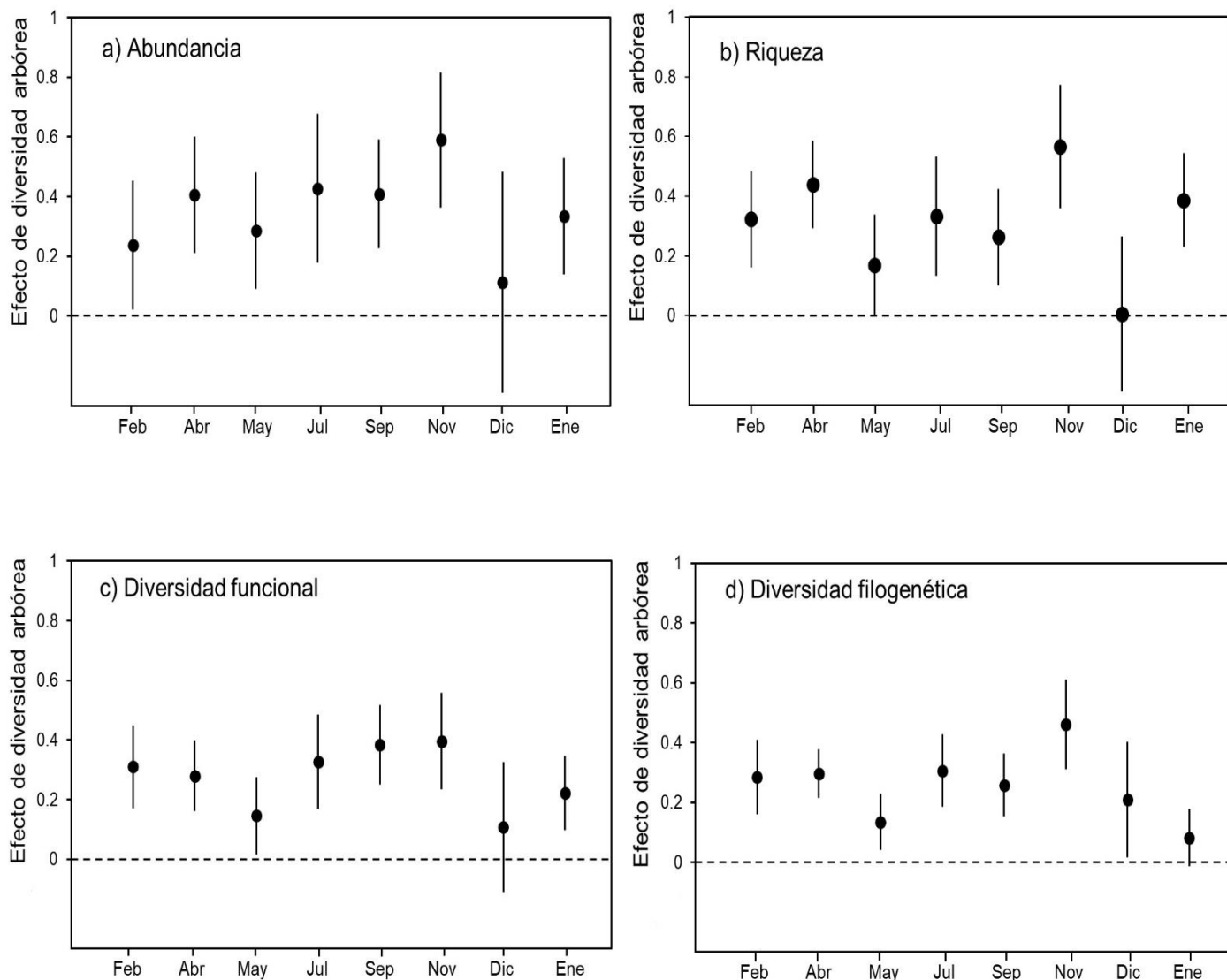


Figura 7. Variación intra-anual en el efecto de diversidad arbórea ($LRR = \log(\text{media policultivo}/\text{media monocultivo})$) sobre la abundancia (a), riqueza (b), diversidad funcional (c) y filogenética (d) de aves ($LRR \pm IC 95\%$).

DISCUSIÓN

En este estudio se encontraron efectos positivos de la diversidad de especies arbóreas sobre la comunidad de aves asociadas en una plantación forestal mixta. En general, se observaron incrementos significativos en los valores de abundancia y diversidad (taxonómica, funcional y filogenética) en condiciones de policultivo respecto a condiciones de monocultivo. Asimismo, se observaron efectos significativos de la diversidad arbórea en la composición de especies de aves. En conjunto, el efecto de una mayor diversidad arbórea refleja diferencias en el grado de atracción y patrones de forrajeo de las aves en policultivo respecto a monocultivo. De igual forma, se observó que, a pesar de variaciones temporales en la magnitud de los efectos de la diversidad arbórea, en condiciones de policultivo existió una mayor estabilidad (i.e. menos variabilidad entre muestreos) que en monocultivo. En conjunto, estos resultados muestran efectos sustanciales de la diversidad arbórea no sólo sobre valores totales de abundancia y riqueza de aves a lo largo del estudio, sino también sobre la estabilidad temporal en dichos descriptores de la comunidad de aves.

Efecto de la diversidad arbórea sobre la comunidad de aves

Existe plena evidencia a partir de estudios experimentales de los efectos positivos de la diversidad de plantas sobre la abundancia y diversidad de consumidores, principalmente artrópodos (revisado por Moreira et al. 2016), y en menor grado sobre vertebrados (e.g. Parker et al. 2010, Cook-Patton et al. 2014, Muiruri et al. 2015). El presente estudio es de los únicos estudios que experimentalmente ha evaluado efectos de diversidad arbórea sobre aves (pero ver Muiruri et al. 2016), particularmente en sistemas tropicales. La mayoría de los estudios que han evaluado el efecto de diversidad vegetal sobre vertebrados y aves en particular, han sido correlacionales, es decir no han implicado una manipulación

experimental de la diversidad vegetal para probar su efecto (e.g. Laiolo 2002, Jiménez-Lang 2017; revisado por Mooney et al. 2010, Castagneyrol y Jactel 2012, Maas et al. 2016). Una excepción reciente, es el estudio experimental por Muiruri et al. (2016), quienes reportan efectos positivos de la diversidad de árboles templados sobre el forrajeo y depredación por aves, mas no evalúan efectos sobre la abundancia y diversidad de aves. Aunque el diseño de este experimento fue a una escala relativamente pequeña, considerando el tamaño y distancia entre las parcelas, nuestros resultados permiten observar el efecto de diversidad y corroboran además los patrones observados de un estudio previo en el mismo sistema evaluado, en el cual Nell et al. (en revisión) encontraron de igual manera efectos positivos de la diversidad arbórea sobre la abundancia y diversidad de aves insectívoras. El incremento en la abundancia y diversidad de aves indica que, incluso a escalas espaciales pequeñas, la diversidad arbórea atrae un mayor número de individuos y especies de aves, probablemente al proporcionar condiciones más diversas y favorables en comparación al promedio de condiciones en monocultivo. Estos efectos podrían considerarse similares a los observados en estudios que han encontrado asociaciones entre cambios en la comunidad de aves y cambios en la estructura de comunidades vegetales, tanto a nivel local (Bojorges y López 2006) como de paisaje (Flather y Sauer 1996, Gillespie y Hartmut 2001, Jiménez 2017, MacGregor-Fors et al. 2018). En nuestro caso, los efectos positivos de diversidad vegetal podrían explicarse porque los policultivos son fisonómicamente más complejos, ofreciendo diferentes hábitats para especies de aves con diferentes preferencias y requerimientos (Agrawal et al. 2006, Moreira et al. 2016). De igual forma, cuentan con condiciones micro-climáticas más favorables, un factor importante sobre las comunidades de aves (Chen et al. 1999, Frey et al. 2016), por ejemplo, temperaturas altas menos extremas, por la presencia de una o más especies arbóreas con follaje a lo largo del año, producto de diferencias en la fenología foliar entre especies (Hardwick et al. 2015, Kunert y Mercado 2015). Asimismo, es posible que los policultivos contaran con una mayor abundancia o diversidad de presas (Haddad et al. 2009).

Las diferencias en requerimientos de hábitats por parte de las aves se ven reflejadas a su vez en las notables diferencias (>20%) que se observaron tanto en los valores de diversidad funcional, que muestran disimilitudes de acuerdo con los caracteres morfológicos de las especies, como en la diversidad filogenética, que muestra disimilitudes evolutivas entre ellas (Petchey y Gaston 2002, Flynn et al. 2011), lo cuales fueron mayores en condiciones de policultivo. Estas diferencias sugieren que aún un incremento modesto en diversidad en especies arbóreas tiene un efecto muy importante en ambos niveles de diversidad de aves.

Al examinar a más detalle la naturaleza del efecto de diversidad arbórea sobre la abundancia y diversidad de aves, encontramos que el valor promedio de cada uno de estos descriptores en policultivos no superó al del monocultivo con el valor más alto, i.e. no hubo evidencia de *transgressive overyielding* (Tilman et al. 2001, Hector et al. 2002, Cardinale et al. 2007, Schmid et al. 2008, Guenay et al. 2013). Esto sugiere que existen efectos de especies arbóreas dominantes o efectos de selección (Loreau y Hector 2001, Fox et al. 2005), en este caso producto de que especies vegetales que atraen un alto número de individuos y especies de aves en monocultivo tienen un efecto desproporcionadamente fuerte de atracción de aves en policultivo y terminan contribuyendo al efecto de diversidad. Específicamente en este estudio *C. pentandra* y *E. cyclocarpum*, presentaron los valores más altos de abundancia y diversidad de aves en monocultivo. Esto no implica la ausencia de efectos de complementariedad entre especies arbóreas, es decir efectos no aditivos de diversidad vegetal sobre la comunidad de aves producto de interacciones positivas entre especies arbóreas que contribuyen a un aumento en la abundancia y diversidad de aves (Cardinale et al. 2007). No obstante, los resultados sugieren que dicha complementariedad no fue lo suficientemente fuerte como para generar *transgressive overyielding*. Este patrón coincide en términos generales con estudios previos de diversidad vegetal sobre faunas asociadas, en los cuales la presencia de *transgressive overyielding* no es común (Cardinale et al. 2006).

Respecto a la composición de especies de aves, la familia Tyrannidae y Parulidae fueron las más representativas, lo cual concuerda con estudios de avifauna realizados en Yucatán y el sureste de México (Guerrero 2002, Guerrero 2007, Uc-KeB 2009). Esto sugiere que la plantación experimental posee algunas características abióticas y bióticas semejantes a bosques naturales, las cuales resultan en la atracción de los grupos funcionales y taxonómicos de aves más comunes de la región, aunque no se descarta que la cercanía con la vegetación adyacente tenga influencia sobre este resultado. No obstante, los resultados coinciden con estudios previos que han mostrado que los sistemas agroforestales presentan ciertas similitudes en cuanto a la estructura de la comunidad de aves en comparación a bosques no manejados (Bhagwat et al. 2008). En términos generales, observamos diferencias significativas en la composición de aves entre monocultivos y policultivos, siendo además menos variables entre las parcelas de policultivo que las de monocultivo, lo que sugiere una segregación de las especies a cada tipo de tratamiento, donde algunas especies de aves responden diferencialmente a cada nivel de diversidad arbórea. Esto coincide con resultados previos en este sistema (Nell et al. en revisión) que han reportado que la diversidad de las especies arbóreas influye en la composición de especies de aves. De igual forma, cabe notar que la comunidad de aves puede verse fuertemente afectada por la composición de las especies arbóreas (Fleishman et al. 2003, Lee y Rotenberry 2005, Gil-Tena et al. 2007). No obstante, el diseño de este experimento no permitió evaluar de forma robusta el efecto de composición de especies arbóreas (ver *Métodos*), por lo cual esto representa una tarea pendiente en futuros trabajos.

Variación intra-anual de la abundancia, riqueza y diversidad de aves

Se observó una marcada variación intra-anual en la abundancia y diversidad de aves a lo largo del año de estudio. Los valores más altos de riqueza y abundancia promedio por parcela se registraron en los meses de abril, mayo (época seca e inicio

de la época de lluvias), y julio (época de lluvias), y posiblemente estén asociados a la temporada de reproducción de especies residentes según lo reportado en sistemas naturales de la región (Chablé-Santos 2008). Durante la temporada de reproducción, las especies de aves presentan una mayor actividad, que incluye la búsqueda de pareja y recursos para la construcción de nidos, establecimiento de territorios y anidación (Gill 1990), lo cual podría haber causado una mayor presencia y uso del sistema experimental por parte de las especies de aves más comunes en el sitio de estudio (Selmi y Boulinier 2003, Chablé-Santos 2008).

Por otro lado, los valores promedio más bajos de abundancia y riqueza de aves se observaron en los meses de noviembre y diciembre (época de nortes), a pesar de representar el período del año en el cual están presentes especies migratorias en el sitio. De hecho, los resultados mostraron que los meses correspondientes a la época de nortes presentaron la mayor riqueza y abundancia de aves migratorias, tal y como se ha encontrado en otros trabajos realizados en la región (Guerrero 2002, Deppe y Rotenb 2005, Chablé-Santos 2009, Uc-Keb 2009). El bajo promedio de abundancia y riqueza de aves durante este período posiblemente refleje una menor disponibilidad de recursos, condiciones climáticas desfavorables para la actividad de aves como la presencia de neblina o bien, descensos de temperatura registrados durante estos muestreos. En este sentido, parece ser que, aunque las aves migratorias contribuyen a la diversidad de aves en el sitio (e.g. Guerrero 2002, Deppe y Rotenb 2005), el patrón observado sugiere que no fue suficiente para contrarrestar un menor uso y actividad por parte de las especies residentes. Por tanto, esto indica que las especies residentes, al ser el componente de la avifauna mejor representado en el sistema experimental, rigen los patrones generales de variación temporal de abundancia y diversidad de aves observados durante el estudio.

Efecto de la diversidad arbórea sobre la estabilidad temporal de la comunidad de aves

De manera interesante, nuestros resultados también demostraron un efecto positivo de la diversidad de especies arbóreas sobre la estabilidad temporal de la abundancia y diversidad de aves. Este resultado es altamente relevante, ya que demuestra que la abundancia y diversidad de aves asociadas que hacen uso del sistema experimental son temporalmente más consistentes en policultivos que en monocultivos. Estudios manipulativos previos han mostrado que la diversidad vegetal tiene efectos estabilizadores sobre funciones ecosistémicas como la productividad primaria (Lehman y Tilman 2000, Cottingham et al. 2001, Tilman et al. 2006, Hector et al. 2010). Sin embargo, son pocos los estudios que han evaluado los efectos de la diversidad vegetal sobre la estabilidad de faunas asociadas. Una excepción es el trabajo de Haddad et al. (2011), quienes encontraron que parcelas con un mayor número de especies herbáceas tenían valores de abundancia y diversidad de artrópodos temporalmente más estables a lo largo de un período de 11 años. Los autores atribuyeron dichos efectos principalmente a una mayor estabilidad en la productividad primaria en parcelas diversas, la cual se reflejó en una mayor estabilidad de la comunidad de artrópodos. Hasta la fecha, no se tienen trabajos experimentales que hayan demostrado dichos efectos en comunidades arbóreas y vertebrados asociados. En este sentido, nuestro estudio fue de corto plazo (un año) por lo que los patrones observados no estarían asociados a estabilidad en productividad primaria. En su lugar, el efecto de diversidad arbórea sobre la estabilidad en la abundancia y diversidad de las aves podría ser producto de una mayor consistencia intra-anual en la abundancia o diversidad de recursos o presas, sitios para refugio o percha, o condiciones abióticas en policultivos. Esto favorecería un uso más consistente y sostenido de dichas parcelas por parte de las aves a lo largo del año. De igual forma, es posible que, a mayor diversidad de aves, las respuestas diferenciadas o asincrónicas entre especies de aves resulten en una mayor estabilidad en la comunidad, lo cual se conoce como efecto de

aseguramiento o “insurance hypothesis” (Yachi y Loreau 1999, Hector et al. 2010). Se especula que uno o más de estos mecanismos se fortalecería a través de los años en etapas de sucesión más avanzadas, según lo encontrado para efectos de diversidad sobre productividad primaria (Tilman et al. 2001, Cardinale et al. 2011).

La estabilidad sobre la comunidad de aves tendría importantes implicaciones sobre los servicios ecosistémicos proporcionadas por las mismas, incluyendo la polinización, dispersión de semillas y control de insectos plaga (Hughes et al. 2002, Sekercioglu 2006, Whelan et al. 2008). Respecto al control de plagas, en un estudio manipulativo previo en el mismo sistema de estudio, Nell et al. (en revisión) encontraron que los policultivos tienen una mayor diversidad de aves insectívoras, la cual a su vez resultó en mayores niveles de depredación por parte de éstas. En este sentido, una mayor estabilidad en la diversidad de aves podría significar una mayor estabilidad y efectividad en el control de plagas por parte de las aves.

Variación intra-anual en el efecto de diversidad arbórea

Se observó una marcada variación intra-anual en la magnitud del efecto de diversidad sobre la diversidad y abundancia de aves. Específicamente, la magnitud del efecto de diversidad arbórea sobre la abundancia y diversidad de aves fue en términos generales mayor en el mes de noviembre, moderado durante abril, julio y septiembre, mientras que los tamaños de efecto más débiles ocurrieron durante mayo y diciembre (en este segundo caso, siendo no significativo para la mayoría de las variables analizadas). Este patrón de variación en el efecto de diversidad no coincidió con el patrón temporal de abundancia y diversidad de aves (e.g. la mayor abundancia y diversidad de aves se registró en julio y septiembre, meses con tamaños de efecto moderados), sugiriendo que la variación temporal en las respuestas de la comunidad de aves a la diversidad arbórea no estuvo determinada por la abundancia y diversidad de aves durante los diferentes períodos del año. Por

otro lado, es posible que cambios temporales en la composición de aves según lo observado en estudios previos (e.g. Malizia 2001, Deppe y Rotenb 2005, Johnson 2005) hayan influido en la magnitud del efecto de diversidad. Por ejemplo, si las especies migratorias difieren en sus respuestas a la diversidad forestal (e.g. de acuerdo con su comportamiento de forrajeo y requerimientos de hábitat) respecto a residentes (Smith et al. 2001), entonces una mayor representación de especies migratorias durante la época invernal (i.e. nortes) podría influir sobre el efecto de diversidad arbórea. De igual forma, cambios estacionales en las condiciones climáticas (Malizia 2001, Walther et al. 2017), independientemente de cambios en la composición de aves, podrían conducir a cambios en el comportamiento y forrajeo de las aves, y esto haber influido sobre las respuestas de las aves a la diversidad arbórea. Ninguna de estas explicaciones es mutuamente excluyente, y todas merecen un escrutinio formal en futuros estudios.

Los resultados del análisis por muestreo también mostraron que, para ninguno de ellos, incluyendo aquellos con los tamaños de efecto más grandes, la media de abundancia y diversidad de aves para policultivos superó a la media del monocultivo más productivo. Esto corrobora la influencia de especies arbóreas dominantes sobre la avifauna como mecanismo principal en la generación de efectos de diversidad arbórea observados a lo largo del año de estudio. No obstante, es importante mencionar que la identidad de la especie con el valor más alto en monocultivo varió entre muestreos, mientras que la media de policultivos fue similar a la del monocultivo más alto en la mayoría de los muestreos (Anexo 3). Por tanto, a pesar de que no se observó *transgressive overyielding* durante cada muestreo, el efecto positivo de la diversidad arbórea sobre la estabilidad de la comunidad de aves se ve reflejado en valores promedio de policultivo consistentemente altos en la mayoría de los muestreos, mientras que para monocultivos se presentó mayor fluctuación entre muestreos, a tal grado que la identidad de las especies con valores más altos en monocultivo cambió a lo largo del año. Por lo tanto, si bien no hubo evidencia de *transgressive overyielding* dentro de los muestreos, la diversidad

arbórea resultó en un efecto de “aseguramiento” temporal que se expresa entre muestreos (Yachi y Loreau 1999, Hector et al. 2010).

CONCLUSIONES

El efecto de diversidad de especies arbóreas sobre la comunidad de aves asociadas a la plantación forestal se atribuye a las condiciones más favorables y mayor diversidad de recursos presentes en policultivo que en monocultivo. De igual forma, los efectos de la diversidad arbórea sobre la estabilidad temporal de la comunidad de aves podrían deberse a una mayor consistencia intra-anual en las condiciones bióticas o abióticas proporcionados por policultivos respecto a monocultivos. Cualquiera que sea el mecanismo, este resultado tiene importantes implicaciones en cuanto al mantenimiento y persistencia de servicios ecosistémicos proporcionados por las aves (e.g. control de plagas o polinización). En general, este estudio demuestra el papel que juega la diversidad arbórea sobre una comunidad de aves. No obstante, son necesarios realizar estudios adicionales considerando múltiples escalas espaciales, así como en múltiples sitios para obtener una mayor representatividad de la riqueza y grupos funcionales de aves en la región.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a E. Alcocer, C. Padilla, R. Avilés, W. Adrián y Y. Chontal por la asistencia en campo. Al INIFAP al proporcionar alojamiento logístico para el muestreo. A la Dra. Colleen Nell, por su orientación en la metodología y análisis estadísticos. Al Conacyt por la beca proporcionada para este proyecto.

REFERENCIAS

- Agrawal, A. A. et al. 2006. Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores. – *Quart Rev Biol.* 81(4):349-376.
- Almazán-Núñez, R. et al. 2015. Distribution of the community of frugivorous birds along a successional gradient in a tropical dry forest in south-western Mexico. – *J. Trop. Ecol.* 31(01):57-68.
- Azpiroz, A.B. y Blake, J.G. 2016. Associations of grassland birds with vegetation structure in the Northern Campos of Uruguay. – *The Condor: Ornithological Applications* 118(1):12-23.
- Berlanga, H. et al. 2015. Aves de México: lista actualizada de especies y nombres comunes. – CONABIO. México, DF.
- Bojorges, B.J.C. y López, M.L. 2006. Asociación de la riqueza y diversidad de especies de aves y estructura de la vegetación en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. – *Rev Mex Biodivers.* 77(2): 235-249.
- Bhagwat, S. A. et al. 2008. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? – *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 23(5):261-267
- Cardinale, B.J. et al. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. – *Am. J. Bot.* 98:572-592.
- Cardinale, B.J. et al. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. – *PNAS* 104(46):18123-18128.
- Cardinale, B.J. et al. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. – *Nature* 443:989-992.
- Castagneyrol, B. y Jactel, H. 2012. Unraveling plant–animal diversity relationships: a meta-regression analysis. – *Ecology* 93(9):2115-2124.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.

- Cook-Patton, S.C. et al. 2014. Positive interactions between herbivores and plant diversity shape forest regeneration. – *Proc. R. Soc. B* 281:20140261. doi: 10.1098/rspb.2014.0261
- Cottingham, K.L. et al. 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. – *Ecol. Lett.* 4:72-85.
- Chablé-Santos, J.B. 2009. Composición y distribución de la avifauna de la Reserva estatal el Palmar, Yucatán, México. -Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Chablé-Santos, J.B. et al. 2008. Bird diversity in the petens of Yucatan State, Mexico. – *Ornitol. Neotrop.* 19:55-70.
- Chen, J. et al. 1999. Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology: Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. – *BioScience.* 49(4):288-297.
- Chesser, R. T. et al. 2018. Check-list of North American Birds (online). – American Ornithological Society. <<http://checklist.aou.org/taxa>>
- Deppe, J.L. y Rotenb, J.T. 2005. Temporal patterns in fall migrant communities in Yucatan, Mexico. – *The Condor* 107(2):228-243.
- Dunn, J.L. y Alderfer, J. 2017. Field guide to the birds of North America. -National Geographic Society, Washington, D.C. EUA.
- Fox, J. 2005. Interpreting the 'selection effect' of biodiversity on ecosystem function. – *Ecology Letters* 8:846-856.
- Flather, C.H. y Sauer, J.R. 1996. Using landscape ecology to test hypotheses about large-scale abundance patterns in migratory birds. – *Ecology* 77(1):28-35.
- Fleishman, E. et al. 2003. Effects of floristics, physiognomy and non-native vegetation on riparian bird communities in a Mojave Desert watershed. – *J Anim Ecol.* 72:484-490.
- Flynn, D.F.B. et al. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. – *Ecology* 92:1573-1581.
- Frey, S.J.K., et al. 2016. Microclimate predicts within-season distribution dynamics of montane forest birds. – *Divers. Distrib.* 22(9):944–959. doi:10.1111/ddi.12456

- Giffard, B. et al. 2013. Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory. – *Ecol Entomol.* 38:448-455.
- Gil, B. 1990. *Ornithology*. – Ed. W.H. Freeman and Company. New York.
- Gil-Tena, A. et al. 2007. Effects of forest composition and structure on bird species richness in a Mediterranean context: Implications for forest ecosystem management. – *For. Ecol. Manage.* 242:470-476.
- Gillespie, T.W. y Hartmut, W. 2001. Distribution of bird species richness at a regional scale in tropical dry forest of Central America. – *J. Biogeogr.* 28:651-662.
- Gómez-Ortiz, Y. et al. 2017. Spatial variation of mammal richness, functional and phylogenetic diversity in the Mexican Transition Zone. – *Community Ecol.* 18(2):121-127.
- Guenay, Y. et al. 2013. Transgressive overyielding of soil microbial biomass in a grassland plant diversity gradient. – *Soil Biol. Biochem.* 60:122-124.
- Guerrero, G.L.L. 2007. Diversidad de aves y su potencial como grupo indicador en la Reserva Estatal de Dzilam, Yucatán, México. – Universidad Autónoma de Yucatán, México.
- Guerrero, G.L.L. 2002. Estructura de la comunidad de aves en una selva mediana subcaducifolia en el Sur de Yucatán, México. – Universidad Autónoma de Yucatán, México.
- Haddad, N.M. et al. 2011. Plant diversity and the stability of foodwebs. – *Ecol. Lett.* 14:42-46.
- Haddad, N. M. et al. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. – *Ecol. Lett.* 12(10):1029-1039.
- Hardwick, S.R. et al. 2015. The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation: Forest disturbance drives changes in microclimate. – *Agric For Meteorol.* 201:187-195.
- Hector, A. et al. 2010. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. – *Ecology* 91(8): 2213-2220.

- Hector, A. et al. 2002. Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. – *Ecol. Lett.* 5:502-511.
- Hedges, L. et al. 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. – *Ecology* 80 (4) :1150-1156.
- Hirayama, K. et al. 2016. How do changes in forest stand development affect frugivorous bird abundance and fruit removal in warm-temperate forests of western Japan? – *Plant Ecol.* 217:1081-1094.
- Howell, S. y Webb, S. 1995. *The birds of Mexico and Central America.* – Oxford University Press. EUA.
- Hughes, J.B. et al. 2002. Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. – *Ecol. Lett.* 5:121-129.
- Jetz, W. et al. 2012. The global diversity of birds in space and time. – *Nature* 491: 444-448.
- Jiménez, L. N. 2017. Heterogeneidad del paisaje y la diversidad arbórea y de aves en ambientes humanizados de la Planicie Costera del Pacífico, Chiapas, México. – ECOSUR. Mexico.
- Johnson, M.D. et al. 2005. Migrants in Neotropical bird communities: an assessment of the breeding currency hypothesis. – *J Anim Ecol.* 74:333-341.
- Koricheva, J. et al. 2013. *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution.* – Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Kunert, N. y Mercado, C.A. 2015. Are mixed tropical tree plantations more resistant to drought than monocultures? – *Forests* 6:2029-2046 doi:10.3390/f6062029
- 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.
- Lee, P.Y y Rotenberry, J.T. 2005. Relationships between bird species and tree species assemblages in forested habitats of eastern North America. – *J. Biogeogr.* 32:1139-1150.
- Lehman, C.L. y Tilman, D. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. – *Am. Nat.* 156(5):534-552.

- Loreau, M. y Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. – *Nature* 412:72-76.
- Maas, B. et al. 2016. Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry landscapes. – *Biol. Rev.* 91:1081-1101.
- MacGregor-Fors, I. et al. 2018. Where are the birds in the matrix? Avian diversity in a neotropical landscape mosaic. – *Wilson J Ornithol.* 130(1):81–93.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity.* – Blackwell Publishing Company. 2011 p.
- Malizia, L. R. 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. – *Condor* 103:45-61.
- Mangeaud, A. 2004. La aplicación de técnicas de ordenación multivariadas en la entomología. – *Rev Soc Entomol Argent.* 63:1-10.
- Mooney, K.A. et al. 2010. Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. – *PNAS* 107(16): 7335-7340.
- Moreira, X. et al. 2016. Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. – *Curr. Opin. Insect. Sci.* 14:1-7.
- Muiruri, E.W. et al. 2016. Do birds see the forest for the trees? Scale-dependent effects of tree diversity on avian predation of artificial larvae. – *Oecologia* 180(3): 619-630.
- Muiruri, E.W. et al. 2015. Moose browsing alters tree diversity effects on birch growth and insect herbivory. – *Funct Ecol.* 29:724-735.
- Nell, C.S. et al. 2018. En revisión. Tropical tree diversity mediates foraging and predatory effects of insectivorous birds. – *Ecol. Lett.*
- Parker, J.D. et al. 2010. Herbivory enhances positive effects of plant genotypic diversity. – *Ecol. Lett.* 13:553-563.
- Petchey, O.L. y Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. – *Ecol. Lett.* 9:741-758.

- Petchey, O.L. y Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. – *Ecol. Lett.* 5:402-411.
- RStudio Team (2016). RStudio: Integrated Development for R. RStudio- Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Sekercioglu, C.H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. – *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 21:464-471.
- Selmi, S. y Boulinier, T. 2003. Does time of season influence bird species number determined from point-count data? A capture-recapture approach. – *J Field Ornithol.* 74 (4):349-356.
- Scherber, C. et al. 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. – *Nature* 468: 553–556.
- Schmid, B. et al. 2008. Biodiversity effects and transgressive overyielding. – *J Plant Ecol.* 1: 95–102.
- Smith, A. L. et al. 2001. Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forests of the Yucatan peninsula, Mexico. – *Biotropica* 33(1):153-170.
- Tilman, D. et al. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. – *Nature* 441:629-632.
- Tilman, D. et al. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. – *Science* 294:843-845.
- Uc-Keb, M. 2009. Diversidad y composición de aves de una selva mediana subcaducifolia del sur del estado de Yucatán, México. – Universidad Autónoma de Yucatán México.
- Van Bael, S.A. et al. 2008. Birds as predators in tropical agroforestry systems. – *Ecology* 89:928-934.
- Walther, B.A. et al. 2017. The effects of rainfall, temperature, and wind on a community of montane birds in Shei-Pa National Park, Taiwan. – *Zool. Stud.* 56: 23 doi:10.6620/ZS.2017.56-23.
- Wilman, H. et al. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. – *Ecology* 95:2027–2027.

Whelan, C.J. et al. 2008. Ecosystem Services Provided by Birds. – Ann. N. Y. Acad. Sci. 1134: 25–60.

Yachi, S. y Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA 96(4): 1463-1468.

Anexo 2.-Listado taxonómico de las especies de aves registradas en la plantación forestal.

Clasificación taxonómica	Estacionalidad	Gremio
COLUMBIFORMES		
Columbidae		
<i>Patagioenas flavirostris</i>	R	F-N
<i>Columbina passerina</i>	R	O
<i>Columbina talpacoti</i>	R	G
<i>Leptotila verreauxi</i>	R	G
<i>Zenaida asiatica</i>	R	G
CUCULIFORMES		
Cuculidae		
<i>Piaya cayana</i>	R	I
<i>Coccyzus americanus</i>	MV/T	I
<i>Coccyzus minor</i>	R	I
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	R	I
APODIFORMES		
Trochilidae		
<i>Archilochus colubris</i>	MI/T	F-N
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	R	F-N
<i>Campylopterus curvipennis</i>	R	F-N
<i>Amazilia candida</i>	R	F-N
<i>Amazilia yucatanensis</i>	R	F-N
<i>Amazilia rutila</i>	R	F-N
CORACIIFORMES		
Momotidae		
<i>Momotus lessonii</i>	R	O
<i>Eumomota superciliosa</i>	R	I
PICIFORMES		
Picidae		
<i>Melanerpes pygmaeus</i>	R	I
<i>Melanerpes aurifrons</i>	R	O
<i>Dryocopus lineatus</i>	R	I
PSITTACIFORMES		
Psittacidae		
<i>Eupsittula nana</i>	R	F-N
PASSERIFORMES		
Tityridae		
<i>Tityra semifasciata</i>	R	F-N
<i>Tityra inquisitor</i>	R	F-N

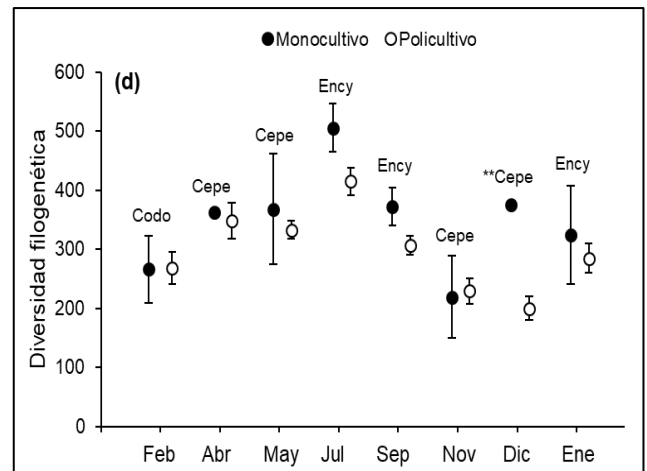
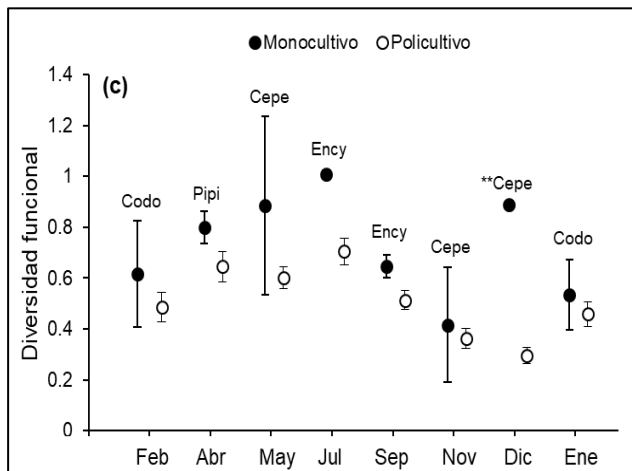
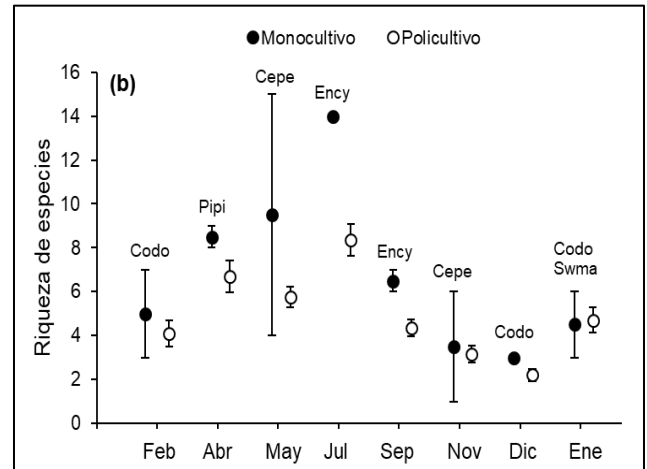
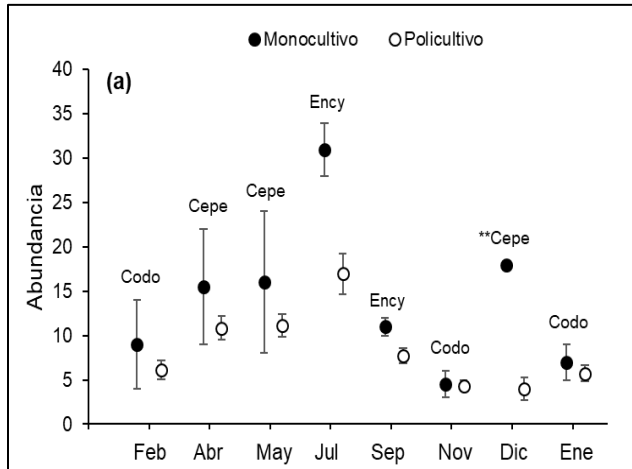
Clasificación taxonómica	Estacionalidad	Gremio
<i>Pachyramphus major</i>	R	O
<i>Pachyramphus aglaiae</i>	R	O
Tyrannidae		
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	R	I
<i>Camptostoma imberbe</i>	R	I
<i>Myiopagis viridicata</i>	R	I
<i>Attila spadiceus</i>	R	O
<i>Myiarchus yucatanensis</i>	R	I
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	R	I
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	R	I
<i>Pitangus sulphuratus</i>	R	O
<i>Megarynchus pitangua</i>	R	I
<i>Myiozetetes similis</i>	R	O
<i>Myiodynastes luteiventris</i>	MV	O
<i>Tyrannus melancholicus</i>	R	I
<i>Tyrannus couchii</i>	R	I
<i>Contopus virens</i>	T	I
<i>Contopus cinereus</i>	R	I
<i>Empidonax minimus</i>	MI	I
Vireonidae		
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	R	I
<i>Vireo griseus</i>	MI	I
<i>Vireo pallens</i>	R	I
<i>Vireo flavifrons</i>	MI	I
<i>Vireo olivaceus</i>	T	I
<i>Vireo flavoviridis</i>	MV	I
Corvidae		
<i>Cyanocorax yncas</i>	R	O
<i>Cyanocorax yucatanicus</i>	R	O
Troglodytidae		
<i>Uropsila leucogastra</i>	R	I
Poliophtilidae		
<i>Poliophtila caerulea</i>	R	I
Turdidae		
<i>Turdus grayi</i>	R	F-N
Mimidae		
<i>Melanoptila glabrirostris</i>	R	I
Passerellidae		
<i>Arremonops rufivirgatus</i>	R	O

Clasificación taxonómica	Estacionalidad	Gremio
Icteridae		
<i>Amblycercus holosericeus</i>	R	I
<i>Icterus prothemelas</i>	R	F-N
<i>Icterus cucullatus</i>	R	O
<i>Icterus mesomelas</i>	R	I
<i>Icterus auratus</i>	R	O
<i>Icterus gularis</i>	R	I
<i>Molothrus aeneus</i>	R	I
<i>Dives dives</i>	R	I
Parulidae		
<i>Seiurus aurocapilla</i>	MI	I
<i>Mniotilta varia</i>	MI	I
<i>Oreothlypis peregrina</i>	MI	I
<i>Geothlypis poliocephala</i>	R	I
<i>Geothlypis trichas</i>	MI/R	I
<i>Setophaga citrina</i>	MI	I
<i>Setophaga ruticilla</i>	MI	I
<i>Setophaga cerulea</i>	MI	I
<i>Setophaga americana</i>	MI	I
<i>Setophaga magnolia</i>	MI	I
<i>Setophaga petechia</i>	MI	I
<i>Setophaga dominica</i>	MI	I
<i>Setophaga virens</i>	MI	I
Cardinalidae		
<i>Piranga rubra</i>	MI/MV	I
<i>Habia fuscicauda</i>	R	I
<i>Pheucticus ludovicianus</i>	MI/T	O
<i>Passerina caerulea</i>	MI/R/MV	O
<i>Passerina cyanea</i>	MI	G
<i>Passerina ciris</i>	MI/MV	G
Thraupidae		
<i>Tiaris olivaceus</i>	R	G
<i>Saltator atriceps</i>	R	I
<i>Saltator coerulescens</i>	R	I

Estacionalidad: R=Residente; M=Migratorio, MV=Migratorio de verano; T=Transitorio

Gremio: I=Invertebrado; F-N=Frugívoro-Nectarívoro; G=Granívoro; O=Omnívoro (Clasificación recopilado de Wilman et al. 2014).

Anexo 3. Promedio (\pm error estándar) de la abundancia (a), riqueza (b), diversidad funcional (c) y filogenética (d) de aves para el monocultivo más productivo comparado con el promedio global (\pm error estándar) de policultivos (N=20) de cada muestreo (“transgressive overyielding”), respectivamente. El nombre de la especie de árbol de cada monocultivo está abreviado con las dos primeras letras del género y especie: Codo (*Cordia dodecandra*), Cepe (*Ceiba pentandra*), Ency (*Enterolobium cyclocarpum*), Pipi (*Piscidia piscipula*), Swma (*Swietenia macrophylla*) y Taro (*Tabebuia rosea*).



Nota: ** Monocultivo sin repetición (n=1 parcela)