



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA**  
**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**POSTGRADO DE ECOLOGÍA**



**Seminario de Grado de Doctorado**

**EL EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN**  
**DEL BOSQUE HÚMEDO NEOTROPICAL**  
**SOBRE LA AVIFAUNA MONTANA**

**Elaborado por:**

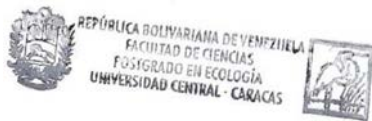
**MSc. Sandra B. Giner F.**

**Tutor: Dr. Jorge L. Pérez-Emán (UCV)**

**Jurado evaluador:**

**Dr. Jon Paul Rodríguez (IVIC)**

**Dr. Carlos Bosque (USB)**



**Caracas 2004**

## Contenido

Introducción	7
El Bosque Húmedo Montano del Neotrópico	8
Caracterización de la avifauna montana.	12
Consecuencias de la fragmentación del hábitat	11
Reducción del hábitat	13
Efecto de borde	16
Aislamiento	19
Efecto de la fragmentación sobre las poblaciones de aves	25
Disponibilidad de recursos	25
Recursos alimentarios	28
Recursos para anidación	34
Capacidad de dispersión	37
Depredación y parasitismo de nidada	38
Grupos vulnerables y resilientes a la fragmentación del bosque húmedo montano	44
Tamaño corporal	44
Gremio trófico	46
Frugívoros	48
Insectívoros	50
Nectarívoros	51
Otros gremios	51
Rango de distribución y tamaño poblacional	52

Tipo de anidación	53
Conclusiones	54
Bibliografía	57

## Índice de Tablas

Tabla 1: Diversidad y endemismos de aves de los principales bosques montanos Neotropicales	7
Tabla 2: Estudios sobre el efecto de la fragmentación de la avifauna en bosques montanos	14
Tabla 3: Número de capturas de especies frugívoras, respecto a la distancia al borde dentro del fragmento	30
Tabla 4: Extinción de especies de aves, según el gremio trófico, en dos localidades de los Andes de Colombia	48

## Índice de Figuras

Figura 1: Ubicación de los bosques de montaña en América Latina y el Caribe	4
Figura 2: Regiones zoogeográficas Neotropicales	8
Figura 3: Gradiente altitudinal de riqueza de las especies de aves de bosque montano en las cinco regiones montanas Neotropicales más diversas	9
Figura 4: Fragmentación de un bosque continuo.	11
Figura 5: Correlación entre el número de especies y el tamaño del fragmento	16
Figura 6: Comparación de la relación borde-interior del fragmento en dos áreas de igual tamaño (1km <sup>2</sup> ), a la izquierda como un sólo fragmento y a la derecha subdividido en cuatro fragmentos	18
Figura 7: Abundancia relativa de colibríes la Estación Biológica Las Cruces (LCBSFR) y en cinco fragmentos, Costa Rica, durante 1994-1999.	27
Figura 8: Variación de la abundancia del quetzal y total de frutas durante dos años.	31
Figura 9: Abundancia relativa de sustratos de anidación potencial (media±SE) para el Tapaculos Chucao en fragmentos de bosque y en el parque nacional (no fragmentado), Chiloé, Chile, 1996	35
Figura 10: Uso de sustratos de anidación por el Tapaculos Chucao en bosques fragmentados (n=150 nidos) y el parque nacional (n= 59 nidos), Chiloé, Chile, 1993-1999	36
Figura 11: Tasa de depredación diaria de nidos artificiales en los bosques tropicales y templados según el sitio de anidación y hábitat del bosque	41

Figura 12: Distribución de frecuencias de tamaños de especies presentes y  
extintas de los frugívoros de dosel

46

## Introducción

La avifauna del Neotrópico se caracteriza por su alta diversidad y, en particular, la avifauna montana destaca por su alto número de endémicos y de especies con distribución geográfica restringida (Terborgh y Winter 1982, Kattan 1992, Stotz *et al.* 1996, Fjeldsa y Rahbek 1997). Estas características le otorgan a la avifauna montana una connotación única dentro de la biodiversidad a nivel mundial (Stotz *et al.* 1996), pero simultáneamente incrementan su riesgo de vulnerabilidad a la extinción global (Terborgh y Winter 1982, Kattan 1992, Goerck 1997). Actualmente, la avifauna montana es considerada muy vulnerable, siendo afectada por diversos tipos de amenazas: destrucción y fragmentación de su hábitat, extracción de especies como mascotas y/o la cacería de subsistencia (Kattan *et al.* 1994, Renjifo 1999). De las amenazas señaladas, la fragmentación y destrucción del bosque es la principal amenaza a la avifauna Neotropical debido al incremento de las actividades antrópicas, especialmente en las áreas de bosque húmedo montano (Stotz *et al.* 1996, Fjeldsa y Rahbek 1997), las cuales incluyen extracción selectiva de especies maderables, agricultura extensiva e intensiva, ganadería, y el desarrollo de plantaciones y áreas urbanas (Brown y Kappelle 2001). Todas estas actividades ocasionan la fragmentación de las poblaciones de aves y pueden desencadenar procesos de extinción local, regional y global, que conducirían finalmente a la disminución de la biodiversidad Neotropical (Wilcove *et al.* 1986, Rolstad 1991, Turner 1996).

## **El Bosque Húmedo Montano del Neotrópico**

En América ocurre la mayor extensión de todas las categorías del bosque tropical. De 1.756 millones de hectáreas de bosque tropical natural a nivel mundial, estimados para 1990, la mayor extensión de bosque húmedo corresponde a América con el 58%. Igualmente, la mayor extensión de bosque montano ocurre en América con el 60% (Whitmore 1997). En el Neotrópico el bosque húmedo montano se extiende desde el norte de México hasta Tierra del Fuego (Stotz *et al.* 1996) y comprende una configuración compleja de comunidades biológicas distintas, típicamente caracterizadas por una alta endemidad de especies de plantas, producto de la compleja topografía y una historia biogeográfica caracterizada por la migración altitudinal continua de las zonas de vegetación en respuesta a un clima cambiante (Gentry 2001).

Los bosques montanos abarcan grandes extensiones es tanto altitudinal como latitudinalmente. Así, los más extensos del Neotrópico se ubican a lo largo de los Andes en las pendientes orientales, desde Colombia y Venezuela hasta Bolivia en el sur, en las pendientes boscosas occidentales, desde el sur de Costa Rica en Centro América hasta el norte de Ecuador, y en los bosques templados del sur de Chile; también en la Mata Atlántica de Brasil. Otras áreas de menor extensión de bosques montanos son los bosques en Tepuyes y lo localizados en muchas islas del Caribe (Figura 1, Stotz *et al.* 1996, Cavalier 1997). Altitudinalmente, los bosques montanos se extienden desde áreas contiguas al bosque de tierras bajas hasta la línea de árboles alrededor de los 3500 m de elevación. Se pueden distinguir diferentes tipos de vegetación asociados con zonas climáticas cuyos



límites altitudinales pueden variar, ampliando o disminuyendo el rango, según las condiciones locales de temperatura, humedad y protección del viento, y según la altura de la montaña (Van der Hammen y Hooghiemstra 2001). Esta diversidad de zonas climáticas tanto altitudinales como latitudinales incrementan la heterogeneidad de ecosistemas presentes en el bosque húmedo montano del Neotrópico.

El bosque húmedo montano del Neotrópico comprende fisionómicamente varios tipos de bosque. El bosque siempreverde montano que limita con el bosque de tierras bajas y se ubica en las tierras altas de Centroamérica y en Sur América; el bosque enano (Elfin) en Centro América y los Andes, ubicado debajo de los páramos y en crestas muy expuestas, en topes de montañas en muchas islas del Caribe y en los tepuyes; el bosque de *Polylepis* ubicado en los Andes desde el suroeste de Venezuela hasta el norte de Argentina y Chile; el bosque templado del sur, también denominado bosque montano templado y boreal (Brown y Kappelle 2001), actualmente en parches aislados, principalmente en las pendientes de los Andes, y en las tierras bajas del sur de Argentina y Chile; los bosques de pino, principalmente en Centroamérica en México y Guatemala, en parches locales en Nicaragua y en algunas islas del Caribe; y los bosques de pino y roble que se ubican en las áreas montanas desde el norte de México hasta el sur de Nicaragua (Stotz *et al* 1996, Hartshorn 2002). Desde el aspecto florístico, los bosques montanos neotropicales se caracterizan por una disminución lineal de la diversidad de especies con el incremento de la elevación desde los 1500 m hasta el límite superior del bosque y por presentar niveles de endemismo más altos a nivel de especie que las floras tropicales de tierras bajas (Gentry 2001). También hay una reducción de la diversidad con el aumento de la latitud, hacia los extremos subtropicales de México y Argentina (Gentry 2001).



Figura 1: Ubicación de los bosques de montaña en América Latina y el Caribe (tomado de Kappelle y Brown 2001).

El bosque húmedo montano Neotropical ha sido afectado por la actividad humana desde las primeras civilizaciones que existieron en América. En Mesoamérica estas civilizaciones se establecieron inicialmente en las tierras bajas, y sólo recientemente colonizaron las tierras altas, mientras que en los Andes las culturas preexistentes a la colonización española (2500 a 3000 AP) desarrollaron una agricultura intensiva en las tierras altas, por lo que la intervención antrópica en esta región ha sido mucho más prolongada en comparación con Mesoamérica (Brown y Kappelle 2001). Más recientemente, durante el siglo XX la deforestación se intensificó en el Neotrópico y redujo la cobertura original de los bosques húmedos montanos. Esta situación crítica se debe a la rápida transformación de los bosques montanos por la explotación excesiva y su conversión en sistemas agrícolas y campos de pastoreo (Brown y Kappelle 2001). Se estima que, durante la década de 1981 a 1990, se perdieron cerca de 16,6 millones de hectáreas de bosque montano en Centroamérica, el Caribe y Suramérica, a una tasa promedio anual del 1,2% (Whitmore 1997). La deforestación puede ser aún mayor en cada país. Las pérdidas de bosque por deforestación para diferentes países van desde el 50 % en el bosque mesófilo de montaña en México, hasta el 90 % en los bosques montanos en República Dominicana (Brown y Kappelle 2001). En Colombia sólo del 5 al 10% del bosque andino queda intacto (Brown y Kappelle 2001). En Brasil, la Mata Atlántica, para 1993, se había reducido al 8,7 % de su superficie boscosa original, la cual abarcaba cerca de un millón de km<sup>2</sup>. En Venezuela la tasa de deforestación anual incrementó de 245.000 ha/año en los años 70, a 600.000 ha/año en los años 80 (MARN 2001), mientras que en Costa Rica entre los años 60 y 70 fue de 60.000 ha/año (Harrison 1991).

La deforestación constante del bosque húmedo montano, junto con alto endemismo de especies, hacen de la preservación de sus áreas una de las más altas prioridades de conservación del mundo (Stotz *et al.* 1996, Brown y Kappelle 2001, Gentry 2001). Su conservación es necesaria para garantizar el mantenimiento de gran parte de la biodiversidad Neotropical; es por ello que estos ecosistemas son considerados, en la actualidad, uno de los más frágiles y amenazados a escala mundial (Stotz *et al.* 1996).

### **Caracterización de la avifauna montana Neotropical**

La diversidad de aves del bosque húmedo montano del Neotrópico es casi tan alta como la del bosque de tierras bajas. Sin embargo, de un total de 1.441 especies de aves que ocurren en el bosque húmedo montano, el 30 % (428) se restringen a este ecosistema forestal, mientras que, en el bosque de tierras bajas, de 2.070 especies de aves, sólo el 23 % (470) se restringe a éste (Stotz *et al.* 1996). Además, más de la mitad de las aves endémicas del Neotrópico de hábitat restringido\* (54%) habita en las montañas (Stotz *et al.* 1996, Teborgh y Winter 1982). Estas características de la avifauna montana, junto a su carácter único a nivel mundial, resaltan su importante contribución para la biodiversidad Neotropical (Stotz *et al.* 1996).

En el Neotrópico las regiones zoogeográficas que tienen bosques húmedos montanos son: los Andes del Norte (NAN), Centrales (CAN) y del Sur (SAN), las tierras altas de la Sierra Madre (MAH), las tierras altas del Chiriquí-Darién (CDH), la Mata

\* Se consideran especies de hábitat restringido aquéllas que se restringen a un solo tipo de bosque húmedo montano: bosque siempreverde montano, bosque enano, bosque de *Polylepis*, bosque templado del sur, bosque de pino o bosque de pino -roble, y sus bordes.

Atlántica (ATL), las islas del Caribe (GAN, LAN) y los Tepuyes (TEP), (Figura 2, Stotz *et al.* 1996). Por su mayor diversidad de aves montanas, mayor riqueza de endémicos y especies hábitat restringido destacan los Andes del Norte y Centrales (Tabla 1). También por los altos porcentajes de endemidad hay que destacar a las islas del Caribe y la Mata Atlántica, patrón correlacionado con el mayor grado de aislamiento que caracteriza a estas regiones (Tabla 1, Stotz *et al.* 1996). Las regiones zoogeográficas más pobres en avifauna montana son los TEP, GAN y LAN y, aún más depauperada, SAN. Otra característica relevante de la avifauna montana, por su repercusión en la conservación, es su distribución geográfica restringida (menos de 50.000km<sup>2</sup>; Terborgh y Winter 1982, Stotz *et al.* 1996). En las áreas montanas de Perú, Ecuador, Colombia, Venezuela y Panamá el número de especies con rango de extensión restringido (217) y su porcentaje (76%) fue mucho mayor que en las áreas de tierras bajas (148; 64.9%; Renjifo *et al.* 1997). Estos patrones de diversidad y endemismo de la avifauna montana muestran su importante contribución a la biodiversidad Neotropical y mundial.

Tabla 1: Diversidad y endemismos de aves de los principales bosques montanos Neotropicales (tomado de Stotz *et al.* 1996). Se resaltan en negritas lo valores más altos.

Región	Especies de bosque montano	Endémicos	Porcentaje de endémicos	Hábitat restringido (n° Sp.)
Andes del Norte	<b>640</b>	<b>200</b>	31	98
Andes Centrales	<b>546</b>	<b>138</b>	25	74
Tierras Altas de la Sierra Madre	<b>257</b>	90	35	10
Tierras altas del Chiriquí-Darién	<b>224</b>	66	29	36
Mata Atlántica	<b>211</b>	<b>104</b>	<b>49</b>	<b>73</b>
Tepuyes	111	35	32	20
Antillas mayores	85	68	<b>80</b>	12
Antillas menores	15	4	27	-



Figura 2: Regiones zoogeográficas Neotropicales (modificado de Stotz *et al.* 1996).

La diversidad de la avifauna montana también se caracteriza por su distribución en el gradiente altitudinal. La diversidad incrementa desde el límite con las tierras bajas hasta alrededor de los 1000 m y, a partir de esta altura, comienza a declinar con la altitud, sin importar la región zoogeográfica (Figura 3). Este máximo es producto de la superposición de la distribución de especies montano-bajas y de especies de tierras bajas con límites altitudinales superiores al piedemonte (Stotz *et al.* 1996).

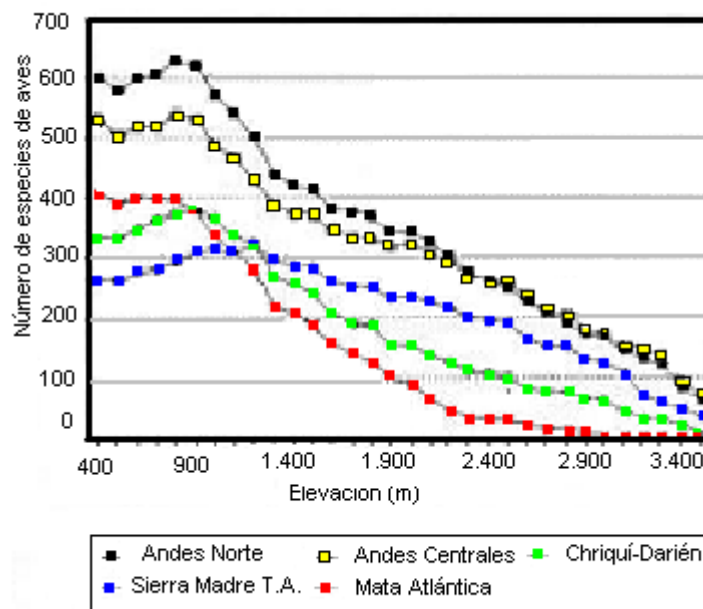


Figura 3: Gradiente altitudinal de riqueza de las especies de aves de bosque montano en las cinco regiones montañosas Neotropicales más diversas (tomado de Stotz *et al.* 1996).

La alta endemividad y riqueza de especies de hábitat restringido de la avifauna montana y el predominio de especies con distribución geográfica restringida (Terborgh y Winter 1982, Kattan 1992, Stotz *et al.* 1996) sumado al incremento de la destrucción y

fragmentación del hábitat, por deforestación, (Kattan *et al.* 1994, Stotz *et al.* 1996, Renjifo *et al.* 1997, Fjeldsa 2001) hacen de la avifauna montana un grupo muy vulnerable.

En esta revisión se pretende sintetizar la información existente sobre los efectos que tiene la fragmentación sobre la avifauna del bosque húmedo montano del Neotrópico, los patrones de las comunidades de aves montanas y los mecanismos que regulan a las poblaciones de aves, así como los atributos que reúnen los grupos de aves más vulnerables a la fragmentación. Esta información es de primordial importancia para el desarrollo de programas de conservación que permitan minimizar aquellos efectos que conducen a la disminución de la abundancia de las especies y, potencialmente, a su extinción.



## Consecuencias de la fragmentación del hábitat

La deforestación del bosque húmedo montano conduce a la destrucción y la fragmentación del hábitat. La fragmentación es considerada una de las principales amenazas para la avifauna en el Neotrópico (Bierregaard y Lovejoy 1989, Turner 1996, Mason 1996, Laurence y Bierregaard 1997, Laurence *et al.* 2002) y, en particular, para la avifauna montana (Kattan *et al.* 1994, Brown y Kappelle 2001, Renjifo 1999, 2001). La fragmentación del hábitat ocurre cuando una extensión de bosque continuo comienza a ser dividido en parches, o fragmentos, aislados de la matriz de bosque original, hasta que finalmente el paisaje queda conformado por una matriz producto de actividades antrópicas, con parches de bosque aislados entre sí y del bosque continuo (Figura 4, Wilcove *et al.* 1986).

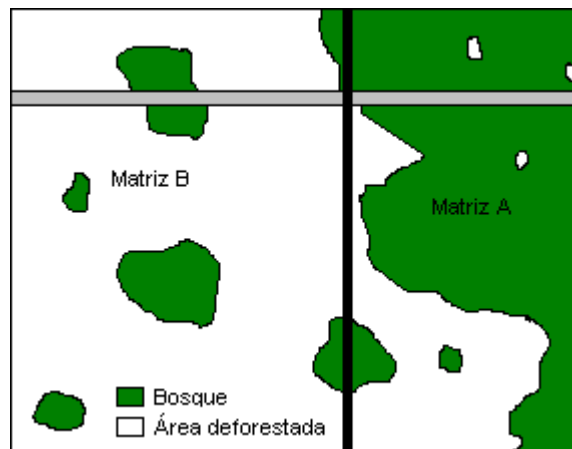


Figura 4: Fragmentación de un bosque continuo. Matriz A: Bosque continuo, con pequeños parches que representan claros (perturbación natural). Matriz B: Área deforestada con parches de bosques aislados entre sí y del bosque continuo (perturbación antrópica).

La fragmentación conduce inevitablemente a la reducción del área total del hábitat y, simultáneamente, el incremento en área de otros hábitats no nativos (Wilcove *et al.* 1986, Rolstad 1991, Primack 1993, Andrén 1994). Este nuevo paisaje tiene una configuración caracterizada por el tamaño y la forma de los fragmentos, la heterogeneidad del hábitat dentro del fragmento, la matriz que lo rodea y el efecto de borde (Wilcove *et al.* 1986). Los cambios en la configuración del paisaje original afectaran la riqueza, composición y estructura de la comunidad de aves del bosque (Primack 1993, Primack *et al.* 2001). Desde la perspectiva del modelo de equilibrio de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967) la riqueza de especies de una isla es el resultado de un equilibrio dinámico entre la tasa de inmigración y de extinción de las especies. Los factores que afectan a las tasas de extinción y de inmigración son el tamaño de la isla y el aislamiento, respectivamente. Una situación similar se plantea con la fragmentación del hábitat, donde los parches aislados son islas de hábitat dentro de una matriz de ambientes inhóspitos, y donde la riqueza de especies en los fragmentos de bosque dependerá de los procesos de extinción e inmigración (Primack 1993, Primack *et al.* 2001).

La fragmentación tiene varios impactos fundamentales sobre el hábitat: la reducción de su superficie; el efecto de borde, donde hay un incremento de la relación superficie de borde / superficie de interior del bosque; y el aislamiento de los fragmentos, entre sí y con la extensión de bosque original. Estos impactos afectan los procesos de extinción e inmigración de las poblaciones dentro del fragmento y a escala de paisaje (Rolstad 1991, Primack *et al.* 2001, Kattan 2002).

## Reducción del hábitat

La pérdida de superficie del hábitat durante la fragmentación ocasiona comunidades supersaturadas dentro de los parches remanentes, es decir, comunidades con un número de especies mayor del que el fragmento de bosque puede sostener; esto conduce a la “relajación” de la fauna a través del tiempo. Esta pérdida de especies puede ser esencialmente azarosa o puede seguir una secuencia predecible, de acuerdo con los atributos de especies diferentes y a su susceptibilidad a la extinción (Wiens 1989).

El patrón de disminución de la riqueza de especies, como consecuencia de la fragmentación del hábitat, ha sido establecido a través de comparaciones de la riqueza de especies en fragmentos de tamaños distintos y/o respecto a áreas cercanas de bosque continuo, o respecto a la riqueza existente antes de la fragmentación (Kattan 2002). Estudios realizados en las tierras bajas tropicales, así como en zonas templadas, indican una disminución de la riqueza de especies de aves en los fragmentos respecto al bosque continuo. La magnitud de la disminución depende del tamaño, forma y heterogeneidad del parche, y del tiempo transcurrido desde que ocurrió la fragmentación (Willis 1974, Terborgh *et al.* 1997, Sieving y Karr 1997, Turner 1996, Primack *et al.* 2001, Brown y Kappelle 2001, Kattan 2002, Laurence *et al.* 2002).

En el bosque húmedo montano del Neotrópico también disminuye la riqueza de la comunidad de aves como consecuencia de la fragmentación (Tabla 2). Dos localidades del bosque subandino, en Colombia, Salento-Filandia en el Departamento de Quindío, y San Antonio, en la Cordillera Occidental, tienen un paisaje cuyo bosque original fue

deforestado a comienzos del siglo XX. En ellas se encontró que la riqueza de especies de aves disminuyó significativamente en los fragmentos remanentes del bosque, como consecuencia de la extinción de poblaciones (Kattan *et al.* 1994, Renjifo 1999). En el primer caso, 30% de las aves del bosque nativo se extinguieron en los fragmentos y 4 % se extinguieron regionalmente y, en el segundo caso, 31% de la avifauna original se extinguió localmente. En el caso de Las Cruces (Figura 5a; Daily *et al.* 2001) y Río Doce (Figura 5b; Machado y Fonseca 2000) son fragmentos de bosque remanente rodeados de un paisaje antrópico y separados de una reserva de bosque continuo, el primero fragmentado desde hace 40 años por el desarrollo agrícola, y el segundo fragmentado más reciente por el incremento de la actividad minera. En ambos casos la extinción es mucho menor que en las localidades de Colombia, probablemente una de las razones es que la fragmentación ocurrió más recientemente en Las Cruces y en Río Doce (Tabla 2).

Tabla 2: Estudios sobre el efecto de la fragmentación de la avifauna en bosques montanos

Tipo de bosque	Localidad	Altitud (m)	Tipo de Intervención	Extinción N° (%)	Fuente
Bosque nublado	Colombia, San Antonio	2100	Deforestación y fragmentación hace 80 años	40 (31%)	Kattan <i>et al.</i> 1994
Bosque húmedo montano	Colombia, Quindío.	1750-2100	Deforestación y fragmentación hace 80 años	41 (30%)	Renjifo 1999
Bosque montano	Las Cruces, Costa Rica	700-1600	Deforestación y fragmentación	4-28 (1-9%),	Daily <i>et al</i> 2001
Bosque pluvial montano	Río Doce, Mata Atlántica, Brasil	350-800	Deforestación y fragmentación	4	Machado y Fonseca 2000
Bosque templado mixto	Campos Gerais, Mata Atlántica, Brasil	950-1100	Fragmentos naturales	-	Anjos y Boçon 1999
Bosque templado	Coquimbo, Chile	600	Fragmentos naturales Relictos	-	Cornelius <i>et al.</i> 2000

En las localidades de Campos Gerais, Brasil (Figura 5c; Anjos y Boçon 1999) y Fray Jorge, Chile (Figura 5d; Cornelius *et al.* 2000), las “islas” son fragmentos naturales inmersos en una matriz de hábitats abiertos, cuyo aislamiento no es consecuencia de la actividad humana. Para el caso de la reserva de Fray Jorge, la avifauna tan pobre se asemeja a la de un archipiélago oceánico depauperado (Cornelius *et al.* 2000). En general, el patrón que se observa en los diferentes bosques húmedos montanos o templado del Neotrópico es la correlación positiva entre el tamaño de fragmento de bosque y la riqueza de aves. (Figura 5).

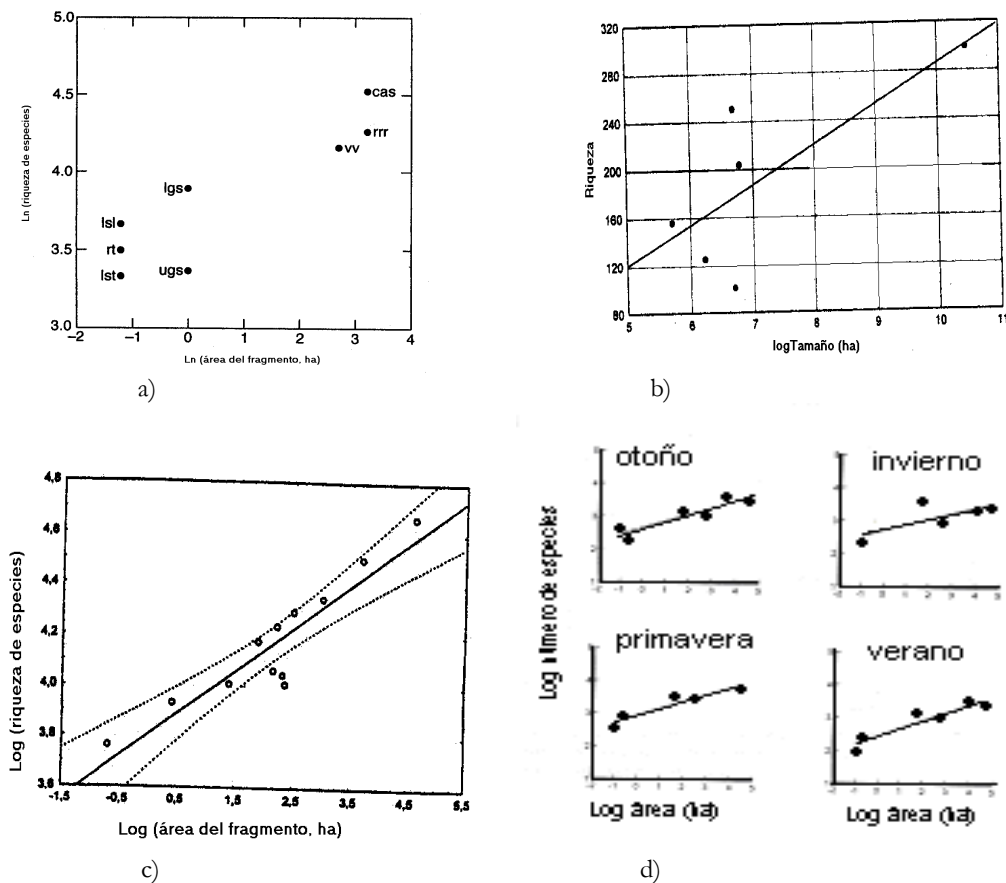


Figura 5: Correlación entre el número de especies y el tamaño del fragmento: a)  $r^2=0,86$ ,  $p<0,01$  (Daily *et al.* 2001); b)  $r^2= 0,83$ ,  $p<0,05$  (Machado y Fonseca 2000); c)  $r^2= 0,92$ ,  $p < 0,001$  (Anjos y Boçon 1999); d)  $r^2= 0,90$ ;  $r^2= 0,66$ ;  $r^2= 0,91$ ;  $r^2= 0,90$ ;  $p<0,01$  (Cornelius *et al.* 2000).

La declinación de la riqueza de especies de aves con el tamaño del fragmento es consecuencia, no sólo de la reducción de la superficie, sino también de la disminución de su heterogeneidad de hábitats y de la desaparición de microhábitats dentro del fragmento. Estos cambios en la configuración del paisaje conducen a la disminución de la abundancia y disponibilidad de los recursos utilizados por las poblaciones dentro del fragmento (Kattan 2002) y afectan de forma diferencial la estructura taxonómica y trófica de las comunidades de aves (Bierregaard y Lovejoy 1989, Mason 1996, Terborgh *et al.* 1997, Bierregaard y Stouffer 1997, Cosson *et al.* 1999, Laurence *et al.* 2002). La respuesta diferencial de las especies presentes en la comunidad depende de ciertas características particulares de comportamiento, especialización en recursos particulares, y hábitos alimentarios, que poseen las especies.

### **Efecto de borde**

El incremento del efecto de borde consiste en la disminución de la relación interior-borde y la reducción de la relación fragmento-matriz (Rolstad 1991). Este efecto tan drástico de la fragmentación sobre la superficie de bosque interior se evidencia en la Figura 6, donde las dos áreas de bosque tienen igual tamaño, 1 km<sup>2</sup>, pero una de ellas está dividida en cuatro fragmentos, por ejemplo, por la presencia de vías de comunicación terrestre. En esta área fragmentada la superficie del borde casi se duplica respecto al área no fragmentada, a expensas de la reducción de la superficie de interior del bosque, la cual es casi la mitad de la del bosque no fragmentado.

El efecto de borde origina cambios dentro del fragmento de las condiciones bióticas y abióticas del borde (Lovejoy *et al.* 1986), además permite el flujo de materia y energía a través de él, que puede tener consecuencias negativas para algunas especies del interior del bosque (Primack *et al.* 2001). Los efectos abióticos comprenden cambios en las condiciones físicas del área de borde causados por su proximidad a la matriz circundante. Estos efectos son consecuencia de las diferencias en la cobertura leñosa entre el bosque y la matriz. Los efectos biológicos directos comprenden cambios en la distribución y abundancia de especies o recursos, causados directamente por los cambios ambientales cerca del borde. Los efectos biológicos indirectos comprenden cambios en las interacciones entre especies, tales como depredación, parasitismo de nidada, competencia, mutualismo (Rolstad 1991, Robinson *et al.* 1995, Primack *et al.* 2001, Kattan 2002). De manera que el efecto de borde está influenciado tanto por la relación interior-borde del fragmento, como por las características de la vegetación presentes en la matriz.

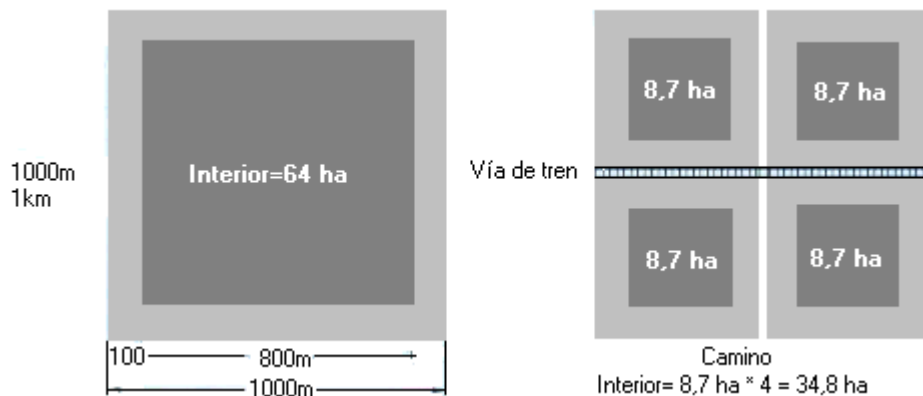


Figura 6: Comparación de la relación borde-interior del fragmento en dos áreas de igual tamaño (1km<sup>2</sup>), a la izquierda como un sólo fragmento y a la derecha subdividido en cuatro fragmentos (tomado de Primack *et al.* 2001).

En el caso del efecto de borde hay un cambio en la calidad del hábitat del fragmento, de manera que su efecto sobre la comunidad de aves ocurre por dos vías. Por una parte, reduce la disponibilidad y abundancia de ciertos recursos del interior del bosque, con lo cual disminuyen las poblaciones de aves que los utilizan y, por otra parte, incrementa la disponibilidad y abundancia de recursos propios del borde y/o claros, lo cual favorece a especies asociadas con este tipo de ambientes. Esta disminución de las especies de aves del interior del bosque, y el incremento de especies asociadas al borde, se ha señalado en los bosques de tierras bajas como consecuencia de la fragmentación (Bierregaard y Lovejoy 1989). También la avifauna montana es afectada por un incremento gradual de la relación especies de borde / especies del interior con la disminución del tamaño del fragmento, tal como señalan en la región de Campos Gerais (Anjos y Boçon 1999) y en lotes boscosos en Sao Paulo, Brasil (Willis 1979 citado por Anjos y Boçon 1999).

El efecto de borde, según Restrepo y Gómez (1998), debe ser considerado como una dinámica del borde, ya que sus características cambian con la distancia, con la edad del borde y con la estación del año, de manera que afecta la disponibilidad de frutas, flores, insectos y semillas en el borde y hay una respuesta diferencial de los distintos grupos de aves del bosque. Entender esta dinámica y su efecto a mediano y largo plazo sobre la comunidad de aves del bosque permitiría evaluar la capacidad de recuperación de los fragmentos de bosque, si los factores que ocasionaron la fragmentación fueran eliminados.

## **Aislamiento**

El grado de aislamiento de los fragmentos, entre si y con la extensión no fragmentada, limita la dispersión potencial de las especies y colonización de los fragmentos aislados. La creación de barreras de hábitat inapropiado para especies del interior del bosque reduce la capacidad de búsqueda de recursos, especialmente, en fragmentos cuya área sea más pequeña que el área de vivienda de la especie. La fragmentación del hábitat también puede restringir el flujo génico, y, dependiendo del tamaño de la población, a largo plazo puede resultar en la pérdida de variación genética. Todos estos factores, en conjunto, pueden ocasionar la disminución del éxito reproductivo y la supervivencia y pueden ser causantes de la extinción poblacional (Rolstad 1991, Primack *et al.* 2001, Kattan 2002).



La fragmentación ocasiona inicialmente el aislamiento de las poblaciones en los fragmentos de la población original y la persistencia de estas poblaciones locales dentro de los fragmentos dependerá de sus requerimientos de área mínima para el territorio o área de vivienda, lo cual afecta el tamaño poblacional de una especie que el fragmento es capaz de mantener. La inmigración es uno de los procesos claves que pueden determinar la probabilidad de persistencia de poblaciones en fragmentos de paisaje (Robichaud *et al.* 2002). Si los recursos disponibles dentro del fragmento no permiten el mantenimiento de la población local, ésta dependerá de la capacidad de recolonización (efecto rescate, Brown y Kodric-Brown 1977) desde poblaciones en el bosque original o en otros fragmentos. Si la capacidad de dispersarse desde la población original y colonizar los fragmentos es nula ocurrirá la extinción de la población. A esta escala de paisaje el grado de heterogeneidad de los hábitats de la matriz puede ser un factor determinante de la diversidad de especies de aves presentes en los fragmentos debido a su efecto sobre los patrones de movilización y supervivencia de los organismos (Kattan 2002). Si la matriz es completamente hostil puede resultar en una pérdida completa de la capacidad de dispersión y en el aislamiento de las poblaciones locales, lo cual llevaría a la población a extinguirse finalmente (Rolstad 1991). Pero, si poblaciones locales independientes en parches de hábitat discretos entran en una dinámica de extinciones locales y recolonización de parches, sería una dinámica metapoblacional (Hanski 1996). También puede establecerse una situación donde algunos fragmentos son capaces de mantener el tamaño poblacional por encima de la capacidad del parche, generando individuos flotantes que colonizarían a aquellos fragmentos que no

permiten sostener una población local. Este caso, sería una situación equivalente al modelo “fuente-sumidero” (Pulliam 1988).

En la medida que la proporción de hábitats apropiados dentro del paisaje es alta (más del 30%), el área total del hábitat tiene una mayor importancia que su configuración espacial para las especies que los utilizan, y la única consecuencia de la fragmentación del hábitat será la pérdida de su superficie (Andrén 1994). Sin embargo, en paisajes con hábitats altamente fragmentados, el arreglo espacial de los parches es muy importante y, en estos casos, tanto el efecto del tamaño del parche como su aislamiento están influenciados por los hábitats dentro de la matriz (Andrén 1994). En este caso el grado de aislamiento de un fragmento es una medida relativa y depende de la movilidad de los organismos, de su comportamiento de dispersión y de su capacidad de utilizar los hábitats dentro de la matriz (Kattan 2002).

El contraste percibido por cada especie de ave, entre la estructura de la vegetación dentro de los fragmentos y en la matriz, puede determinar el grado de aislamiento de las poblaciones locales de aves y afectar así su abundancia dentro de fragmentos. La conectividad es una medida de cuan espacialmente conectados están los fragmentos dentro de un paisaje, de manera que permita las movilizaciones, de las especies presentes, entre los fragmentos. Aún cuando no haya una conexión física entre los fragmentos de bosque puede existir conectividad, si los organismos son capaces de utilizar los hábitats de la matriz y moverse entre los fragmentos; en este caso hay una conectividad funcional para esa población. Esto ha sido señalado en estudios con aves en las zonas boreales y templadas

(Robichaud *et al.* 2002), y en algunos ecosistemas tropicales (Bierregaard y Stouffer 1997, Renjifo 2001).

En remanentes del bosque húmedo montano de los Andes de Colombia, la presencia de plantaciones de árboles exóticos en la matriz (como *Pinus*, *Cupressus* y *Eucalyptus*) incrementó la conectividad entre los fragmentos. Esto se reflejó en las especies de aves subandinas cuya abundancia había declinado en aquellos parches rodeados de pastizales, de estas especies el 20% de ellas mantuvieron sus poblaciones cuando la matriz estuvo constituida por plantaciones, e incluso estuvieron presentes, especie que habían desaparecido de los parches rodeados de pastizales (Renjifo 2001). La presencia de especies en fragmentos de bosque inmersos en una matriz de plantaciones de árboles exóticos, que actualmente están pareciera indicar que ha ocurrido la recolonización de estas poblaciones en los fragmentos, varias décadas después cuando los pastizales fueron transformados en plantaciones (Renjifo 2001). También en un bosque templado de *Notophagus glaucus*, en la región central de Chile, severamente fragmentado y embebido en una matriz de plantaciones de pinos exóticos, las plantaciones favorecieron la conectividad de manera especie-específica (Estades y Temple 1999). Esta respuesta de las poblaciones de aves a las características del hábitat presente en la matriz es especie-específica, ya que las plantaciones de árboles exóticos constituyen un hábitat muy pobre para la mayoría de las especies de bosque, debido a la escasez de sustratos de forrajeo importantes o recursos alimentarios para las aves del bosque húmedo montano (Renjifo 2001).

En matrices con actividades agrícolas la presencia de vegetación arbórea puede incrementar la conectividad entre fragmentos de bosque remanentes. En Las Tuxtlas, México, la presencia de vegetación arbórea en la matriz que rodea los remanentes de bosque húmedo favoreció la abundancia de especies restringidas a bosque y no restringidas dentro de la matriz intervenida por las actividades agrícolas (Graham y Blake 2001). Resultados equivalentes se encuentran dentro de un bosque continuo, cuando se comparan áreas no intervenidas con áreas de extracción maderera selectiva no mecanizada. Esta situación se presenta en un bosque primario en la Mata Atlántica, Brasil, y se encuentra que la riqueza de especies es similar en ambas áreas, aunque la composición de especies de algunos gremios cambia. Esta semejanza es posible debido a que existe un flujo continuo de individuos entre ambas áreas que evita la extinción local, incluso de especies con baja capacidad de dispersión, tal como los insectívoros terrestres (Aleixo 1999).

La fragmentación del hábitat también afecta la conectividad de los hábitats, a lo largo de las rutas de migración de las aves migratorias altitudinales, lo cual tiene el potencial de producir extinciones masivas, ya que puede aislar poblaciones de especies ubicadas en el límite de su distribución altitudinal y también interrumpir las rutas migratorias (Kattan *et al.* 1994). Para estas especies es importante mantener la conectividad de los hábitats y, así, garantizar los recursos alimentarios para mantener a las poblaciones (Loiselle y Blake 1991). Tal es el caso de varias especies frugívoras migratorias altitudinales en el Cerro de San Antonio en la Cordillera Occidental de Colombia, donde los fragmentos de bosque subandino están inmersos en una matriz agrícola y suburbana, y aislados del piedemonte del Valle del Cauca, y del bosque continuo. Este patrón de

deforestación pudo conducir potencialmente a la extinción local de *Pharomacrus auriceps* y regional de *Ramphastos swainsonii* y *Psarocolius angustifrons* (Kattan *et al.* 1994). Para la preservación de las especies migratorias altitudinales es necesario la protección de su hábitat, tanto en las áreas de reproducción como de migración. Es necesario detener la deforestación y pérdida de hábitat, no sólo dentro del bosque nublado sino en los diferentes hábitats presentes en la ruta de migración, en especial de frugívoros migratorios altitudinales.

Las distintas respuestas de las poblaciones de aves ante matrices con una cobertura vegetal de diferente complejidad indican que el tipo de matriz dominante en un paisaje puede influir sobre las consecuencias de la fragmentación del bosque nativo sobre las poblaciones de aves. Una matriz predominantemente agrícola o ganadera, rodeando los fragmentos de bosque, tienen un efecto de borde diferente y el aislamiento de los parches nativos es mayor que si la matriz dominante presentara una cobertura arbórea más compleja, semejante a la original, como pudiera ser el caso de las plantaciones, donde especies de aves no restringidas al interior del bosque pueden desplazarse e incluso utilizar estos hábitats exóticos presentes en la matriz. La importancia de una matriz más heterogénea, con vegetación arbórea, es que incrementa la conectividad dentro del paisaje (Andren 1994, Estades y Temple 1999, Renjifo 2001, Graham y Blake 2001).

## **Efecto de la fragmentación sobre las poblaciones de aves**

La complejidad del efecto de la fragmentación sobre el bosque, cuyas consecuencias en el hábitat fueron anteriormente revisadas, repercute sobre la dinámica de las poblaciones de aves, de manera que ciertos grupos pueden ser potencialmente más afectados que otros. Distintos mecanismos han sido señalados por su efecto sobre las poblaciones de aves en remanentes de bosque, estos son: la disponibilidad de los recursos, tanto alimentarios, de anidación y refugio; la capacidad de dispersión de las especies; y la depredación y parasitismo de nidada.

### **Disponibilidad de recursos**

La reducción del hábitat y el incremento del efecto de borde por la fragmentación afecta a las poblaciones de aves a través del cambio en la disponibilidad de recursos alimentarios, de anidación y de refugios, dentro del fragmento (Kattan 2002). Estos cambios en la disponibilidad de los recursos repercuten sobre los gremios de aves presentes en los fragmentos.

La fragmentación del bosque afecta a aquellas especies cuyos individuos requieren áreas de vivienda más grandes que el tamaño del fragmento. Esto se ha señalado para las especies que forman bandadas mixtas en la Mata Atlántica, cerca de Porto Belo, Brasil, donde la riqueza de especies de las bandadas mixtas de insectívoros durante la estación lluviosa (estación reproductiva) fue significativamente menor en fragmentos pequeños de bosque (1,7 ha) que en fragmentos grandes (50 y 200 h). Además, en los fragmentos pequeños hubo diferencias estacionales en la riqueza de la bandada mixta, mientras que en fragmentos grandes no hubo variación en la riqueza de estas entre las estaciones (Maldonado-Coelho y Marini 2000). En este caso, las especies insectívoras requieren áreas mayores de 1,7 ha para establecer territorios durante la estación reproductiva, lo cual

explica esta diferencia en las bandadas mixtas entre fragmentos de distintos tamaños, siendo los fragmentos pequeños insuficientes para mantener parejas reproductivas (Maldonado-Coelho y Marini 2000).

También se ha señalado que colibríes especializados en el interior del bosque desaparecieron en los fragmentos muy pequeños (entre 0,3 a 0,9 ha) en Las Cruces, Costa Rica. En los fragmentos de mayor tamaño (10 y 20 ha), los colibríes alcanzaron igual número de especies que el bosque continuo, por lo que fragmentos aparentemente no muy grandes de bosque son capaces de soportar poblaciones de colibríes locales en paisajes dominados por la actividad agrícola. No obstante, se desconoce si los fragmentos de 10 y 20 ha son capaces de soportar poblaciones viables de colibríes a largo plazo (Borgella *et al.* 2001). En el caso de los colibríes de dosel, hábitats mixtos o áreas no boscosas no se observaron diferencias en la tasa de captura entre fragmentos de distintos tamaños (Figura 7, Borgella *et al.* 2001). Posiblemente los colibríes especializados en el interior del bosque, o las plantas de cuyo néctar se alimentan, necesitan un área mínima de parche, de allí que sean afectados por el tamaño del fragmento.

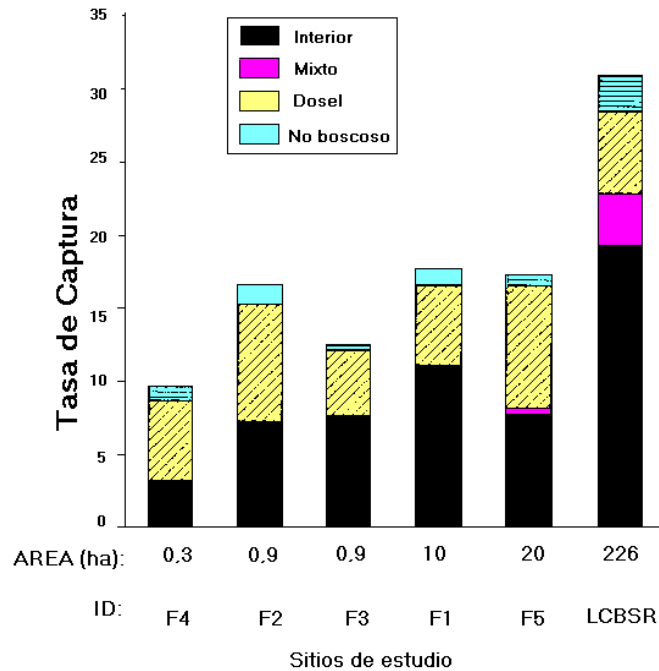


Figura 7: Abundancia relativa de colibríes la Estación Biológica Las Cruces (LCBSFR) y en cinco fragmentos, Costa Rica, durante 1994-1999. Las especies fueron agrupadas por preferencia de hábitat (según Stiles 1985; tomado de Borgella *et al.* 2001).

La fragmentación disminuye la heterogeneidad espacial presente en los fragmentos remanentes de bosque, esto ocasiona la disminución de la disponibilidad de recursos alimentarios y/o refugios o sitios de anidación en el fragmento del bosque. Esto afecta, especialmente, a especies restringidas al interior del bosque y especies que dependen estacionalmente de recursos específicos distribuidos en mosaicos dentro del bosque, puesto que requieren de fragmentos suficientemente grandes para mantener una alta heterogeneidad de hábitats.



**Recursos alimentarios:**

El efecto de la reducción del área de bosque, el incremento de la distancia entre fragmentos y el incremento del efecto de borde producto de la fragmentación, tienen efectos diferentes sobre la disponibilidad de los recursos según el tipo de recurso alimentario, ya que hay diferencias en la distribución de insectos, frutas, flores y semillas, en el bosque continuo.

La pérdida de microhábitats húmedos, que garanticen la disponibilidad de recursos alimentarios durante períodos de escasez, como las sequías estacionales y no estacionales, puede afectar la vulnerabilidad de especies de aves del bosque húmedo montano. Este factor es considerado uno de los mecanismos más importantes que llevaron a la extinción de especies del bosque en la isla de Barro Colorado, Panamá (BCI, Karr 1982). Esta isla, al igual que las islas del lago Guri, en Venezuela, presenta una vegetación semidecidual por lo que durante la sequía hay pocos o ningún microhábitat húmedo, adecuado como refugio (Renjifo 1999). Diferencias entre los porcentajes de extinción de los grupos más vulnerables en San Antonio, en la Cordillera Occidental de los Andes, y en Quindío, en la Cordillera Central de Colombia, son explicados por la presencia de microhábitats húmedos en cada uno de estos sitios. En San Antonio el desarrollo agrícola provocó el desvío total o parcial de las quebradas presentes en los fragmentos de bosque lo que ocasionó el desecamiento de las quebradas (Kattan *et al.* 1994). Mientras que, en Quindío, la fragmentación del bosque por el desarrollo de actividades agrícolas no alteró las quebradas presentes en los fragmentos (Renjifo 1999).

en la primera localidad 60% de los frugívoros grandes se extinguieron, mientras que en Quindío solo el 33%, también en el caso de los insectívoros de sotobosque fueron altamente vulnerables en San Antonio, mientras que en Quindío fueron resilientes (Kattan *et al.* 1994, Renjifo 1999). En particular, especies como *Rupicola peruviana* y *Habia cristata*, asociadas con quebradas, se extinguieron localmente en San Antonio (Kattan *et al.* 1994).

Entre las aves tropicales, los frugívoros y nectarívoros son conocidos como propensos a la extinción, presuntamente por que requieren de áreas más grandes, que aseguren la continuidad de la disponibilidad de los recursos alimentarios, que la requerida para la disponibilidad continua de insectos (Gilbert 1980). En el caso de los frugívoros y nectarívoros, dependen de la sucesión estacional de los recursos y de la distribución en mosaico de las plantas, que fructifican y florecen, dentro del fragmento, para mantener sus poblaciones estables. La distribución en mosaico y la estacionalidad de la fructificación y la floración es una característica señalada para estos recursos en el bosque húmedo de tierras bajas, mientras que en los bosques montanos se ha señalado que no hay una estacionalidad pronunciada, lo que permite una disponibilidad de estos recursos durante todo el año (Terborgh 1977).

En el caso de las aves frugívoras existen diferencias entre especies de sotobosques y especies de dosel. Los frugívoros del dosel, de gran tamaño, como loros, tucanes y cotingas, dependen de la producción cíclica de frutas en algunos bosques tropicales, y de grandes áreas donde ubicar árboles en fructificación durante los períodos de baja

disponibilidad, de manera que la fragmentación del bosque pudiera tener graves consecuencias para este gremio (Kattan 1992). Mientras que, en el caso de frugívoros del sotobosque, la abundancia y diversidad de frutas en los claros puede ser más importante para mantener las poblaciones (Levey 1988, Kattan 1992, Kattan *et al.* 1994). Estos grupos dependen de frutas pequeñas y ricas en carbohidratos, abundantes en los claros y los bordes, donde la alta diversidad y los largos períodos de fructificación señalan a estos sitios como una fuente importante de frutas en períodos de escasez (Levey 1988).

Estas diferencias tienen como consecuencia que las respuestas ante la fragmentación del bosque de ambos grupos de frugívoros sean diferentes. Respecto al efecto del borde, en el estudio de los frugívoros del sotobosque, en La Planada, Colombia, donde se encontró una respuesta especie-específica independiente de la disponibilidad de frutas, la cual disminuyó significativamente desde el borde hacia el interior. En este caso, la mayoría de las especies se distribuyeron desde el borde hasta el interior sin diferencias significativas en su abundancia (Tabla 3). Sin embargo, dos especies registraron la máxima tasa de capturas en el interior del bosque, donde se registró la menor abundancia de frutas. En este caso, la presencia de especies con el comportamiento de “lek” (*Masius chrysopterus* y *Mionectes striaticolli*) en el interior del bosque provocó la captura desproporcionada de estas especies en este sitio (Restrepo y Gómez 1998). Sólo *Chlorospingus semifuscus*, fue significativamente más abundante en el borde.

Tabla 3: Número de capturas de especies frugívoras, respecto a la distancia al borde dentro del fragmento (modificado de Restrepo y Gómez 1998).

	D1 0-10m	D2 30-40m	D3 60-70m	D4 190-200m	Significancia
<i>Allocopterus deliciosus</i>	13	10	11	12	ns
<i>Euphonia xantogaster</i>	32	22	17	24	ns
<i>Pipreola riefferii</i>	7	5	4	5	ns
<i>Tangara spp.</i>	8	4	4	11	ns
<i>Atlapetes brunneinucha</i>	3	4	11	10	ns
<i>Lipaugus cryptolophus</i>	1	2	5	8	ns
<i>Chlorospingus semifuscus</i>	13	2	3	5	p<0,01
<i>Masius chrysopterus</i>	37	27	25	58	p<0,001
<i>Mionectes striaticollis</i>	30	16	15	61	p<0,001

ns: no hay diferencias significativas entre los sitios.

Otro grupo de frugívoros cuyas respuestas son diferentes son las aves frugívoras migratorias altitudinales tales como *Pharomachrus mocinno* en la Reserva de Biósfera El Triunfo, en Chiapas, al sur de México (Figura 8, Solórzano *et al.* 2000), y *Cephalopterus glabricollis*. en Costa Rica (Chaves-Campos *et al.* 2003), su movimiento está determinado por la variación temporal en la disponibilidad de frutas a lo largo del gradiente altitudinal (Loiselle y Blake 1991).

En el caso de los nectarívoros se encontró que, en La Planada, Colombia, incrementaron su riqueza desde el interior hacia el borde durante la estación seca, y esta relación estuvo asociada con el incremento de plantas, en floración, polinizadas por colibríes desde el interior del bosque hacia el borde (Restrepo y Gómez 1998); es decir, con el incremento en la abundancia de recursos alimentarios.

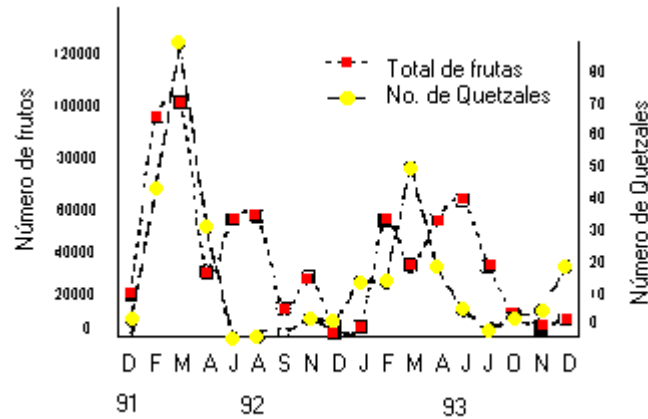


Figura 8: Variación de la abundancia del quetzal y total de frutas durante dos años (tomado de Solórzano *et al.* 2000).

En el caso de los insectos se tiene que el efecto el borde afecta su disponibilidad, ya que, al incrementar la desecación de la hojarasca, donde se encuentra la fauna de invertebrados que consumen los insectívoros terrestres, disminuye la abundancia de estas presas (Burke y Nol 1998). Esto se ha señalado como la causa de la disminución de la abundancia de aves insectívoras terrestres, y de que éstos sólo aniden en fragmentos de gran tamaño en las zonas templadas (Burke y Nol 1998). Sin embargo, en las regiones tropicales, en Las Cruce, Costa Rica, se señala que la hipótesis de escasez del alimento aparentemente no explica la desaparición de las aves insectívoras en los fragmentos, ya que encuentran que no hay diferencias significativas en la abundancia, tamaño promedio ni biomasa seca de invertebrados presentes en el bosque continuo y en los fragmentos (Sekercioglu *et al.* 2002). Por su parte, el gremio de los insectívoros terrestre y del sotobosque es uno de los más afectados por la fragmentación del bosque. En La Planada, se observó que las tasas de captura fueron significativamente más altas en el interior del

bosque que en el borde, excepto en bode reciente durante la estación húmeda, período en el cual fue más alta la tasa de captura de las aves insectívoras en el borde (Restrepo y Gómez 1998). Aunque este estudio no evaluó la disponibilidad de invertebrados en los sitios de estudio, es muy probable que las diferencias observadas en las tasas de captura de captura de los insectívoros sean una respuesta a cambios en la disponibilidad del alimento.

El gremio de los insectívoros terrestres y del sotobosque en los bosques montanos, es altamente sensible a la fragmentación. Su riqueza y abundancia disminuyen en la Mata Atlántica, Brasil, tanto en fragmentos con extracción maderera (Aleixo 1999), como en parches naturales aislados del bosque templado mixto (Anjos y Boçon 1999). En particular, los insectívoros más frecuentemente señalados como vulnerables a la fragmentación son los Furnariidae, los Dendrocolaptidae y Formicariidae, tanto en el bosque húmedo subandino en Los Andes de Colombia, (Kattan 1992, Kattan *et al.* 1994, Renjifo 1999) como en el bosque de *Polylepis* (Fjeldsa 1993), la Mata Atlántica en Brasil (Aleixo 1999, Anjos y Boçon 1999). Los Dendrocolaptidae y Formicariidae también son señalados como vulnerables en los bosques de tierras bajas (Willis 1974, Bierregaard y Lovejoy 1989, Mason 1996, Bierregaard y Stouffer 1997, Stratford y Stouffer 1999). Sería necesario evaluar la disponibilidad del recurso alimentario para establecer si son cambios en su abundancia lo que conduce al incremento de la vulnerabilidad de estas especies por fragmentación.

Solo en el caso del gremio de insectívoros de sotobosque especializados en el seguimiento de hormigas guerreras, cuya riqueza disminuye en fragmentos de bosque

pequeños (Bierregaard y Lovejoy 1989), se ha determinado que una de las consecuencias de la fragmentación en el bosque tropical de tierras bajas del Neotrópico es la desaparición de las hormigas guerreras cuando los fragmentos son pequeños. Sin embargo, en el caso de la avifauna montana, la desaparición de especies de aves facultativas, que pueden formar parte de bandadas seguidoras de hormigas guerreras, en el bosque montano de los Andes en San Antonio, Colombia, no es producto de la ausencia de estas hormigas. Estas hormigas están limitadas altitudinal y latitudinalmente, su límite altitudinal más alto alcanzado es de 1350 m, debido a que no son capaces de formar enjambres en climas fríos o los mismos se mueven tan lentamente que no espantan a las presas (Willis y Oniki 1978). De manera que, en este caso la desaparición de estas especies de aves insectívoras pareciera no responder a cambios en la disponibilidad de presas espantadas por hormigas guerreras. Se ha planteado que limitaciones de la distribución altitudinal de estas aves o la ausencia de ciertos microhábitats por la fragmentación pudieran ser la causa de su desaparición (Kattan *et al.* 1994).

### **Recursos para anidación:**

La desaparición de microhábitats específicos está asociada a la desaparición de algunos grupos de aves. En particular, la fragmentación del hábitat puede reducir la diversidad de sitios apropiados disponibles para anidar, y ocasionar el incremento de la depredación ya sea porque especies diferentes utilicen sitios de anidación similares, incrementado la densidad de nidos, o porque las especies deben utilizar sitios de baja calidad para la anidación (Martin 1993). En las montañas de la isla La Española la fragmentación de los bosques de coníferas ocasiona la desaparición del bosque maduro.

Este hábitat es especialmente utilizado por la especie *Loxia leucoptera megaplaga*, endémica y actualmente amenazada, para alimentarse y para anidar (Latta *et al.* 2000). De manera que la reducción de este hábitat disminuiría la disponibilidad de los recursos requeridos por la especie para el mantenimiento de sus poblaciones.

La ubicación de sitios de anidación respecto a la altura del suelo, el tipo de nido y el tipo de sustrato utilizado, es característica de las especies de aves, y modulan las diferentes respuestas de los depredadores, de manera que la disponibilidad de sitios para anidar para las aves es afectada diferencialmente por la fragmentación. En el caso de los tapaculos en Chiloé, Chile, se encuentra que depredación de nidos fue mayor en los fragmentos de bosque que en el bosque continuo (De Santo *et al.* 2002). Esta diferencia pudiera ser consecuencia de cambios en la disponibilidad y uso de sitios potenciales para anidar. Así, la abundancia de sitios de anidación potencial fue mayor en el Parque Nacional que en los fragmentos de bosque (Figura 9) y los sustratos para anidar fueron, principalmente, cavidades de árboles vivos, troncos caídos o dentro de hojas de bromelias en el parque nacional, mientras que en los fragmentos de bosque los colocaron dentro o sobre troncos secos, o en troncos caídos (Figura 10).



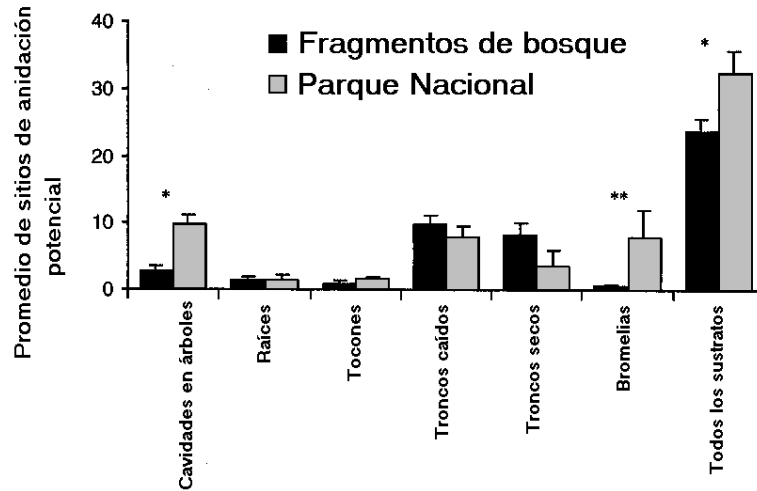


Figura 9: Abundancia relativa de sustratos de anidación potencial (media±SE) para el Tapaculos Chucao en fragmentos de bosque y en el parque nacional (no fragmentado), Chiloé, Chile, 1996. (\*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; tomado de De Santo *et al.* 2002).

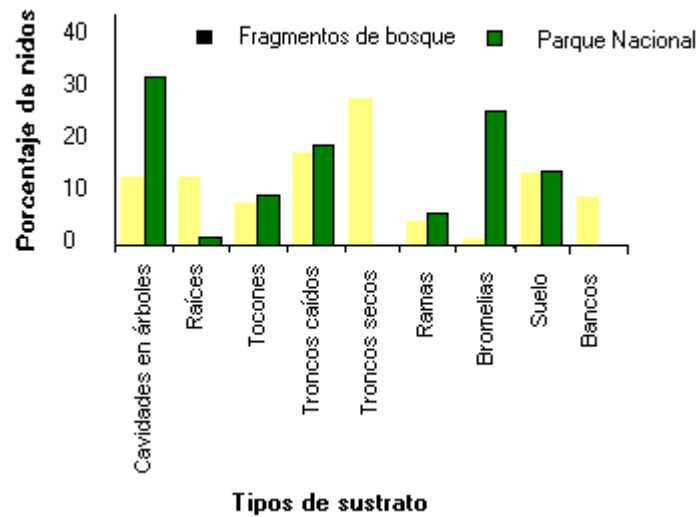


Figura 10: Uso de sustratos de anidación por el Tapaculos Chucao en bosques fragmentados (n=150 nidos) y el parque nacional (n= 59 nidos), Chiloé, Chile, 1993-1999 (tomado de De Santo *et al.* 2002).

La reducción de la abundancia de sitios para anidar en fragmentos de bosque ha sido señalada como una de las causas de interacciones interespecíficas agresivas observadas en tres especies de Rhynocriptidae en el sur de Chile, que anidan simultáneamente en fragmentos de bosque, y presentan una alta superposición de territorios. En este estudio se registra la agresividad de la especie *Pteroptochos tarnil* hacia *Sclerochilus rubecula* y de esta última hacia *Scytalopus magellanicus*. Si bien este es el primer registro de este tipo de interacción para estas especies, se sugiere que la disminución en la disponibilidad de hábitats apropiados para anidar, producto de la fragmentación, ocasiona la disminución de la distancia entre nidos de Tapaculos, y se refleja en un incremento del grado de agresividad interespecífica, posiblemente esto es debido a que se reduce el área disponible para territorios y se reduce la disponibilidad de recursos (Correa y Figueroa 2003).

### **Capacidad de dispersión**

La disminución de la capacidad de dispersión de especies de bosque a través de hábitats abiertos es una de las consecuencias de la fragmentación del bosque, como lo señalan numerosas investigaciones en las zonas templadas (Sieving *et al.* 1996, 2000; Willson y Díaz 2001, De Santo *et al.* 2002, Robichaud *et al.* 2002) y tropicales (Sekercioglu *et al.* 2002). Una distancia entre fragmentos tan estrecha como un campo agrícola de 100 m de ancho puede ser una barrera insuperable para la dispersión de muchas especies de vertebrados, debido a que atravesar áreas abiertas expone a las aves del interior del bosque a depredadores tales como halcones, lechuzas y animales domésticos, como gatos, lo cual incrementa la mortalidad natural de las poblaciones (Robichaud *et al.* 2002).

La baja capacidad de dispersión de algunas especies de aves está asociada con su mayor vulnerabilidad a la fragmentación del bosque. Esto se debe a que especies incapaces de desplazarse a través de una matriz de hábitats sin cobertura leñosa dependen exclusivamente de la disponibilidad de recursos dentro del fragmento. Ejemplo de ellos son algunas especies insectívoras de sotobosque, endémicas del bosque templado del sur en Chile, *Eugralla parados*, *Pterotochos tarnii*, y *Sclerochilus rubecula* de la familia Rhinocryptidae y *Sylviorthorhynchus desmursii*, de la familia Furnariidae, incapaces de atravesar los pastizales abiertos ni con cobertura dispersa (Sieving *et al.* 1996). Sólo la especie *S. magellanicus* (Rhinocryptidae) fue capaz de atravesar una matriz de cobertura dispersa (Sieving *et al.* 1996), esta mayor capacidad de dispersión explica su presencia en un bosque templado relicto totalmente aislado en la reserva de Fray Jorge en Coquimbo, Chile (Cornelius *et al.* 2000). Otras especies con limitaciones de dispersión, como *Campephilus megallanicus* (Picidae) y *Enicognathus ferrugineus* (Psittacidae) requieren de la presencia de grandes rutas de bosque nativo que conecten los fragmentos de bosque para mantenerse en la región (Estades y Temple 1999).

Por el contrario, la fragmentación favorece a especies capaces de utilizar las extensiones de áreas abiertas, como pastizales, favoreciendo la colonización de este grupo de especies. Así, el incremento de la superficie intervenida en la región Andina en el Departamento de Quindío, Colombia, favoreció la dispersión y la colonización de 23 especies de zonas abiertas desde las tierras bajas hasta la matriz intervenida a medida que se produjo la deforestación del bosque nativo (Renjifo 1999).

## Depredación y parasitismo de nidada

La depredación y el parasitismo de nidada son los mecanismos más frecuentemente señalados para explicar la disminución de la abundancia de las poblaciones de aves en bosques fragmentados (Robinson *et al.* 1995). Respecto a la depredación se señala que las principales causas para ella son: el incremento de la población de depredadores, la disminución de sitios apropiados para anidar (Sieving 1992, Yahner y Mahan 1996, De Santo *et al.* 2002). El efecto de la fragmentación sobre la depredación de nidos se ha evidenciado en estudios con nidos experimentales en las zonas templadas y tropicales, donde se ha encontrado que las tasas de depredación son más altas en parches boscosos pequeños y en islas, que en los bosques continuos (Wilcove 1985, Loiselle y Hoppes 1983). Esto se refleja en la disminución del éxito reproductivo y la supervivencia de las poblaciones (Andrén 1994, Kattan 2002). Ejemplo de ello es el estudio con nidos experimentales en un bosque nublado andino, en San Antonio, Colombia, donde se encontró que la tasa de depredación de nidos fue mayor en los fragmentos pequeños que en los grandes (Arango-Vélez y Kattan 1997). Respecto al efecto de la depredación sobre nidos naturales, los estudios realizados en el bosque templado en Chiloé, Chile, con la especie *Sclerochilus rubecula*, Rhinocryptidae mostraron que su éxito reproductivo disminuyó por la fragmentación, ya que la depredación de nidos fue mayor en los fragmentos de bosque que en el Parque Nacional de Chiloé, una reserva de bosque continuo. El porcentaje global de éxito de anidación fue mucho menor en los fragmentos de bosque (36%) que en el parque nacional (72%; De Santo *et al.* 2002). También se encontró que disminuyó la frecuencia de observación de los juveniles de esta especie en los

fragmentos boscosos, lo que hace suponer que incrementó su mortalidad en los fragmentos (De Santo *et al.* 2002).

Una de las explicaciones dadas para el incremento de la depredación como consecuencia de la fragmentación, en bosques templados y tropicales, es el incremento de la abundancia de depredadores potenciales en los fragmentos. Esto puede ser debido a que la fragmentación facilita el ingreso de especies características del borde, de áreas abiertas o de zonas suburbanas a los fragmentos de bosque, entre ellas especies omnívoras y carnívoras, lo que ocasiona el incremento de depredadores de nidos y especies parásitas de nidos (Wilcove 1985, Robinson *et al.* 1995, Renjifo 1999, Söderström 1999, De Santo *et al.* 2002). Otro de los argumentos señalados para explicar el incremento de la depredación, es el aumento de la población de mesodepredadores, producto de la desaparición de grandes carnívoros luego que ocurre la fragmentación. Esto se ha señalado en el caso de islas en lagos artificiales, como en BCI, donde la fragmentación y aislamiento ocasionaron el incremento de las poblaciones de mesodepredadores en los fragmentos de bosque, lo cual repercutió en una mayor depredación de nidos en los fragmentos del bosque en BCI que en bosques continuos (Loiselle y Hoppes 1983, Sieving 1992). Un efecto similar se observó en algunas islas en Guri, Venezuela, donde la tasa de depredación de nidos artificiales por monos capuchinos (*Cebus olivaceus*) fue tan alta, que alcanzó el 100% en una de las islas, ocasionando que las poblaciones de aves en estas islas presenten las densidades más bajas de todas las islas (Terborgh *et al.* 1997).

Diferencias en el tipo de depredadores presente en los fragmentos pueden generar diferencias en cuanto al grupo de especies que sufren una mayor intensidad de depredación

de nidos. En los bosques nublados andinos, en Dan Antonio, Colombia, encuentran que diferencias en los ensamblajes de depredadores entre los fragmentos pequeños y los grandes, pueden explicar las diferencias encontradas entre los tipos de nido más depredados en cada tipo de fragmento. Así, Arango-Vélez y Kattan (1997) encuentran que en fragmentos pequeños la mayor intensidad de depredación en nidos del suelo es producto de la alta abundancia de depredadores pequeños (roedores) y la escasez de depredadores grandes (coatíes). Mientras que en fragmentos grandes la mayoría de la depredación es por coatíes y rabipelados.

La influencia del incremento del borde sobre la depredación de nidos ha sido señalada tanto para la región templada como la tropical, en general, se encuentra que la depredación es consistentemente mayor en el borde que en el interior del bosque, así como mayor en el suelo que en los arbustos en la región tropical (Figura 11, Söderström 1999).

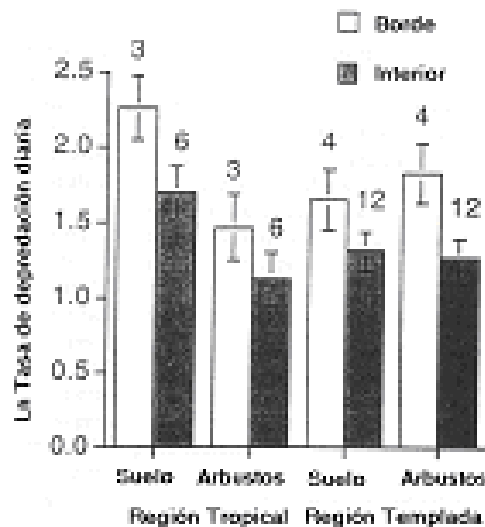


Figura 11: Tasa de depredación diaria de nidos artificiales en los bosques tropicales y templados según el sitio de anidación y hábitat del bosque (tomado de Söderström 1999).

Sin embargo, trabajos realizados en el bosque nublado, en Colombia, señalan que no hay resultados consistentes que indiquen que las tasas de depredación sean más altas en el borde que en el interior, más bien sugieren que el efecto es altamente sitio-específico (Arango-Vélez y Kattan 1997). Tampoco en Chiloé, Chile, se encontró que el borde del bosque tuviera efectos negativos sobre el éxito de anidación, crecimiento de pichones o supervivencia temprana de juveniles (De Santo *et al.* 2002).

La depredación de nidos también puede incrementar en grupos de aves cuyo sistema de reproducción depende del tamaño del grupo, el cual puede ser afectado por disminución de la abundancia de la población dentro del fragmento. Tal es el caso de los Ictéridos de bosque, cuya vulnerabilidad aumentó luego de la fragmentación en la región de Quindío en Colombia. Tres especies de bosque se extinguieron, no sólo en los fragmentos sino regionalmente, y una cuarta asociada con el borde del bosque también se extinguió regionalmente (Renjifo 1999). Si bien este grupo no había sido señalado con anterioridad como vulnerable a la fragmentación, los hábitos de anidación colonial de algunos miembros de esta familia pudieron hacerlos más vulnerables. En este caso, se sabe que pequeñas colonias de nidos fallan en producir pichones a menudo debido a la reducción de la capacidad de defensa de los nidos de los depredadores (Robinson 1985 citado por Renjifo 1999). Así, en los fragmentos pequeños, que sostienen tamaños de grupo pequeños, incrementa la probabilidad de depredación.

El incremento significativo del parasitismo de nidada también ha sido señalado en los fragmentos de bosque en las zonas templadas, donde se encuentra que hay una

correlación negativa entre la abundancia de especies parásitas y la cobertura boscosa (Robinson *et al.* 1995). Sin embargo, en el bosque húmedo montano no ha sido reportado el parasitismo de nidada en especies de bosque y se desconoce la abundancia de estas especies. La presencia de especies parásitas de nidos, tales como *Molothrus bonariensis* y *Scaphidura oryzivora* han sido señaladas en los bosques húmedos del Neotropico, en zonas agrícolas en el Quindío, en Colombia y en Chiloe, Chile, sin embargo, no son reportados en fragmentos de bosque (Renjifo 1999, De Santo *et al.* 2002). También en los bosques de tierras bajas amazónicas se señala la presencia de estas especies, sin que se registre efectos sobre la anidación de las especies de bosque (Stratford y Stouffer 1999). Sin embargo, a pesar de la presencia de especies parásitas de nidos en paisajes dominados por la actividad agrícola, aparentemente el parasitismo de nidada no es un mecanismo relevante para las poblaciones de aves del bosque húmedo del Neotrópico.

Los estudios sobre parasitismo de nidada en las zonas templadas de Norteamérica han encontrado que los niveles de parasitismos son consistentemente más altos en regiones donde el paisaje está más fuertemente fragmentado y las extensiones de áreas de forrajeo utilizados por *Molothrus ater* son mayores. De manera, factores locales tales como la distribución espacial y tipo de borde de bosque, así como la calidad de las áreas de alimentación influyeron sobre el parasitismo (Robinson *et al.* 1985). En el Neotrópico desconocemos la abundancia de las poblaciones de aves parásitas de nidos, así como sus requerimientos alimentarios, tal vez el tipo de actividad agrícola desarrollada en aquellas áreas donde las especies pudieran ser potencialmente más abundantes no suministra recursos alimentarios adecuados para estas especies. Es necesario desarrollar más estudio



sobre esta interacción en las áreas donde la fragmentación del bosque es más intensa, para así poder estimar parámetros que permitan realizar comparaciones con las zonas templadas, donde efectivamente este mecanismo está afectando la supervivencia de las poblaciones de aves del bosque.

## **Grupos vulnerables y resilientes a la fragmentación del bosque húmedo montano**

La fragmentación del bosque montano tiene efectos muy diversos sobre las poblaciones de aves, cuya interacción conjunta puede conducir las a la extinción. La pérdida de especies de aves producto de la fragmentación, usualmente no ocurre al azar, sino que hay ciertos atributos asociados a la vulnerabilidad de las especies. Así, especies de interior del bosque, de mayor tamaño, especies raras como depredadores topos, especialistas de hábitat, y especies que viven cerca de los límites de su rango de distribución, pueden ser especialmente propensas a la extinción local debido a su baja frecuencia de ocurrencia entre parches y a su baja abundancia dentro de los parches (Terborgh y Winter 1980, Wiens 1989). Otras especies, sin embargo, son capaces de soportar la fragmentación de su hábitat siendo consideradas resilientes.

### **Tamaño corporal**

El tamaño corporal grande ha sido referido como una característica que hace a las especies más propensas a extinguirse en el bosque tropical (Turner 1996, Bierregaard y Stouffer 1997). La razón subyacente es que se considera que animales grandes, dentro de una categoría trófica general, requieren una mayor ingesta de alimento y esta implica una mayor demanda de territorio, por lo cual son afectadas más rápidamente por limitaciones de espacio (Leck 1979, Peters 1983).

Las aves de tamaño grande resultaron más vulnerables a la fragmentación en los bosques húmedos de río Palenque, Ecuador, los bosques subandinos en San Antonio, Colombia y en el bosque templado de *Notophagus* en Chile y el bosque templado del sur en Chiloé, Chile (Leck 1979, Kattan 1992, Kattan *et al.* 1994, Estades y Temple 1999, De Santo *et al.* 2002). Los requerimientos de área de vivienda de mayor tamaño que los fragmentos de bosque remanente son la limitante para algunas especies de gran tamaño restringidas al interior del bosque. Tal es el caso de *Pteroptochus tarnii*, la especie de mayor tamaño de la familia Rhinocryptidae, en Chiloé, Chile, que requiere fragmentos de bosque remanente mayores de 3 ha para sostener una pareja reproductora (De Santo *et al.* 2002). También las especies de gran tamaño, *Nothoprocta perdicaria* (Tinamidae), *Enicognathus ferrugineus* (Psittacidae) y *Campephilus magellanicus* (Picidae) fueron más sensibles al tamaño del fragmento en fragmentos del bosque templado de *Notophagus glaucus* en la región central de Chile. De hecho *N. perdicaria* fue más abundante en fragmentos grandes que en los pequeños, mientras que las otras dos especies sólo estuvieron presentes en los fragmentos grandes (Estades y Temple 1999).

En el bosque húmedo subandino de Colombia se encontró en los frugívoros de dosel que la proporción de especies de gran tamaño extintas fue mayor que las especies presentes en los bosques fragmentados. Y en general, se encontró que las especies más grandes tuvieron mayor probabilidad de extinción que las más pequeñas (Figura 12, Kattan *et al.* 1994); de estos los loros, tucanes y cotingas, fueron particularmente más vulnerables;

igualmente, dentro de las tangaras, aquellas de mayor tamaño fueron las más vulnerables (Kattan 1992).

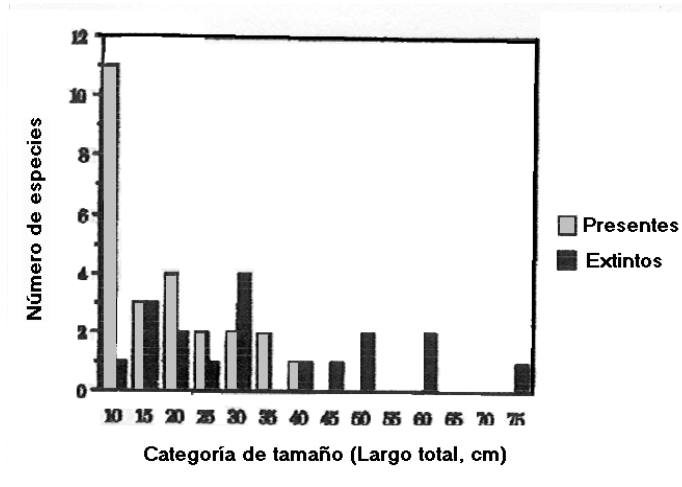


Figura 12: Distribución de frecuencias de tamaños de especies presentes y extintas de los frugívoros de dosel (Tomado de Kattan *et al.* 1994).

También en fragmentos del bosque subandino en la Cordillera Central en Colombia, se encontró que las especies regionalmente extintas fueron, en promedio, de mayor tamaño que las existentes, pesando todas más de 50g, mientras que el 67 % de las aves de bosque presentes pesaron menos de 50 g (Renjifo 1999). Esta mayor tendencia de especies grandes a la vulnerabilidad sólo se encontró entre los frugívoros de dosel (Renjifo 1999). Además, se encontró que los grupos de mayor tamaño, como rapaces y crácidos, siguen presentes en esta región a pesar de la fragmentación. Esto parece indicar que otros atributos distintos del tamaño influyen sobre el riesgo de extinción.

## Gremio trófico

Algunos grupos tróficos han sido considerados por la literatura más vulnerables a la extinción después que ocurre la fragmentación. Los frugívoros y nectarívoros fueron considerados más vulnerables debido a que ellos dependen de recursos estacionales, lo que los obliga a desplazarse e incluso migrar temporalmente durante los períodos de escasez (Terborgh y Winter 1980). También los insectívoros especializados en presas grandes, en microhábitats particulares o aquellos que desarrollan dependencias mutualísticas como los seguidores de hormigas guerreras, son señalados como muy vulnerables a la fragmentación de su hábitat (Terborg y Winter 1980, Goerck 1997). Las aves rapaces, que son depredadoras topos, también han sido señaladas como más vulnerables a la fragmentación (Wiens 1989).

La avifauna del bosque húmedo montano muestra respuestas muy variada a la fragmentación del bosque, y no siempre corresponde con lo señalado en la literatura. En bosques húmedos montanos en Colombia, en los fragmentos de bosque remanente se encontraron como grupos más vulnerables las aves rapaces (carnívoros), insectívoros terrestres y de sotobosque y frugívoros grandes (Tabla 4), lo que corrobora lo indicado en la literatura. En el caso de las rapaces la vulnerabilidad correspondió a especies que están restringidas al bosque. Sin embargo, otros grupos fueron más bien resilientes, como es el caso de carroñeros, nectarívoros e insectívoros aéreos (Renjifo 1999) o de borde (Kattan *et al.* 1994). En este caso los nectarívoros responden de forma opuesta a lo esperado, lo que puede indicar una menor especialización a recursos particulares del interior del bosque.

Tabla 4: Extinción de especies de aves, según el gremio trófico, en dos localidades de los Andes de Colombia (negritas: gremios más vulnerables; subrayado: gremios más resilientes)

Localidad			
Salento-Filandia, Colombia (Renjifo 1999).		San Antonio, Colombia (Kattan <i>et al.</i> 1994).	
Grupo trófico y gremio	% Extinción	Gremio	% Extinción
Toda las especies	29,9		
<b>Rapaces diurnas</b>	<b>100,0</b>	<b>Carnívoros</b>	<b>33,3</b>
<u>Zamuros</u>	<u>0,0</u>		
<u>Nectarívoros</u>	<u>10,0</u>	Nectarívoros	<u>7,7</u>
Insectívoros	31,7		
<u>Aéreos</u>	<u>0,0</u>	<u>Insectívoros de borde</u>	<u>10,0</u>
Dosel-Follaje	38,1	Insectívoros de dosel	37,5
Sotobosque-follaje	20,0	<b>Insectívoros-sotobosque</b>	<b>45,0</b>
Corteza	38,5	Insectívoros-tronco	23,1
<b>Terrestres</b>	<b>57,1</b>		
Frugívoros	25,9	Frugívoros terrestres	16,7
<b>Grandes</b>	35,0	Frugívoros-sotobosque	26,7
Pequeños	<u>0,0</u>	<b>Frugívoros grandes dosel</b>	<b>66,7</b>
Frugívoros-insectívoros	31,3	Frugívoros pequeños dosel	22,7

### ***Frugívoros:***

Respecto a las aves frugívoras se encuentra que especialmente aquellas de gran tamaño, pueden ser más vulnerables debido a que los recursos explotados por ellos se distribuyen espacialmente en parches naturales y son estacionales (Willis 1979 citado por Kattan *et al.* 1994), por lo que requieren bosques extensos que les permitan obtener suficiente fruta para sostener sus poblaciones (Turner 1996) y la fragmentación del hábitat

puede interrumpir fácilmente estos desplazamientos (Kattan *et al.* 1994). La mayor vulnerabilidad se encontró en los frugívoros del dosel, señalándose la extinción local de frugívoros como *Amazona mercenaria*, *Andigena nigrorostri*, *Ramphastos swainsonii* y *Semnornis ramphastinus* en San Antonio, Colombia (Kattan *et al.* 1994). Mientras que, en Río Palenque, Ecuador, no solo frugívoros de dosel, como Ramphastidos y Psitácidos, sino también frugívoros terrestres, como los Tinámidos y Crácidos, disminuyeron sus poblaciones (Leck 1979).

Diferentes respuestas a la fragmentación se observan dentro de un mismo grupo; así, para las cotingas de tamaños intermedios, señaladas como altamente susceptibles a la fragmentación del bosque, dos de tres especies se extinguieron en fragmentos y una tercera habita sólo en pocos fragmentos en Quindío, Colombia (Renjifo 1999), mientras que en Palenque, Ecuador, los cotíngidos de gran tamaño, *Carpodectes hopki* y *Cephalopterus penduliger*, sensibles a la fragmentación, no se extinguieron, aunque sufrieron la declinación de sus poblaciones (Leck 1979). Las diferencias en la magnitud y tiempo de la fragmentación pueden ser causa de estas distintas respuestas, ya que el tiempo transcurrido desde la fragmentación fue de 85 años en Colombia, mientras que en Palenque fue de 8 años.

Por último, son también considerados muy vulnerables los frugívoros migratorios altitudinales (Loiselle y Blake 1991, Powell y Bjork 1994, Kattan *et al.* 1994). Ejemplo de su vulnerabilidad es la extinción regional de *Ramphastos swainsonii* y *Psarocolius angustifrons*, y local de *Pharomacrus auriceps* en San Antonio en la Cordillera occidental de Colombia (Kattan *et al.* 1994). Actualmente se señala que la deforestación y

fragmentación de los bosques en las rutas migratorias son una amenaza para este grupo de aves y, en particular, para *Cephalopterus glabricollis*, en Costa Rica (Chaves-Campos *et al.* 2003) y para el *Pharomacrus mocinno* en Chiapas, México (Solórzano *et al.* 2003).

Dentro del grupo de los frugívoros, sin embargo, los frugívoros pequeños, más generalistas, como las tangaras, tienden a ser más tolerantes a la matriz de vegetación, ya que utilizan una variedad de hábitats, y son capaces de cambiar de dieta de forma oportunista, lo que les permite la utilización del paisaje sin ser afectados por la fragmentación (Levey 1988, Kattan *et al.* 1994).

### ***Insectívoros***

En los bosques húmedos de tierras bajas y en los montanos se encuentra que las aves insectívoras terrestres y del sotobosque son altamente vulnerables a la fragmentación (Karr 1982, Lovejoy *et al.* 1986, Bierregaard y Lovejoy 1989, Willson *et al.* 1994 cit. por Sieving *et al.* 1996, Mason 1996, Turner 1996, Sieving y Karr 1997, Terborgh *et al.* 1997, Stratford y Stouffer 1999, Cosson *et al.* 1999, Laurence *et al.* 2002, Sekercioglu 2002). Características asociadas a este grupo, tales como, su alta especificidad a bosques maduros, baja movilidad, tamaños grandes de territorio son consideradas la principal causa de declinación de declinación de estos grupos (Stratford y Stouffer 1999, Sekercioglu *et al.* 2002). No obstante, hay que destacar que, en las tierras bajas de la Amazonía, después que ocurrió la regeneración de la vegetación secundaria, en áreas previamente fragmentadas, hubo una recolonización de especies insectívoras que anteriormente se habían extinguido localmente, incluso seguidoras de hormigas guerreras, debido a la recolonización de estas hormigas (Bierregaard y Stouffer 1997).



Otros gremios de insectívoros, tales como los insectívoros aéreos y de borde, son considerados resilientes en los bosques subandinos en Colombia (Kattan *et al.* 1994, Renjifo 1999), pues no son afectados por la fragmentación del bosque, o en todo caso son favorecidos por el efecto de borde.

### **Nectarívoros**

Entre los gremios tróficos poco afectados, o afectados positivamente, están los colibríes en los bosques lluviosos de tierras bajas (Bierregaard y Stouffer 1997, Cosson *et al.* 1999, Laurence *et al.* 2002) y en bosques húmedos montanos (Renjifo 1999, Anjos y Boçon 1999). Sin embargo, la resiliencia por parte de los colibríes parece no ser tan generalizada. Colibríes especializados, como especies con picos rectos, en los bosques fragmentados de *Polylepis* (Fjeldsa 1993) y del interior del bosque (Borgella *et al.* 2001) son altamente vulnerables.

### **Otros gremios**

Los rapaces son otro grupo considerado susceptible a la extinción por la fragmentación del bosque (Turner 1996, Renjifo 1999). Las poblaciones de Águila Harpia (*Harpia harpyja*) y Lechuza de Anteojos (*Pulsatrix perspicillata*), así como de *Accipiter superciliosus*, *Geranospiza caerulescens* y *Micrastur rufficollis*, rapaces con baja abundancia y dietas especializadas, declinaron como consecuencia de la fragmentación, en Río Palenque, Ecuador, (Leck 1979). También en Quindío, Colombia, se encuentra que todas las especies de *Micrastur* presentes en el bosque continuo desaparecieron en los

fragmentos de bosque (Renjifo 1999). Sin embargo, la información disponible de este grupo en el bosque húmedo montana es escasa.

Otros grupos como los omnívoros, cuya dieta cambia de fruta a insecto o viceversa, y los granívoros, son señalados por su resiliencia a la fragmentación del bosque. Incluso pueden ser favorecidos e incrementar su abundancia con la disminución de tamaño del fragmento, tal como se señala en Campos Gerais, Brasil, donde los omnívoros representaron el mayor número de especies en fragmentos naturales de bosque mixto templado, y sus poblaciones fueron más abundantes en parches pequeños que en grandes (Anjos y Boçon 1999). También los granívoros se beneficiaron de la fragmentación, en un bosque montano en Minas Gerais (Brasil), donde incrementó la proporción de granívoros en la comunidad de aves con la disminución del tamaño del fragmento (Marini 2001).

### **Rango de distribución y tamaño poblacional**

El rango de distribución geográfico y el tamaño poblacional son atributos de las especies que han sido señalados con mucha frecuencia para definir el grado de vulnerabilidad de las especies (Bibby *et al.* 1992, Kattan 1992, Goerck 1997). El rango geográfico considerado umbral para delimitar especies susceptibles al riesgo de extinción es superficies menores a 50.000 km<sup>2</sup> (Terborgh y Winter 1982). Respecto a la abundancia se considera que especies cuyas poblaciones son poco abundantes, ya sea natural o producto de perturbaciones, como la extracción de mascotas o la cacería, son consideradas localmente raras. Estas especies pueden ser más vulnerables a la extinción a través de su

distribución en los bosques montanos fragmentados (Renjifo 1999). En Quindío, Colombia, se encontró que en los fragmentos 43% de las especies con rangos geográficos pequeños se extinguieron, mientras que sólo 29% de las especies con rangos geográficos grandes se extinguieron (Renjifo 1999). Y, en San Antonio, Colombia, la especie de loro *Amazona mercenaria*, extinta luego de la fragmentación del bosque húmedo montano, se caracteriza por una baja abundancia local como por presentar rangos geográficos restringido (Kattan *et al.* 1994). El límite de la distribución (geográfica o ecológica) de una especie es otro atributo asociado con la vulnerabilidad de las especies. En los Andes colombianos se encontró que, de 36 especies, presentes en San Antonio, en su límite altitudinal 23 se extinguieron (63,9%), mientras que de 83 especies que se encontraban en su centro altitudinal de distribución, sólo 13 se extinguieron (15,6%) (Kattan *et al.* 1994).

## **Tipo de anidación**

La especificidad del tipo de nido y la ubicación de estos en el bosque son características particulares de cada especie, de manera que estos atributos especie-específicos pueden afectar la vulnerabilidad de las especies (Sieving 1992). En general, se encuentra que los nidos abiertos sufren una mayor depredación que los nidos en cavidades, mientras que las que anidan en el suelo tienen una mayor depredación que aquellas que anidan en estrato por encima del suelo en las zonas tropicales (Loiselle y Hoppes 1983, Wilcove 1985, Wiens 1989, Söderström 1999). En el caso de la avifauna del bosque húmedo montano, se encuentra que en fragmentos más pequeños la vulnerabilidad de los

nidos en el suelo es significativamente mayor que en nidos fuera del suelo. Mientras que, en fragmentos boscosos grandes no hay diferencias en la vulnerabilidad entre ambos tipos de nido (Arango-Vélez y Kattan 1997).

En general, las especies o grupos considerados vulnerables responden a un conjunto de atributos que incrementan su sensibilidad a la fragmentación. De allí, que es difícil señalar que un solo atributo puede ser indicador de vulnerabilidad, pues la fragmentación afecta simultáneamente diferentes mecanismos, esto genera una respuesta especie-específica. Se requieren más estudios a nivel de las poblaciones y los mecanismos que las regulan para predecir cuales grupos de aves montanas serían más afectadas por la fragmentación de un bosque húmedo montano.

## **Conclusiones**

1. La fragmentación del bosque húmedo montano ocasiona la disminución de la riqueza de la comunidad de aves montanas, siendo esta riqueza correlacionada positivamente con el tamaño del fragmento.
2. El efecto de borde en los fragmentos incrementa la relación especies de borde/ especies de interior del bosque y su efecto sobre las poblaciones de aves depende de la dinámica espacial y temporal del borde.
3. El efecto de aislamiento entre los parches de bosque húmedo montano sobre las poblaciones de aves montanas depende de las características de la matriz y de la

capacidad de dispersión de las especies de aves. Las características de la cobertura arbórea de la matriz determinan la conectividad entre los fragmentos y en consecuencia modulan el efecto de la fragmentación sobre la población de aves montanas.

4. La disponibilidad de recursos es afectada por la fragmentación, como consecuencia de la reducción del hábitat, de la heterogeneidad espacial dentro del fragmento y el efecto de borde, lo que a su vez afecta la composición de los gremios de aves presentes.
5. El efecto de la fragmentación sobre la depredación de nidos es poco conocido para la avifauna montana. Hay una mayor depredación en fragmentos pequeños que en grandes y que en bosques continuos, y el tipo de depredadores que predominan en fragmentos de bosque remanente es diferente al de los bosques continuos. Hay una mayor depredación de nidos en suelo que sobre el suelo y en nidos abiertos que en cavidades, lo cual es el patrón generalmente encontrado en las aves. Se hace necesario el estudio de los potenciales depredadores de nidos de aves en bosque y la abundancia de sus poblaciones cuando ocurre la fragmentación.
6. La incidencia del parasitismo de nidada en las poblaciones de aves del bosque húmedo montano no se ha registrado en el Neotrópico, aunque la presencia de aves parásitas en áreas abiertas, contiguas a fragmentos de bosque, indica que existe la potencialidad. Es necesario desarrollar estudios para estimar la abundancia de las especies parásitas en áreas donde el bosque ha sido o está siendo fragmentado, su dieta y estrategias alimentarias, y evaluar si hay especies de aves de bosque montano que sean hospederas.

7. Los grupos de aves que pudieran presentar mayor vulnerabilidad a la fragmentación son las aves frugívoras de gran tamaño que dependen de áreas de vivienda extensas para la búsqueda de recursos estacionales, en particular los migratorios altitudinales; las aves insectívoras terrestres y del sotobosque, cuyos requerimientos territoriales, y especialización del hábitat y limitación en la capacidad de dispersarse hace que sean más afectadas por la reducción del área del fragmento de bosque y al incremento del efecto de borde; los nectarívoros especializados en recursos restringidos al interior del bosque; las rapaces del bosque húmedo montano, aunque la información disponible para este grupo es reducida.

## Referencias citadas

1. Aleixo A. 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic forest. *Condor* 101: 537-548.
2. Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
3. Anjos, L. y R. Boçon. 1999. Bird communities in natural forest patches in southern Brazil. *Wilson Bull.* 111: 397-414.
4. Arango-Vélez, N. y G. Kattan. 1997. Effects of forest fragmentation on experimental nest predation in andean cloud forest. *Biological Conservation* 81: 137-143.
5. Balmford, A. y A. Long. 1994. Avian endemism and forest loss. *Nature* 372:623-624.
6. Bibby, C. J., N. J. Collar, M. J. Crosby, M. F. Heath, Ch. Imboden, T. H. Johnson, A. J. Long, A. J. Stattersfield, y S. J. Thirgood. 1992. Putting biodiversity on the map: priority areas for global conservation. International Council for Bird Preservation. Pp. 30.
7. Bierregaard, R. O., Jr. y T. E. Lovejoy. 1989. Effects of forest fragmentation on amazonian bird communities. *Acta Amazonica* 19: 215-241.
8. Bierregaard, R. O., Jr. y P. C. Stouffer. 1997. Understory birds and dynamic habitat mosaics in Amazonia rainforest. *In:* W.F. Laurance y R. O. Bierregaard (Eds), *Tropical Forest Remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.
9. Borgella, R., A. A. Snow y T. A. Gavin. 2001. Species richness and pollen loads of hummingbirds using forest fragments in southern Costa Rica. *Biotropica* 33: 90-109.

10. Brown A. y M. Kappelle. 2001. Introducción a los bosques nublados del Neotrópico: una síntesis regional. Pp: 25- 40. *In*: Kappelle, M. y A. Brown (Eds) *Bosques nublados del Neotrópico*. INBio, Costa Rica.
11. Brown, J.H. y Kodric-Brown, A. 1977. Turnover rater in insular biogeography: Effect of inmigration on extinction. *Ecology*. 58:445-449.
12. Burke, D. M. y E. Nol. 1998. Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *Auk* 115: 96-104.
13. Cavalier, J. 1997. Selvas y bosques montanos. Pp: 38-55. *In*: M.E. Chaves y N. Arango (Eds), Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997-Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
14. Chaves-Campos, J., J. E. Arévalo y M. Araya. 2003. Altitudinal movements and conservation of Bare-necked umbrellabird *Cephalopterus glabricollis* of the Tilarán Mountains, Costa Rica. *Bird Conservation International* 13: 45-58.
15. Cornelius C., H. Cofré y P. A. Marquet. 2000. Effects of habitat fragmentation on birds species in a relict temperate forest in semiarid Chile. *Conservation Biology* 14: 534-543.
16. Correa R. y J.A. Figueroa. 2003. Observations of aggressiveness and territoriality among species of Rhinocryptidae in a rain forest fragment in southern Chile. *Ornitologia Neotropical* 14: 121-125.
17. Cosson, J. F., S. Ringuet, O. Claessens, J. C. de Massary, A. Dalecky, J. F. Villiers, L. Grajon y J. M. Pons. 1999. Ecological changes in recent land-bridge islands in French Guiana, with emphasis on vertebrate communities. *Biological Conservation* 91 : 213-222.
18. Daily, G. C., P. R. Ehrlich y A. Sánchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11: 1-13.
19. De Santo, T., M.F. Willson, K.E. Sieving y J. J. Armesto. 2002. Nesting biology of tapaculo (Rhinocryptidae) in fragmented south-temperate rainforest of Chile. *Condor* 104: 482-495.



20. Estades, C. F. y S. A. Temple. 1999. Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecological Applications* 9: 573-585.
21. Fjeldsa, J. 1993. The avifauna of *Polylepis* woodlands of the Andean highlands: the efficiency of basing conservation priorities on patterns of endemism. *Bird Conservation International* 3: 37-55.
22. Fjeldsa, J. y C. Rahbek. 1997. Species Richness and Endemism in South American Birds: Implications for the Design of Networks of Nature Reserves. Pp. 466-482. *In: Laurance W. I. y R. O. Bierregard (eds). Tropical forest remnants: Ecology managements and conservation of fragmented communities.* Univ. Chicago Press.
23. Gentry, A.H. 2001. Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas Neotropicales. Pp: 85-123 *In: Kappelle, M. y A. Brown (Eds) Bosques nublados del Neotrópico.* INBio, Costa Rica.
24. Gilbert, L. 1980. Food web organization and conservation of neotropical diversity. Pp: 11-34. *In. M.E. Soulé y B.A. Wilcox. (Eds). Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective.* Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
25. Graham, C.H. y J.G. Blake. 2001. Influence of patch- and landscape-level factors on bird assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecological Applications* 11: 1709-1721.
26. Goerck J. M. 1997. Patterns of rarity in the birds of the Atlantic forest of Brazil. *Conservation Biology* 11: 112-118.
27. Hagan, J., Van der Haegen, W.M., y P. McKinley. 1996. The early development of forest fragmentation effects on birds. *Conservation Biology* 10: 188-202.
28. Hanski, I. 1996. Metapopulation ecology. Pp.:13-43. O.E. Rhodes, Jr. R.K. Chesser y M. H. Smith. (Eds). *In: Population dynamics in ecological space and time.* The University Press of Chicago. Chicago.
29. Harrison, S. 1991. Population growth, land use and deforestation in Costa Rica, 1950-1984. *Interciencia* 16: 83-93

30. Hartshorn, G. S. 2002. Biogeografía de los bosques Neotropicales. Pp: 59-82. *In*: Guariguata, M. y G. Kattan (Eds), *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. LUR, Costa Rica.
31. Kappelle, M. y A. J. Brown. 2001. Bosques nublados del neotrópico. INBio, Costa Rica.
32. Karr, J. R. 1982. Population variability and extinction in the avifauna of a tropical land bridge island. *Ecology* 63: 1975-1978
33. Kattan, G. H. 1992. Rarity and vulnerability: The birds of the Cordillera Central of Colombia. *Conservation Biology* 6: 64-70
34. Kattan, G. H. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En: Guariguata, M. y G. Kattan(Ed) *In: Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. LUR, Costa Rica. 561-590.
35. Kattan, G. H., H. Alvarez-López y M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8: 138-146.
36. Latta, S. C., M. L. Sondreal y C.R. Brown. 2000. A hierarchical analysis of nesting and foraging habitat for the conservation of the Hispaniolan White-winged Crossbill (*Loxia leucoptera megaplaga*). *Biological Conservation* 96: 139-150.
37. Laurence, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, T. O. Bierregaard, S. G. Laurence y E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
38. Leck, C. F. 1979. Avian extinction in an isolated tropical wet-forest preserve, Ecuador. *Auk* 96: 343-352
39. Levey, D. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distribution of understory birds and plants. *Ecology* 69: 1076-1089.
40. Loiselle, B. A. y J. G. Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
41. Loiselle, B. A. y W. G. Hoppes. 1983. Nest predation in insular and mainland lowland rainforest in Panama. *Condor* 85: 93-95

42. Lovejoy, T. E., R.O. Bierregaard, Jr., A. B. Rylands, J. R. Malcolm, C. E. Quintela, L. H. Harper, K. S. Brown, Jr., A. H. Powell, G.V.N. Powell, H.O.R. Schubart, y M.B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. Pp: 257-285. M.E. Soulé (Ed). *In: Conservation biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusset.
43. MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
44. Machado, R. B. y G. A. B. Fonseca. 2000. The avifauna of Rio Doce valley, southeastern Brazil, a highly fragmented area. *Biotropica* 32: 914-924.
45. Maldonado-Coelho, M. y M. A. Marini. 2000. Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brazil. *Condor* 102: 585-594.
46. Marini, M. A. 2001. Effects of forest fragmentation on birds of cerrado region, Brazil. *Bird Conservation International* 11: 13-25.
47. MARN. 2001. *Estrategia Nacional sobre Diversidad Biológica y su Plan de acción*. Oficina Nacional de Diversidad Biológica. Caracas, Venezuela.
48. Martin, T. E. 1993. Nest predation and nest sites. *BioScience* 43: 523-532.
49. Mason, D. 1996. Responses of Venezuelan understory birds to selective logging enrichment strips, and vine cutting. *Biotropica* 28: 296-309.
50. Peters, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge: Cambridge University Press.
51. Powell, G.V.N. y R. Bjork. 1994. Altitudinal migrations and habitat linkages in montane environments of Costa Rica: A call for the design of altitudinal corridor. Pp: *In: A. Vega Ed. Corredores conservacionistas en la Región Centroamericana. Proceedings of a Regional Conference*. Tropical Research and Development, Inc. Costa Rica.
52. Primack, R.S. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. 564 pp.

53. Primack, R., R. Rozzi, P. Feisinger, R. Dirzo y F. Massardo. 2001. Fundamentos de conservación biológica: Perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México. Pp. 797.
54. Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* 132:652-661.
55. Renjifo, L. M. 1999. Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conservation Biology* 13: 1124-1139.
56. Renjifo, L.M. 2001. Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of subandean bird species. *Ecological Application* 11: 14-31.
57. Renjifo, L.M., G. Servat, J. M. Goerck, B. Loiselle y J. Blake. 1997. Patterns of species composition and endemism in the northern Neotropics: A case for conservation of montane avifaunas. *Ornithological Monographs* 48: 577-594.
58. Restrepo, C. y N. Gómez. 1998. Responses of understory birds to anthropogenic edges in Neotropical montane forest. *Ecological Applications* 8: 170-183.
59. Robichaud, I., M.A. Villard y C. S. Machtans. 2002. Effects of forest regeneration on songbird movements in a managed forest landscape of Alberta, Canada. *Landscape Ecology* 17: 247-262.
60. Robinson, S. K., F. R. Thompson III, T. M. Donovan, D. R. Whitehead, J. Faaborg. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267: 1987-1990.
61. Rolstad, J. 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:149-163.
62. Sekercioglu, C.H., P. R. Ehrlich, G. C. Daily, D. Aygen, D. Goehring and R. Sandi. 2002. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *PNAS* 99: 263-267.
63. Sieving, K. 1992. Nest predation and differential insular extinction among selected forest birds of central Panama. *Ecology* 73: 2310-2328.
64. Sieving, K., Willson, M. y T. De Santo. 1996. Habitat barriers to movement of understory birds in fragmented south-temperate rainforest. *Auk* 113: 944-949

65. Sieving, K. y J. R. Karr. 1997. Avian extinction and persistence mechanisms in lowland Panama. Pp: 156-170. *In*: W. F. Laurance y R. O. Bierregaard (EdS), *Tropical Forest Remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press. Chicago.
66. Söderström, B. 1999. Artificial nest predation rates in tropical and temperate forests: a review of the effects of edge and nest site. *Ecography* 22: 455-463.
67. Solórzano S., S. Castillo, T. Valverde y L. Ávila. 2000. Quetzal abundance in relation to fruit availability in a cloud forest in Southeastern México. *Biotropica* 32: 523-532.
68. Stotz, D., J. Fitzpatrick, T. Parker y D. Moskovits. 1996. *Neotropical Birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press. Chicago. 478 pp.
69. Stratford, J. A. y P. Stouffer. 1999. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manus, Brazil. *Conservation Biology* 13: 1416-1423.
70. Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: Theory and preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcambamba, Peru. *Ecology* 52:23-40.
71. Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an andean elevational gradient. *Ecology* 58: 10007-1019.
72. Terborgh, J. y B. Winter. 1980. Some causes of extinction. Pp.: 119-134. M.E. Soulé y B. A. Wilcox (eds). *In*: *Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.
73. Terborgh, J. y B. Winter. 1982. Evolutionary circumstances of species with small ranges. *In*: Prance, G. T. Ed. Pp: 587-600.
74. Terborgh, J, L. López y J. Tello. 1997. Bird communities in transition: the lago Gurí islands. *Ecology* 78: 1494-1501.
75. Turner, I.M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.

76. Van der Hammen, T. y H. Hooghiemstra. 2001. Historia y paleoecología de los bosques montanos andinos neotropicales. Pp: 63-84. *In*: M. Kappelle y A. D. Brown (Eds). *In: Bosques nublados del neotrópico*. INBio, Costa Rica.
77. Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. Pp:3-12. *In*: W.F. Laurance y R. O. Bierregaard (Eds), *Tropical Forest Remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press. Chicago.
78. Wiens, J.A. 1989. The ecology of bird communities. Vol. 2. Processes and variations. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 316.
79. Wilcove, D. S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66:1211-1214.
80. Wilcove, D. S., McClennan, C. H. y A.P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. Pp: 237-256. *In*: M. E. Soulé, (Ed), *Conservation Biology: The Science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
81. Willis, E.O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs* 44: 153-169.
82. Willis, E.O. y K.L. Schuchmann. 1993. Comparison of cloud-forest avifaunas in southeastern Brazil and western Colombia. *Ornitología Neotropical* 4:55-63.
83. Willis, E. O. y Y. Oniki. 1978. Birds and army ants. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 9: 248-263.
84. Yahner, R. H. y C. G. Mahan. 1996. Depredation of artificial ground nests in a managed forested landscape. *Conservation Biology* 10: 285-288.
85. Young, B. E., D. DeRosier y G. V. N. Powell. 1998. Diversity and conservation of understory birds in the Tilarán mountains, Costa Rica. *Auk* 115: 998-1016.