

**COMPOSICIÓN DE AVES DEL PACÍFICO SUR DE NICARAGUA ENFATIZANDO LAS ESPECIES
INDICADORAS DEPENDIENTES DE BOSQUE**

**COMMUNITY COMPOSITION OF NICARAGUA'S PACIFIC SLOPE FOREST BIRDS, EMPHASIZING
FOREST QUALITY-DEPENDENT SPECIES**

Marvin Tórrrez^{1*}, Wayne J. Arendt² y Marlon Sotelo³

¹Universidad Centroamericana, Rotonda Rubén Darío 150 m al Oeste, Apdo. 69. Managua, Nicaragua. ²USDA Forest Service, International Institute of Tropical Forestry, Sabana Field Research Station, HC 2 Box 6205, Luquillo. 00773 Puerto Rico. ³Consultor USDA Forest Service, International Institute of Tropical Forestry, Los Robles 217, Managua, Nicaragua

*Autor de correspondencia: mtorrez@ns.uca.edu.ni

Fecha de recepción: 1 de junio de 2013 - Fecha de aceptado: 30 de octubre de 2013

RESUMEN. Dada la importancia de los corredores biológicos se hace necesaria la evaluación de la fauna, especialmente aquellas especies que son bioindicadoras de la calidad del hábitat, para conocer como los patrones de diversidad de las comunidades reflejan el grado de conservación de los mismos. Se evaluó como los elementos del paisaje en la zona del Paso del Istmo en el Departamento de Rivas, Nicaragua, están conservando la diversidad de aves, y como algunos grupos claves están proporcionando pistas como indicadores de la calidad del hábitat. Se registraron 8703 detecciones de 168 especies de aves mediante el método de puntos de conteo con radio fijo (Muestreo de Distancia) a lo largo de cuatro hábitats en cuatro fincas. Los hábitats mostraron diferencias significativas entre ellos. Se encontró que grupos sensibles a la deforestación como las familias Trogloditidae y Thamnophilidae mostraron una relación significativa con la riqueza de la comunidad ($r^2 = 0.42$; $r^2 = 0.33$, respectivamente; $p < 0.0001$ para ambos). Especies comunes como el “saltarín colilarga” *Chiroxiphia linearis* y el “hormiguero tirano” u “hormiguero negruzco” *Cercomacra tyrannina* mostraron también ser especies cuyo comportamiento poblacional infiere un grado de conservación en estos hábitat. Con este estudio se apoya la preservación y el manejo de remanentes de bosques maduros con un sotobosque amplio y tractos arbóreos y jóvenes, así como áreas arbustivas y en regeneración para el mantenimiento de la biodiversidad a través del Istmo y en otras regiones con agropaisajes similares.

Palabras clave: aves de bosque, bioindicadores, regeneración, Paso del Istmo, sureste de Nicaragua.

ABSTRACT. Given the importance of biological corridors, it is necessary to evaluate their fauna especially those species are bioindicators of habitat quality, to determine patterns and extent of community diversity and how such factors reflect the level of conservation within and among green corridors in general. We investigated how selected landscape features within the Paso del Istmo, located in the Department of Rivas, Nicaragua, are influencing avian diversity and how key groups are providing clues to habitat quality. We recorded 8703 detections of 168 avian species using fixed-radius point counts (Distance Sampling) in four habitats among four farms. We found significant differences among habitats. Avian families sensitive to deforestation such as Trogloditidae y Thamnophilidae demonstrated a significant correlation with community richness ($r^2 = 0.42$; $r^2 = 0.33$, respectively; $p < 0.0001$ for both). Population dynamics of common species such as Long-tailed Manakin (*Chiroxiphia linearis*) and Dusky Antbird (*Cercomacra tyrannina*) revealed a current and important level of conservation in these habitats. With this study we recommend the preservation and management of mature forest remnants with ample understory, younger wooded tracts and brushy areas under regeneration to preserve and promote biodiversity among similar agroscaapes within the Paso del Istmo and elsewhere.

Key words: forest birds, bioindicator, regeneration, Paso del Istmo, southeast of Nicaragua.

INTRODUCCIÓN

La expansión de los cultivos en países tropicales es una de las causas principales de la pérdida de biodiversidad, y una de las principales amenazas para alcanzar las metas de Aichi de la diversidad global (Phalan *et al.*, 2013). La determinación de especies de aves dependientes del bosque es una necesidad para poder realizar estudios específicos sobre estas comunidades y poblaciones con el objeto de plantear y desarrollar planes de manejo más exactos para preservar la biodiversidad de la región, especialmente a la luz del cambio climático y la conversión rapidísima de bosques a campos de cultivo en el Neotrópico (Phalan *et al.*, 2013).

Las especies bioindicadoras son aquellas que pueden ayudar en la evaluación del estado de conservación, diversidad, endemismo y el grado de perturbación en los ecosistemas. Idealmente, la presencia o ausencia de estas especies bioindicadoras puede mostrar la existencia de otros individuos relacionadas con su hábitat (Hilty y Merenlender, 2000; Kerr *et al.*, 2000; Anand *et al.*, 2005; Fleishman *et al.*, 2005).

Se ha evaluado la cobertura arbórea como factor clave en la delimitación de los hábitat en las matrices de paisajes (Arendt *et al.*, 2012; Harvey *et al.*, 2006; Vélchez *et al.*, 2007) y como el criterio primario de conservación. Sin embargo,

el recurso que proveen las plantas que se desarrollan en el sotobosque como arbustos y lianas, tienen una función importante en ser especies claves, como las aves que son parasitadas por hormigas, las cuales usan los arbustos para refugio y búsqueda de alimento (Tórrez *et al.*, 2009).

La zona del pacífico de Nicaragua es una de las zonas con mayor densidad poblacional de Nicaragua abarcando aproximadamente el 45% de la población del país (INEC, 2006). Lo anterior da como resultado mayor presión en los recursos naturales, en concepto de avance de frontera agrícola, lo cual se traduce en pérdida de la biodiversidad (Borges y Stouffer, 1999). Considerando lo anterior, el presente estudio tiene el propósito de demostrar la importancia de la conservación en los remanentes de bosque del pacífico sur de Nicaragua, además de que se presentará una lista de especies que puedan servir para monitorear el progreso de la regeneración en los hábitat que están en proceso de restauración.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Se detectaron aves en cuatro fincas distribuidas en la zona Paso del Istmo en el Departamento de Rivas (Figura 1). Esta zona está caracterizada por una transición de bosque húmedo a bosque seco (Holdridge, 1996), ya que los valores

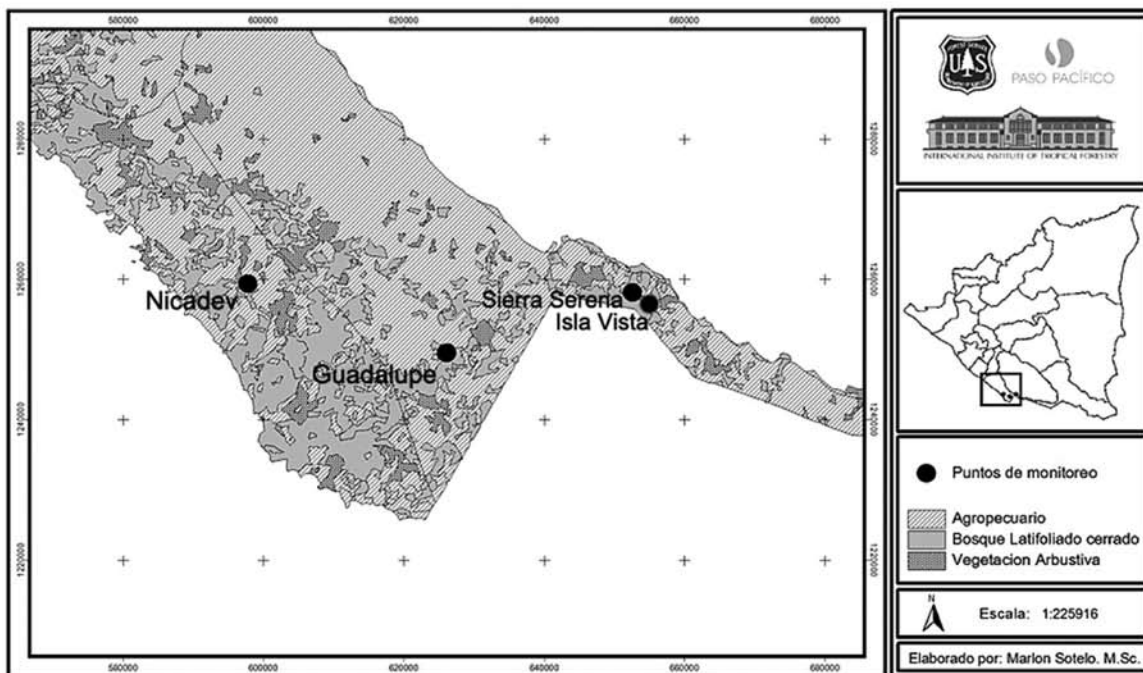


Figura 1. Localización geográfica del Paso del Istmo indicando los sitios de muestreo.

climáticos tales como precipitación, temperatura media y humedad relativa (INETER, 2013) tienden a cambiar en favor de esta transición en dirección este a oeste. El sitio de estudio fue seleccionado para formar parte del proyecto Conservación y Turismo Sostenible en Cuencas Críticas (Bauer y Arendt, 2007), por lo que previamente fueron evaluados los hábitats dentro de la zona, tomando en cuenta la estructura horizontal y vertical (porcentaje de cobertura en dosel, altura de dosel, DBH) y se dividieron según su historia natural y el tipo de bosque de acuerdo con Louman *et al.* (2001).

La terminología se adaptó de estudios anteriores relativos con la ecología del paisaje (Harvey *et al.*, 2006; Vélchez *et al.*, 2007; Arendt *et al.*, 2012), para lo que se caracterizaron cuatro hábitats: bosque cerrado (Bosque), bosque secundario joven (Tacotal), bosque de ribera (Ripario) y área abierta (Abierto) (Tabla 1). Posteriormente se situaron puntos de conteo separados 200 m uno del otro en las distintas localidades y hábitats evaluados (Tabla 1). La identificación de las especies de aves fue realizada usando la guía de Aves de Costa Rica (Stiles y Skutch, 1989), México y Norte de Centroamérica (Howell y Webb, 1995). La nomenclatura sigue el listado de la AOU (1998), actualizadas hasta el año 2012 (Chesser *et al.*, 2012). Los sitios se visitaron los meses de febrero, junio y septiembre de 2009, así como en abril de 2010 (Tabla 1).

Stiles (1985) y Stotz *et al.* (1996). Con base en ello, se seleccionaron primero especies que tuvieran presencia en la mayoría de los hábitats, y que mostrarán de manera predecible una declinación conforme a que la calidad del hábitat disminuyera (Bouyer *et al.*, 2007). De igual forma se siguieron otras características como la taxonomía que debe estar correctamente definida, que la identificación de estas especies sea fácil y que su historia natural sea conocida (Halfpter *et al.*, 2001).

Los gremios alimenticios se determinaron de acuerdo con la Guía de Aves de Costa Rica (Stiles y Skutch, 1989) y otras publicaciones (Willson *et al.*, 1982; Remsen *et al.*, 1993; Poulin *et al.*, 1994; Vereza y Solórzano, 2001; Pearman, 2002; Van Bael *et al.*, 2007). El uso de múltiples referencias y las observaciones de campo realizadas por los autores del presente estudio, permitieron estandarizar las categorías de gremio, así como llenar vacíos de información en aquellas especies no determinadas por las guías de campo. Con base en ello, los gremios que se determinaron para el presente estudio fueron los siguientes: Insectívoro-Frugívoro, Frugívoro, Nectarívoro, Insectívoro, Omnívoro y Carnívoro.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se realizaron comparaciones de la diversidad de aves en los diversos tipos de hábitat presentes en la zona de

Tabla 1. Puntos de conteo por hábitat por finca.

LOCALIDAD	HÁBITAT				TOTAL
	ABIERTO	BOSQUE	RIPARIO	TACOTAL	
Guadalupe	0	37	15	1	53
Isla Vista	7	10	3	1	21
Nica dev.	5	12	7	12	36
Sierra Serena	0	10	11	16	37
TOTAL	12	69	36	30	147

DETERMINACIÓN DE LAS AVES INDICADORAS Y GREMIOS ALIMENTICIOS

Para la selección de las especies indicadoras se tomaron aquellas que fueran dependientes de bosque en algún grado. Para esto se utilizó literatura disponible que incluyera especies presentes en Nicaragua como la propuesta por

estudio, usando pruebas de ANOVA, para lo que se usaron modelos lineales mixtos (Di Rienzo *et al.*, 2010), así como el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2011), lo que permitió seleccionar los mejores modelos para los datos obtenidos en este estudio. Se realizaron regresiones lineales desde el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2011) para conocer

cuáles grupos de indicadores se asociaban mejor con las riqueza de especies de las comunidades (Schulze *et al.*, 2004; Fleishman *et al.*, 2005; Harvey *et al.*, 2006). Para los indicadores individuales se obtuvo el AIC (Índice del Criterio de Akaike), para saber qué grupo de datos por especie se ajustó mejor a los modelos (Fleishman *et al.*, 2005).

RESULTADOS

Se registraron 8703 detecciones de 168 especies, destacando las más observadas tales como *Chiroxiphia linearis* (9%), *Thryothorus pleurostictus* (7%) y *Campylorhynchus rufinucha* (6%) (Tabla 2).

Al cotejar si existió influencia de la riqueza de especies de las familias versus la riqueza de aves en total se encontró que Trogloditidae si predice con $r^2 = 0.42$, $p < 0.0001$, al igual que Thamnophilidae, $r^2 = 0.33$, $p < 0.0001$. Al usar los dos grupos en conjunto se tuvo $r^2 = 0.41$, $p < 0.0001$. Los análisis de los modelos, mostraron que la familia que mostró mejor modelo fue Thamnophilidae (AIC = 142), seguido de Troglodytidae (AIC = 201), y al analizar los dos modelos en conjunto resultó que el valor de éste fue el más alto (AIC = 307), y por lo tanto fue el conjunto de datos que se ajustó en menor grado al modelo.

Especies individuales fueron analizadas para determinar si las detecciones disminuyeron conforme lo hacía la calidad

Tabla 2. Especies más comunes de acuerdo con los totales de detecciones en los hábitats que estuvieron presentes.

NOMBRE CIENTÍFICO	BOSQUE	RIPARIO	TACOTAL	ABIERTO	TOTAL POR ESPECIE
<i>Chiroxiphia linearis</i>	444	267	107	1	819
<i>Thryothorus pleurostictus</i>	190	118	248	50	606
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	164	110	217	34	525
<i>Hylophilus decurtatus</i>	223	141	44	3	411
<i>Cercomacra tyrannina</i>	219	132	55	4	410
<i>Calocitta formosa</i>	106	46	124	51	327
<i>Psarocolius montezuma</i>	207	91	18	9	325
<i>Thryothorus rufalbus</i>	189	89	45	2	325
<i>Leptotila verreauxi</i>	138	74	82	9	303
<i>Thamnophilus doliatus</i>	148	56	65	5	274

Al compararse la diversidad entre los distintos hábitat, se obtuvieron diferencias tanto para riqueza: $F_{1,3}$ (9.03), $p < 0.001$; y detecciones $F_{1,3}$ (9.19), $p < 0.0001$, donde se observa que los tacotales mostraron valores de riqueza más altos que en el bosque y las áreas abiertas (Figura 2).

Al comparar la riqueza de especies y de familias de aves por sitio que mostraron tendencia a disminuir conforme aumentó la deforestación (gradiente de bosque a área abierta), se utilizó la riqueza de familias más sensibles a este factor tales como Trogloditidae y Thamnophilidae. Para ambas se encontraron diferencias significativas: Trogloditidae $F_{1,3}$ (7.95), $p < 0.0001$; Thamnophilidae $F_{1,3}$ (7.90), $p < 0.0001$. Al comparar ambos grupos existieron diferencias: $F_{1,3}$ (12.94), $p < 0.0001$ (Figura 3).

del hábitat (mayor conservado a menor conservado) (Figura 4). Se encontró que sí disminuyeron, sin embargo, esta diferencia no fue significativa ($p > 0.005$). Se exploraron los modelos para encontrar cual grupo de datos por especie se ajustó mejor de acuerdo con el AIC y se obtuvieron los siguientes resultados en forma ascendente: *Thamnophilus doliatus* (AIC = 370), *Thryothorus rufalbus* (AIC = 383), *Hylophilus decurtatus* (AIC = 423), *Leptotila verreauxi* (AIC = 444), *C. tyrannina* (AIC = 449) y *C. linearis* (AIC = 580).

El análisis de componentes principales (Figura 5) muestra una asociación significativa al área boscosa de especies en el gremio de Insectívoro-Frugívoro, un gremio que aglutina pocas especies (Tabla 3), pero que son selectas en cuanto a su afiliación de hábitat, como lo son “cardinalidos” del género *Piranga*, trogloditidos y especies que tienen hábitos de sotobosque.

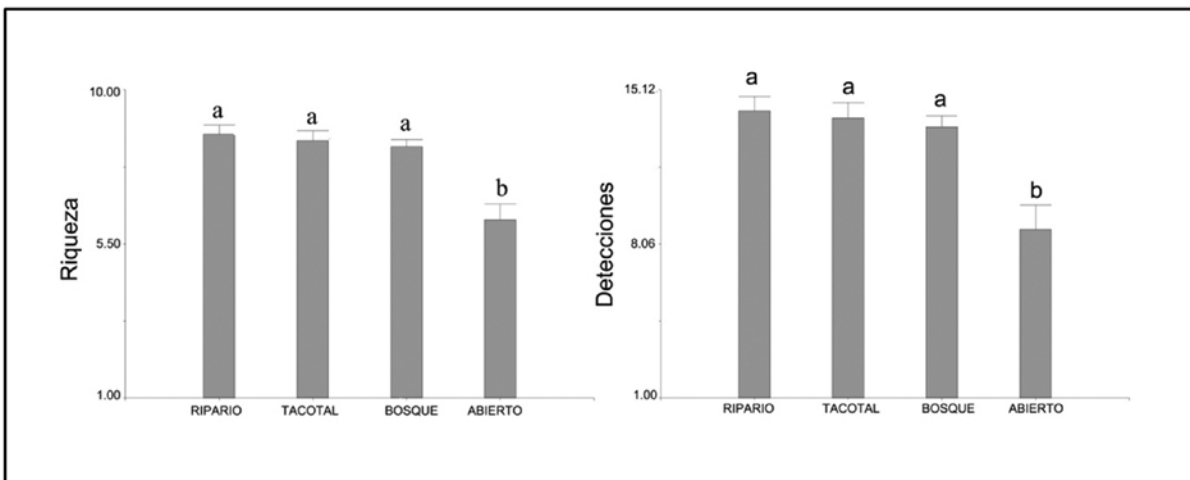


Figura 2. Promedios de la riqueza y detecciones, en las comunidades de aves del sureste. Se muestran las diferencias significativas ($p < 0.05$) indicadas con las letras a y b.

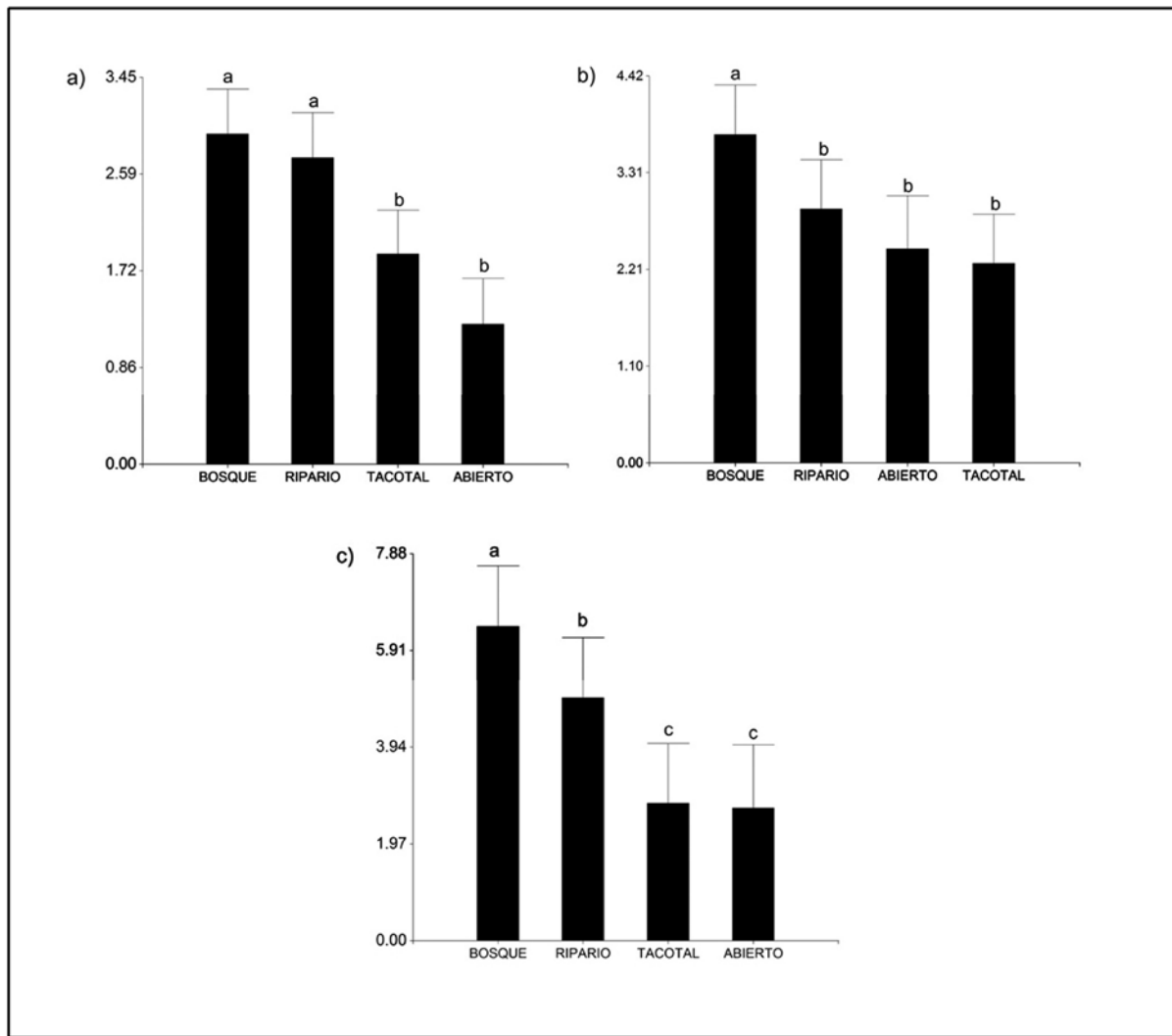


Figura 3. Comparaciones de la riqueza de especies en los distintos hábitat, según el grado de conservación de los mismos: a) Thamnophilidae; b) Troglodytidae; c) Thamnophilidae + Troglodytidae.

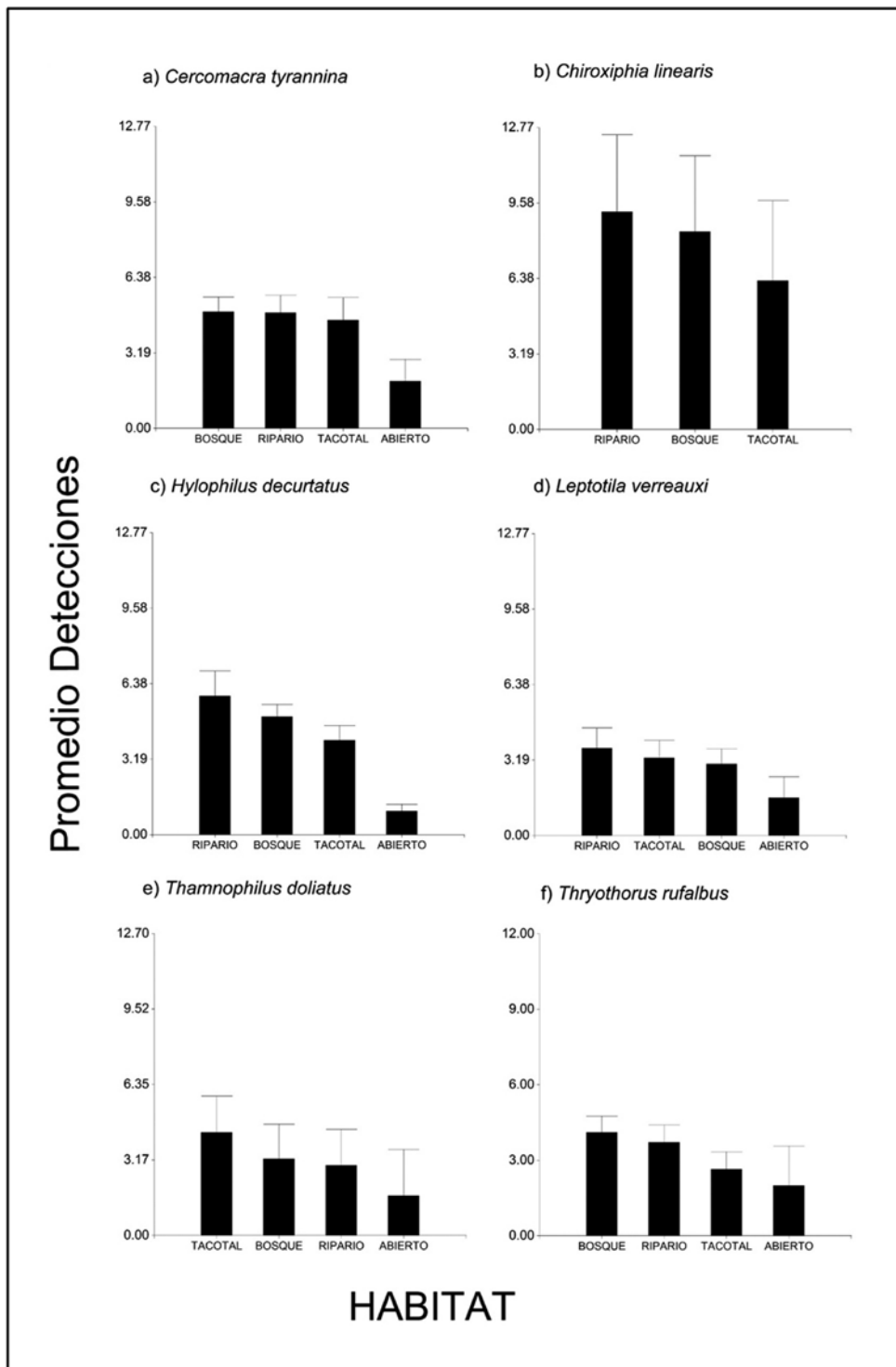


Figura 4. Promedios de las detecciones por hábitat en especies seleccionadas con relación a su grado de dependencia y de acuerdo con el grado de conservación.

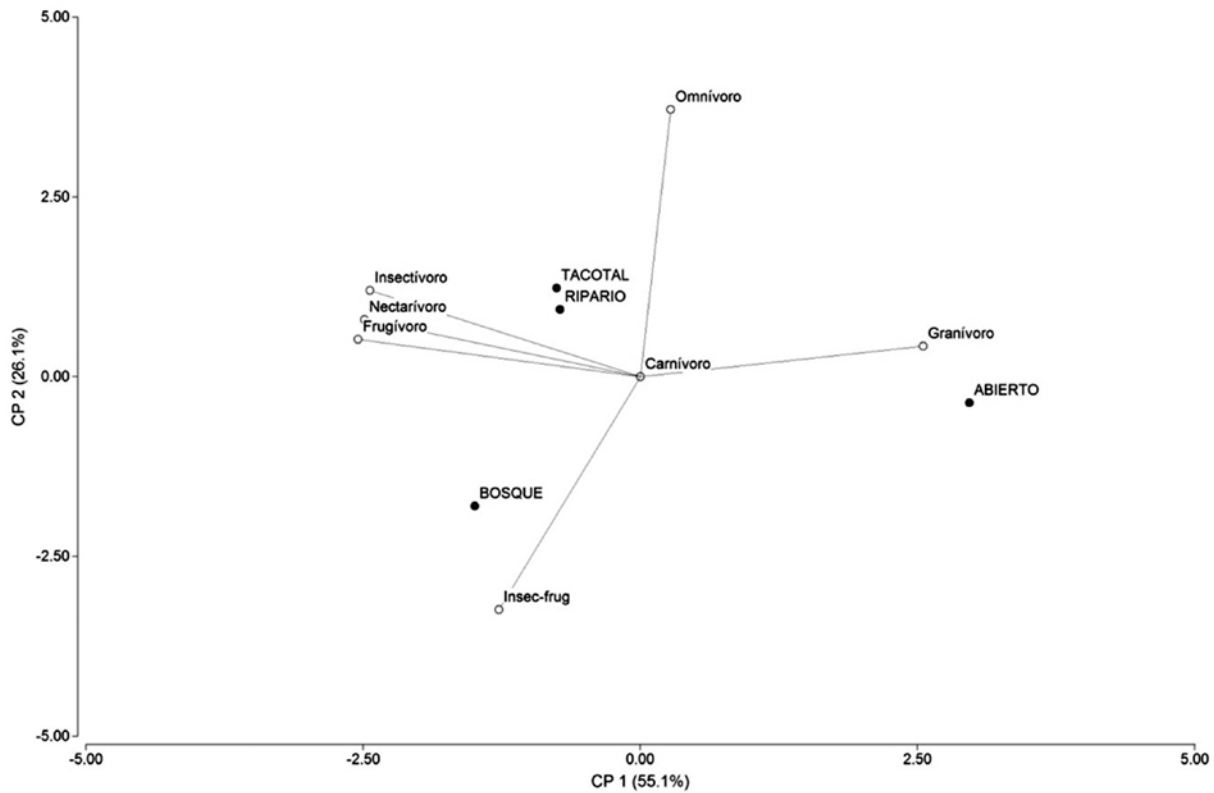


Figura 5. Análisis de componentes principales entre los gremios encontrados de acuerdo con su afinidad a los hábitats.

Tabla 3. Especies por gremio.

GREMIO	ESPECIES
Insectívoro	105
Omnívoro	17
Granívoro	14
Frugívoro	12
Nectarívoro	9
Piscívoro	6
Insectívoro-frugívoro	4
Carnívoro	1

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los hábitats de cobertura boscosa como Ripario, Tacotal y Bosque Maduro obtuvieron los mayores valores de riqueza de especies y detecciones, además de especies consideradas como dependientes de bosque (*T. rufalbus* y *T. doliatus*), algunas de las cuales se observan entre las más detectadas (Tabla 2). Esto es importante desde el punto de vista de manejo, por permitir obtener una línea base de

especies que será de utilidad para conocer como hábitats más antropizados están recuperando la fauna original del bosque a medida que los esfuerzos de reforestación en esta zona continúan.

La diversidad de aves en tacotales muestra una vez más la función que tienen los ecosistemas en regeneración (Tacotales) por tener especies que contribuyen a la diversidad en bosques maduros (Figura 4), donde especies

dependientes de bosque utilizan el tacotal para forrajeo y refugio. Es importante resaltar que muchas de las especies que se han considerado de bosque pertenecen a los gremios insectívoros y/o frugívoros por lo que son aves que forrajean en ramas y hojas en la búsqueda de insectos, o persiguen hormigas, así mismo buscan oportunamente frutos, y estos recursos son proporcionado en un sotobosque rico en lianas y arbustos (Smith, 2001), y esto se puede constatar en la Figura 4, donde las especies que se indican como indicadoras poseen hábitos frugívoros (*C. linearis* y *L. verreauxi*), mientras que las restantes son especies insectívoras de sotobosque, las cuales se les observa buscando alimento más que todo en arbustos y lianas. A nivel de comunidad, en el Bosque y Tacotal estos dos gremios tienen mayor afinidad con esos hábitat (Figura 5).

Al evaluar taxa individuales como las familias Troglodytidae y Thamnophilidae, se observó que mostraron aumento en los promedios de riqueza de acuerdo a como aumenta la conservación y madurez de los hábitats, explicándose esto mejor en Thamnophilidae, donde el gradiente de conservación fue Bosque-Ripario-Tacotal-Abierto. Además, obtuvo el AIC menor al compararlo con Troglodytidae. Fueron notables también las diferencias significativas entre los distintos hábitats. Este criterio se reforzó con el hecho de que existieron correlaciones significativas entre estos grupos y la riqueza de aves en las comunidades, sirviendo esto para demostrar que a medida que aumenta la riqueza de especies en estos grupos, aumenta la riqueza de especies de las comunidades que anidan en los hábitats en restauración.

Gremios específicos como insectívoros, frugívoros, e insectívoros-frugívoros, se asociaron a áreas con coberturas arbóreas, principalmente insectívoros-frugívoros, los que se asociaron mejor al hábitat de bosque. Los grupos que en este estudio consideramos como indicadores, en este caso las familias Thamnophilidae y Troglodytidae, aunque son insectívoros, los podríamos agrupar en un subgrupo que se denominaría insectívoros de búsqueda, que incluye especies que a diferencia de los insectívoros como los tiránidos de los géneros *Tyrannus*, *Pitangus*, *Myiozetetes* (los cuales prefieren cazar insectos en hábitats abiertos), prefieren áreas boscosas con presencia de sotobosque. Esto refuerza que gremios de insectívoros con hábitos de forrajeo más especializado están presentes únicamente en zonas conservadas y con presencia de sotobosque (Laurence, 2004).

La conservación de los remanentes de bosques maduros, más el incentivo de cuidar los parches en regeneración, son estrategias que se impulsan en el corredor Paso del Istmo, y esto permite que especies de bosque que también tienen tolerancia a hábitat alterados puedan sobrevivir en el paisaje, sirviendo de esta manera como reserva de genes para áreas que se están restaurando. Se ha demostrado que las especies dependientes de bosque muestran tolerancia a la pérdida de hábitat idóneos (Harris y Harris, 2004), por lo que se deben mantener los elementos de paisaje y restaurarlos por muy alterados que estos estén, ya que siempre existe el potencial que guardan las especies clave para la conservación (Enríquez-Lenis *et al.*, 2007).

AGRADECIMIENTO

El presente estudio no hubiera sido posible sin la invaluable colaboración de la ONG Paso Pacífico y del gobierno de los Estados Unidos a través de la agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional (USAID) y el Instituto Internacional de Dasonomía Tropical del Servicio Forestal Federal de los Estados Unidos, bajo el proyecto Conservación y Turismo Sostenible en Cuencas Críticas.

Es de especial interés mostrar nuestro agradecimiento al señor Jerry Bauer, cuya gestión hace posible culminar este tipo de investigaciones. Manifestamos nuestro sincero agradecimiento a los propietarios de las áreas que visitamos, quienes brindaron apoyo en el acceso a las fincas y en abrirnos las puertas a tan importante área del Paso del Istmo.

También agradecemos el trabajo arduo, empeño, y entusiasmo de los técnicos de campo: Iván Ramírez, Fredder Antonio Ortega Sequeira, Juan Cruz, Henry Julián López, Jorge Hernández, Elmeyer Guevara y los guías locales, ya que ha sido invaluable para nuestro trabajo de campo gracias a su ayuda y apoyo en la investigación. Parte de estas investigaciones se llevaron a cabo en cooperación con la Universidad de Puerto Rico.

LITERATURA CITADA

- American Ornithologists' Union (AOU). 1998. Checklist of North American Birds. 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Anand, A., S. Laurence y B. Rayfield. 2005. Diversity relationships among taxonomic groups in recovering and restored forests. *Conservation Biology* 19: 955-962.

- Arendt, W. J., M. Tórrez y S. Vílchez. 2012. Diversidad de aves en agropaisajes en la región norte de Nicaragua. *Ornitología Neotropical* 23: 113-131.
- Bauer, G. P. y W. J. Arendt. 2007. Conservación y turismo en cuencas críticas (“Conservation and sustainable tourism in critical watersheds”). Participating Agency Service Agreement, USAID/Nicaragua and US Forest Service, USAID-PASA No. 524-P-00-00-07-00007-00. Unpl. Fact Sheet. (2 p)
- Borges, S. A. y P. C. Stouffer. 1999. Bird communities in two types of anthropogenic successional vegetation in Central Amazonia. *Condor* 101: 529-536.
- Bouyer, J., Y. Sana, Y. Samandoulgou, J. Cesar, L. Guerrini, C. Kabore-Zoungrana y D. Dulieu. 2007. Identification of ecological indicators for monitoring ecosystem health in the trans-boundary W Regional Park: A pilot study. *Biological Conservation* 138: 73-88.
- Chesser, R. T., R. C. Banks, F. K. Barker, C. Cicero, J. L. Dunn, A. W. Kratter, I. J. Lovette, P. C. Rasmussen, J. V. Remser, J. D. Rising, D. F. Stotz y K. Winker. 2012. Fifty-third supplement to the American Ornithologists' Union Checklist of North American Birds. *Auk* 129: 573-588.
- Di Rienzo, J. A., R. Macchiavelli y F. Casanoves. 2010. Modelos lineales mixtos en InfoStat. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. González, M. Tablada y C. W. Robledo. 2011. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Enriquez-Lenis, M. L., J. C. Sáenz y M. Ibrahim. 2007. Riqueza, abundancia y diversidad de aves y su relación con la cobertura arbórea en un agropaisaje dominado por la ganadería en el trópico subhúmedo de Costa Rica. *Agroforestería* 45: 49-57.
- Fleishman, E., J. R. Thomson, R. Mac Nally, D. D. Murphy y J. P. Fay. 2005. Using indicator species to predict species richness of multiple taxonomic groups. *Conservation Biology* 19: 1125-1137.
- Halfpeter, G., C. E. Moreno y E. O. Pineda. 2001. Manual para evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biosfera. M & T-Manuales y Tesis SEA, Vol. 2. Zaragoza, España. 80 p.
- Harris, G. M. y S. L. Harris. 2004. Bird's tolerance of secondary forest habitats and its effects on extinction. *Conservation Biology* 18: 1607-1616.
- Harvey, C. A., A. Medina, D. Sánchez, S. Vílchez, B. Hernández, J. Sáenz, J. M. Maes, F. Casanoves y F. Sinclair. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 16: 1986-1999.
- Hilty, J. y A. Merenlender. 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation* 92: 185-197.
- Holdridge, L. R. 1996. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José, Costa Rica. 216 p.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press. Nueva York. 845 p.
- Instituto Nacional de Estadística y Censos (INEC). 2006. VIII censo de población y IV de vivienda. Instituto Nicaragüense de Estadísticas y Censos. Managua, Nicaragua.
- Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales (INETER). Atlas climático de Nicaragua. En línea: <http://webserver2.ineter.gob.ni/geofisica/mapas/Nicaragua/clima/atlas/index.html>. Consultado: 24 de Febrero del 2013.
- Kerr, J. T., A. Sugar y L. Packer. 2000. Indicator taxa, rapid assessment, and nestedness in an endangered ecosystem. *Conservation Biology* 14: 1726-1734.
- Laurence, S. G. 2004. Response of understory rain forest birds to road edges in Central Amazonia. *Ecological Applications* 14: 1344-1357.
- Louman, B., D. Quirós y M. Nilsson. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Serie técnica No 46. Turrialba, Costa Rica. 265 p.
- Pearman, P. B. 2002. The scale of community structure: habitat variation and avian guilds in tropical forest understory. *Ecological Monographs* 72: 19-39.
- Phalan, B., M. Bertzky, S. H. M. Butchart, P. F. Donald y J. P. W. Scharlemann. 2013. Crop expansion and conservation priorities in tropical countries. *PLoS ONE* 8, e51759. doi:10.1371/journal.pone.0051759.

- Poulin, B., G. Lefebvre y R. McNeil. 1994. Diets of land birds from northeastern Venezuela. *Condor* 96: 354-367.
- Remsen, J. V. Jr., M. A. Hyde y A. Chapman. 1993. The diet of Neotropical trogons, motmots, barbets, and toucans. *Condor* 95: 178-192.
- Schulze, C., M. Walter, P. Kessler, R. Pitopang, D. Shahabuddin, M. Veddeler, S. Mühlenberg, S. Gradstein, C. Leuschner, I. Steffan-Dewenter y T. Tschardt. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: Comparing plants, birds and insects. *Ecological Applications* 14: 1321-1333.
- Smith, J. F. 2001. High species diversity in fleshy-fruited tropical understory plants. *The American Naturalist* 157: 646-653.
- Stiles, F. G. 1985. Conservation of forest birds in Costa Rica: problems and perspectives. *En: Diamond, A. W. y T. E. Lovejoy (eds.). Conservation of tropical forest birds. ICBP Council for Bird Preservation. Technical Publication No. 4. Cambridge, Inglaterra. pp. 141-168.*
- Stiles, F. G. y A. F. Skutch. 1989. A guide to the birds of Costa Rica. Cornell University Press. Ithaca, Nueva York. 511 p.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker y D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical Birds: Ecology and Conservation. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 418 p.*
- Tórrez, M., W. Arendt y P. Salmerón. 2009. Aves hormigueras en bosque seco del Pacífico de Nicaragua: uso de hábitat y comportamiento parasítico. *Zeledonia* 13: 1-9.
- Van Bael, S. A., P. Bichier, I. Ochoa y R. Greenberg. 2007. Bird diversity in cacao farms and forest fragments of western Panama. *Biodiversity and Conservation* 16: 224-2256.
- Verea, C. y A. Solórzano. 2001. La comunidad de aves del sotobosque de un bosque decíduo en Venezuela. *Ornitología Neotropical* 12: 235-253.
- Vílchez, S. J., C. Harvey, D. Sánchez-Merlo, A. Medina, B. Hernández y R. Taylor. 2007. Diversidad y composición de aves en una agropaisaje de Nicaragua. *En: Harvey, C. y J. C. Sáenz (eds.). Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Instituto Nacional de Biodiversidad. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. pp. 547-576.*
- Wilson, M. F., E. A. Porter y R. S. Condit. 1982. Avian frugivore activity in relation to forest light gaps. *Caribbean Journal of Science* 18: 1-6.