

UN ESTUDIO ECOLÓGICO DE LAS AVES DE LA SABANA DE PINO DE TIERRAS BAJAS Y BOSQUE LLUVIOSO ADYACENTE EN EL NORESTE DE NICARAGUA.

Thomas R. Howell

Este estudio trata sobre la avifauna en un área extensa de sabana de pino que se encuentra en las tierras bajas de la vertiente Caribeña en el noreste de Nicaragua y este de Honduras. Este hábitat distintivo, que mantiene únicamente una especie de pino, *Pinus caribaea*, está completamente aislado por muchas millas de bosque lluvioso tropical latifoliado o bosque húmedo de la serranía de pinos de Honduras Británica y los bosques de pino de las tierras altas de Honduras y Nicaragua (Figura 1).

Ecología General de la Sabana de Pinos.

Para resumir brevemente de Parsons (1955), Radley (1960), Taylor (1963) y Munro (1966), quienes discutieron la geografía y algunos aspectos de la ecología: La sabana de pinos de tierras bajas en Nicaragua se extiende aproximadamente 9,200 km² (calculado de un mapa en Radley) a 10,000 km² (Munro, 1966) en Nicaragua, y cerca de 6,600 km² (del mapa en Monroe, 1968) en Honduras. Los pinos y los zacatales ocupan una gran parte de las tierras planas o tierras levemente onduladas que están generalmente por debajo de 200 msnm. El bosque latifoliado se extiende hacia el interior de la sabana a lo largo de numerosos cursos de agua y por todas partes forman islas en áreas bajas. Calculo que las incursiones de bosque latifoliado ocupa cerca de la cuarta parte de la región; Parsons (1955) estimó la tercera parte.

La región de la sabana corresponde bastante bien a un área de latosoles rojo-amarillos y suelos hidromórficos asociados con sedimentos del Pleistoceno. Radley (1960) lo consideró del Plioceno; yo no tengo fecha precisa de los sedimentos. Dentro del área, los pinos normalmente ocupan extensiones de suelos muy pobres con poco humus o sin el y únicamente una relativamente delgada capa de suelo superficial de arena, grava y arcilla encima de una cama profunda de arcilla pesada e impermeable. Los bosques latifoliados crecen primordialmente en suelos aluviales, pero pueden invadir suelos más pobres normalmente ocupados por pinos y los pinos crecerán en suelos más ricos si no están cubiertos con sombra durante la etapa de plántula.

Frecuentemente las fronteras entre la sabana de pinos y el bosque lluvioso son repentinas, escarpadas o abruptas (figura 2), pero algunas veces los pinos y árboles latifoliados se mezclan en una zona estrecha. También hay praderas extensivas donde los árboles y arbustos están esparcidos o son escasos en conjunto.

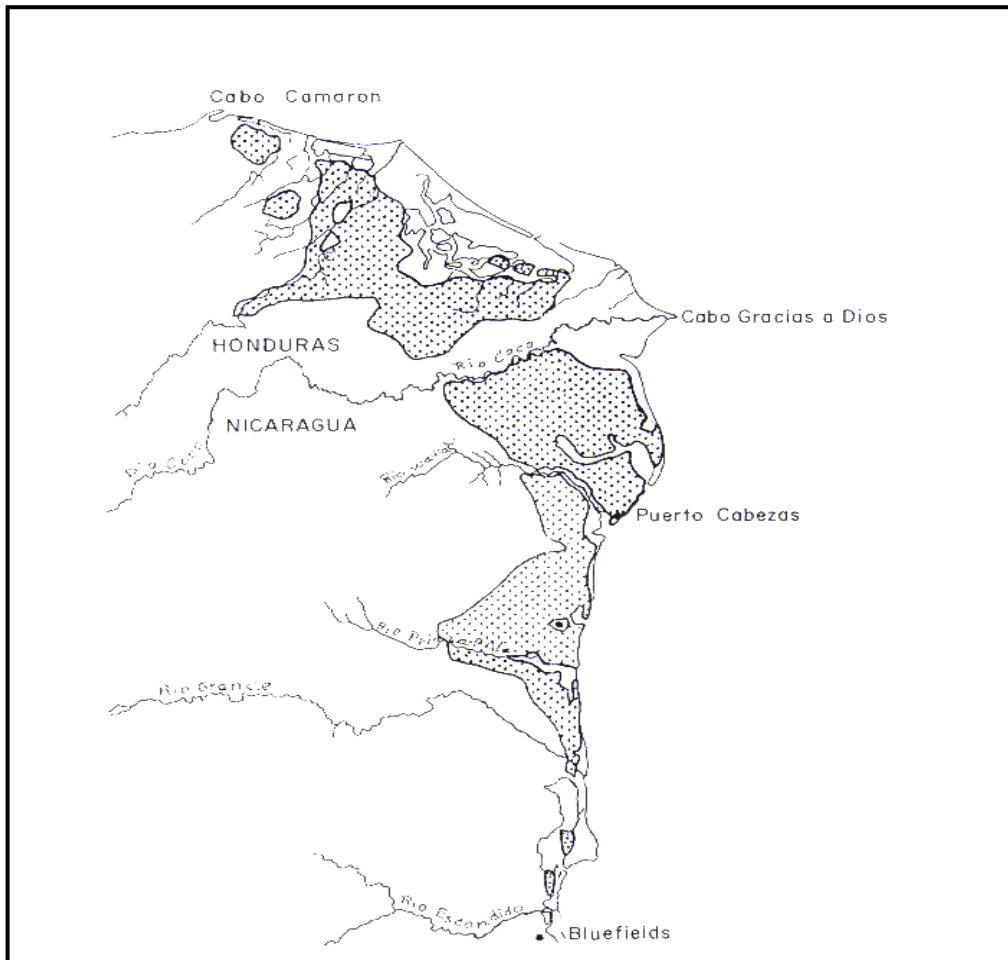


Figura 1. Este de Honduras y Nicaragua en Centroamérica mostrando la extensión de sabana de pinos de tierras bajas (área entramada).

El húmedo clima tropical tiene una temperatura promedio diaria cerca de 25° C. y la temperatura mínima es raramente menor de 20° C. La precipitación anual es de 2,600 a 3,500 mm lo que hace de esta sabana una de las más húmedas en el mundo. Talbot (1964) da 1,270-1,524 mm para África, y Blydenstein (1967) registra 1,700 a 2,000mm para muchos de los llanos de Colombia "... incrementándose abruptamente cerca de las bases de las montañas a más de 4,000 mm en Villavicencio". En la sabanas de pino Nicaragüense, una temporada relativamente seca comienza en Febrero y se extiende hasta Abril, siendo normalmente Marzo y Abril los meses más secos del año. Los registros de precipitación promedio, recopilados en Puerto Cabezas en la Costa Caribeña, para los dos meses secos son: 1927-1950, marzo, 61.2 mm; abril, 50 mm (Parsons, 1955); 1955-1959, marzo, 36.8 mm con extremos de 1.3-72.1 mm; abril, 41.1mm con extremos de 10.2-108.7 mm (Radley, 1960).

La precipitación varía localmente por lo que, aún en la temporada seca, llueve casi diario sobre algunas partes de las sabana. Las áreas donde los bosques latifoliados y la sabana de pino son adyacentes probablemente reciben la misma cantidad de lluvia, pero las tasas de penetración del suelo, la escorrentía y evaporación debe inferir considerablemente en los dos hábitat.

Aún en Marzo y Abril numerosos arroyos fluyen a través de la sabana y algunas charcas o lagunas pequeñas parecen permanentes. Sin embargo, la mayoría del área de gramíneas y pinos se seca después de algunos días soleados, y si hay quemas, una vez empezadas se dispersan rápidamente.

La sabana de pino Nicaragüense ha sido talada continuamente desde 1920 y casi no quedan pinos grandes en regiones de fácil acceso. Los pinos buenos pueden estar en el rango mayor de 25 mts de altura; los anillos de los árboles grandes caídos indican una edad aproximada de 70 y 80 años.

La edad de la sabana de pino es desconocida y un tanto controversial. Parsons, Radley, Taylor y Munro, así como Denevan (1961) y Johannensen (1963), concuerdan que las sabanas de pino le deben su continua existencia a las quemas periódicas. Las preguntas que permanecen son si las sabanas se originaron a través de la limpieza y quema del bosque latifoliado por el hombre, y si es así, cuándo empezó el proceso, o si las sabanas son el resultado de los fuertes vientos de los huracanes, seguidos por relámpagos que iniciaron el fuego, posiblemente antes de la ocupación de la región por el hombre. Ciertamente, dentro de los tiempos históricos, incendios provocados por el hombre han mantenido o extendido las áreas de las sabanas por la destrucción de la invasión de los árboles jóvenes de hojas anchas y dejando los pinos grandes que pueden sobrevivir a repetidas quemas del sotobosque (Figura 3).

Interés ornitológico de la Sabana de Pinos

La sabana de pino es de interés ornitológico porque: (1) Incluye el límite sur de los pinos de sucesión natural en el Hemisferio Oeste; (2) Incluye el límite sur de las extensiones de varias especies de aves adaptadas a pinares tales como Reinita Pinera (*Dendroica graciae*), Piquituerto Común (*Loxia curvirostra*), y Sabanero Pechigrís (*Spizella passerina*); y (3) su aislamiento ha llevado a la diferenciación de varias subespecies endémicas de aves (Howell, 1965).



Figura 2. Interfase de sabana de pino y bosque lluvioso, noreste de Nicaragua. Nótese la abrupta frontera entre la sabana de pino y el bosque lluvioso (parte inferior de la foto).



Figura 3. Porción recién quemada de una sabana de pino, mostrando daños a una plántula de pino y a ramas bajas de árboles grandes. Note el rápido crecimiento de las hierbas. El fuego provocado por el hombre es importante en el mantenimiento de la sabana y en la prevención de la invasión de árboles latifoliados.

La región es de interés ecológico debido a que el bosque de pino es una asociación vegetativa muy antigua y extensa en el Hemisferio Norte y constituye un hábitat típico de zona templada en donde muchos organismos, incluyendo aves, están especialmente adaptados. Aunque los pinos han penetrado latitudes tropicales por todo el mundo, en los trópicos del Nuevo Mundo aparecen por lo general en regiones montañosas, tales como las mesetas mexicanas y las tierras altas de América Central, donde el clima tiende a ser templado. Las Sabanas de Nicaragua y Honduras, sin embargo, están en tierras bajas entre $12^{\circ}10'$ y 16° latitud Norte, donde el clima y las condiciones ambientales generales son completamente propicios por el bien desarrollado bosque lluvioso tropical que la rodea y se entremezcla con ella. En efecto, la sabana de pinos de tierras bajas constituye una “isla” irregular de un hábitat de zona templada establecida en los contornos del trópico húmedo.

La transición del frondoso bosque tropical con una abundancia de cotingas, saltarines, y hormigueros a la sabana de pinos con una presencia dispersa del Zacatero Común (*Sturnella magna*), Celeste Oriental (*Sialia sialis*) y Sabanero Pechigrís es sorprendente. Esta yuxtaposición de primera instancia tropical y primordialmente de avifaunas templadas ofrecen

una rara oportunidad para un estudio comparativo de abundancia, diversidad y el comportamiento ecológico relevante de las aves residentes bajo condiciones macroambientales idénticas. El hecho que el mismo tramo del día, cambio estacional en clima, elevación sobre el nivel del mar y condiciones básicas del suelo existen en ambas, la Sabana y el bosque latifoliado estrecha el rango de los parámetros ambientales que los investigadores deben de tomar en cuenta a la hora de analizar las diferencias en las avifaunas de los respectivos hábitat.

Objetivos del Estudio

Las principales preguntas que he considerado son:

1. ¿Cuáles son las diferencias cualitativas y cuantitativas entre las avifaunas de las áreas muestreadas de las sabanas de pino tropical y el bosque latifoliado adyacente?
2. Dentro de la sabana tropical, ¿cuáles son las diferencias entre la población de aves en áreas de pino con poco sotobosque de nivel bajo y un poco de árboles jóvenes (plántulas), áreas de pinos con abundante árboles jóvenes de diferentes alturas, y áreas desarboladas con zacatales, juncales y con poco arbustos?
3. ¿Son las diferencias de poblaciones de aves en los diferentes hábitats predecibles según las bases de los diferentes perfiles de follaje, como ha propuesto MacArthur y MacArthur (1961)?
4. ¿Cómo se comparan las poblaciones de aves del hábitat tropical en número de especies y de individuos, con poblaciones de aves en hábitats de zonas templadas?
5. ¿Influye la competencia entre especies de aves a restringirlas a diferentes hábitats?
6. Considerando la composición de las avifaunas de los diferentes hábitats, ¿qué puede uno inferir acerca de la competencia, tamaño del nicho y grado de superposición de nicho y división de recursos inter e intraespecíficos?
7. ¿Cómo difieren las proporciones de no paserines a paserines y oscines a suboscines entre los dos hábitats y cómo se pueden interpretar las diferencias?
8. ¿Cuál es el efecto ecológico de las aves migratorias invernantes norteamericanas en las residentes en ambos hábitats?
9. ¿Qué factores históricos pudieron ser responsables por las diferencias en las avifaunas de los dos hábitat?
10. ¿Qué relevancia tienen las respuestas a estas preguntas para el tema de los gradientes latitudinales en la diversidad de especies de aves?

Métodos

Visité la región de las sabana desde el 2 al 4 de Febrero de 1955, del 22 de Enero al 20 de Febrero de 1962, del 16 de Enero al 1 de Febrero de 1963, del 11 al 27 Agosto de 1965, del 10 al 26 de Marzo de 1966, del 18 de Noviembre al 1 de Diciembre de 1966 y del 15 al 30 de Abril de 1967. De este modo, estuve presente en ambas temporadas, la temporada seca y la húmeda, cuando las migratorias estaban ahí desde el Norte, y cuando las aves en reproducción no residentes durante todos los meses del año estaban presentes.

Estudie intensivamente tres áreas – dos en la sabana de pinos y una en el bosque lluvioso - e investigué menos a fondo dos áreas más de sabana – una con un crecimiento escaso de pino y la otra con zacatales y sin árboles.

Para medir las características del follaje y la diversidad de especies de aves de las diferentes áreas, utilicé el método descrito por MacArthur y MacArthur (1961). Esto me

permite la comparación directa de mis datos de Nicaragua con los resultados obtenidos por MacArthur y sus colaboradores en la moderada o templada Norte América y en Panamá (MacArthur *et al.*, 1962; MacArthur, 1964; MacArthur *et al.*, 1966). El Apéndice 1 presenta un breve resumen de éste método y algunas modificaciones menores que usamos para adaptar a las condiciones locales.

A partir de medidas de la densidad de vegetación a diferentes niveles verticales, MacArthur y MacArthur (1961) calcularon la diversidad de altura de follajes (FHD siglas en inglés) para cada una de sus parcelas de estudio. A partir de aves reproductivas en estas parcelas, calcularon la diversidad de especies de aves (BSD) usando la misma ecuación de la FHD (ver Apéndice 1). Cuando compararon gráficamente el FHD contra el BSD para cada una de sus parcelas los resultados produjeron una serie de puntos que se agruparon en una línea recta. Una ajuste tomando en cuenta de la diversidad de especies de plantas en relación a la diversidad de especies de aves no redujo la dispersión de puntos o brindó una mejor adecuación por una línea recta. Los autores concluyeron que la BSD puede ser predicha por lo menos en algunos hábitats de zonas templadas, desde la FHD sola sin tomar en cuenta la composición de las especies de la vegetación. Su ecuación es $BSD = 2.01 FHD + 0.46$. Sin embargo, MacArthur (1964) señaló que en el caso de ciertos hábitats y algunas aves especializadas en hábitos alimenticios, la relación propuesta entre FHD y BSD puede no mantenerse. En una sección posterior, presento medidas de FHD y de BSD para la sabana de pino Nicaragüense y las áreas de bosque lluvioso, comparándolas con áreas de zonas templadas y discutiendo su predictibilidad.

Antonio Molina R. identificó muchas de las plantas de las áreas de sabana en el campo, y nosotros colectamos otras plantas para estudios posteriores en el herbario de la Universidad de California, Los Ángeles. El Apéndice 2 agrupa cualitativamente las plantas más notorias del área de estudio de la sabana e incluye una breve descripción de su apariencia e importancia para la avifauna.

Descripción de las áreas de estudio

Nosotros tomamos medidas cuantitativas de densidad de vegetación en parcelas designadas como áreas de Sabana de pino 1, área de Sabana de pino 2 y área de bosque lluvioso y calculamos FHD para cada una (Figura 4). Estas parcelas estaban todas juntas en términos de distancia absoluta y elevación. He situado cada una en relación a Waspam, cerca de 120 Km al noreste de Puerto Cabezas en la comarca El Cabo. Todas tenían la misma elevación, 65mts, excepto el área del bosque lluvioso que era de 130 mts. La pradera y las áreas de bosque lluvioso están a la misma distancia de Waspam aunque no adyacentes; ambas están a lo largo de una carretera, aproximadamente a 22 Km al suroeste de Waspam, con la diferencia en las direcciones de la brújula muy leve para anotarlas.

Área de Sabana de Pino 1

Arroyo Leicus, a 22.5Km al Suroeste de Waspam, 25 acres, 348 por 348 yds.

Características (figura 5): Árboles de pinos irregularmente espaciados, moderadamente densos, altura promedio de 27 árboles arriba de 25 pies, escogidos al azar, 50.2 pies, extremos de 27 a 71 pies, árboles jóvenes y arbustos esparcidos, cobertura densa de pasto y juncuales; sin riachuelos ni fuente de agua permanentes, pero algunas áreas húmedas en la parte baja; riachuelos permanentes dentro de los 100mts; carretera de tierra, raramente traficada, funcionando a través de un área cerca del borde este.

Plantas más conspicuas: Árboles – *Pinus caribaea*, por todas partes; *Curatella americana*, escasa. Arbustos – *Byrsonima crassifolia*, por todas partes; *Miconia lundelli*, por todas partes; *M. albidea*, por todas partes, pero menos común que la *Miconia lundelli*. Herbáceas – *Tibouchina belizensis*, mayormente en áreas bajas con lento drenaje; *Clidemia rubra*, por todas partes; *Polygala sp.*, por todas partes; *Diodia frutescens*, por todas partes; *Borreria suaveolens*, por todas partes. Zacatales y juncuales – *Paspalum humboldtianum*, por todas partes; *Panicum sp.*, por todas partes; *Aristida sp.*, por todas partes; *Andropogon sp.*, orilla de la carretera, escasa; *Hypolytrum schraderianum*, por todas partes; *Bulbostylus paradoxa*, por todas partes; *Rhynchospora barbata*, por todas partes; *Fimbristylis sp.*, por todas partes. Plantas arbóreas – *Psittacanthus mayanus*, comunes; *Aechmea bracteata*, comunes; *Tillandsia sp.*, abundante. Helechos – *Blechnum sp.*, en partes bajas y húmedas.

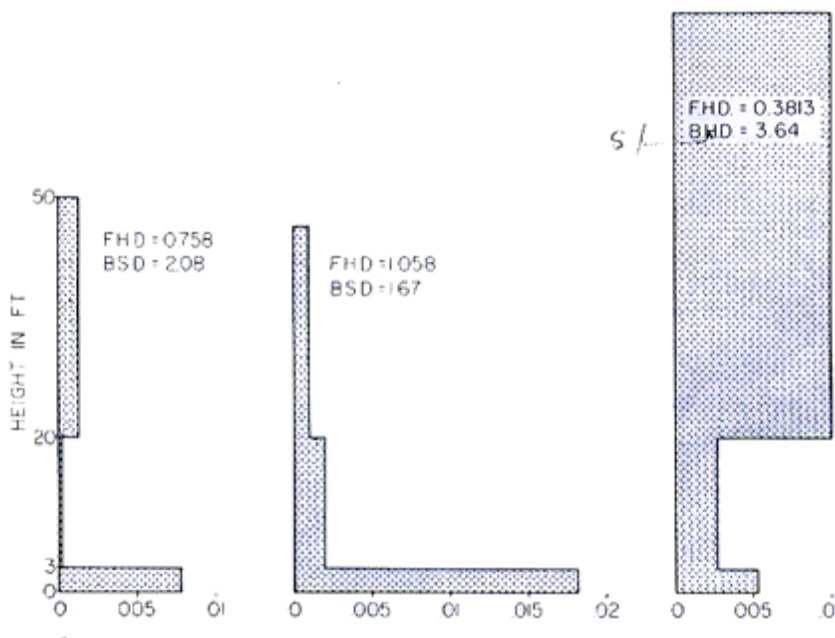


Figura 4. Perfiles foliares, densidad de altura del follaje (FHD), y diversidad de especies de aves (BSD) para áreas de sabana de pinos 1 y 2 y el área del bosque lluvioso. Mirar el texto para explicación.

Área de Sabana de pino 2

Localizado a 15.3 Km. al Suroeste de Waspam; aproximadamente 15 acres de un cuadrado de 345 por 345 yds, en lo que cerca de 10 acres fue quemado en 1965 y con escasos árboles o arbustos; la sección quemada, una esquina del cuadrado, fue excluida del área de estudio.

Características (Figura 6): Árboles de pinos irregularmente espaciados, moderadamente densos, altura promedio de 25 árboles arriba de 25 pies escogido al azar, 46.3 pies, extremo de 31.5 a 68 pies; numerosos pinos jóvenes a menudo densos; arbustos grandes numerosos en algunas secciones; cobertura de pastos y juncuales más densos y altos que en el área número 1; fuente de agua en áreas bajas, la carretera de tierra a la orilla norte es frecuentemente usada.

Plantas más conspicuas: como en el área número 1 con las siguientes excepciones: Arbustos – en la parte norte del área, *Miconia scorpioides*, *M. Impetularis*, *Palicourea guineense*, y unas pocas jóvenes *Xylopia frutescens* en menores cantidades; *Tibouchina belizensis*, densas posturas en la misma área, todas las posturas eran entre 1.5 y 2 mts de altura. Zacatales y juncuales - *Paspalum humboldtianum*, mucho más frondoso que en el área número 1; las plantas más pequeñas de la cobertura del suelo eran pocas.

Área de Sabana de Pino 3

Localizada a 20Km al Suroeste de Waspam; 25 acres, es un pentágono irregular, su lado más largo es de 350 yds.

Características (Figura 7): Es similar al área de Sabana 1, pero los árboles y arbustos están más esparcidos y el suelo esta cubierto de zacatales y juncuales más bajos y menos densos; con un permanente y pequeño riachuelo, bordeado con posturas densas de pasto de caña (*Tripsacum sp.*), área serpenteantes; con unas pocas manchas que se ven permanentemente húmedas que alberga posturas densas de *Tripsacum*, *Tibouchina belizensis*, y helechos grandes; unos pocos manchones de palmito de Sabal; carretera de grava, utilizada frecuentemente, fuera de la orilla oeste. Sin medidas de alturas o densidad de la vegetación.

Zacatales

Localizados a 25Km al Suroeste de Waspam, 5 acres, 155 por 155 yds.

Características (Figura 8): Zacatales y juncuales densos con pocos arbustos y pinos jóvenes generalmente no más altos que el pasto; la altura promedio del pasto denso, medido al azar en 15 puntos, 1.85 pies; máxima

alturas de las hojas, cerca de 3 pies; un pino viejo de 15 mts de alto en el centro; las condiciones varían de cobertura baja a suelo desnudo en suelo seco y a cobertura más alta y densa y algunas posturas de aguas en áreas bajas; el área alrededor de pastos grandes, con crecimientos esparcidos de pequeños pinos cerca de los dos lados.

Las Plantas más prominentes: Pastos y juncuales como en el área de Sabana de Pino 1; *Andropogon* en pequeños matorrales; *Byrsonima crasifolia* y *Tibouchina belizensis*, distribuidos esparcidamente un poco de pinos pequeños de un metro de altura.

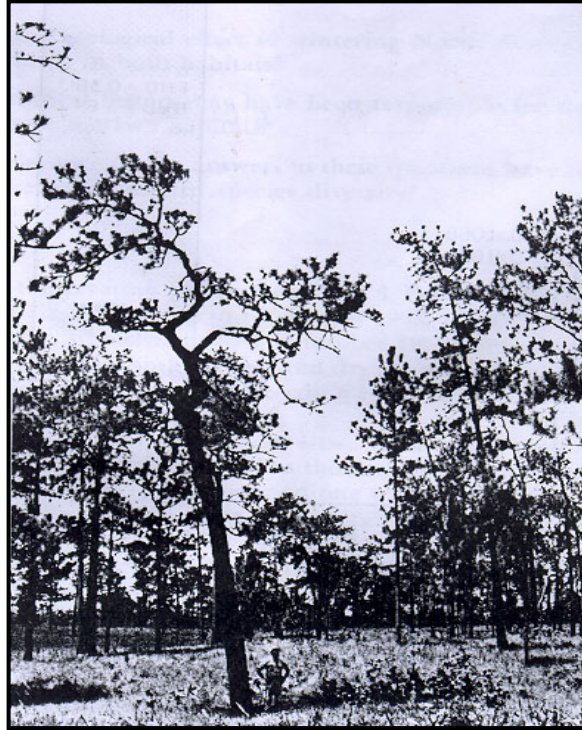


Figura 5. Área de sabana de pino numero 1.

Área de bosque lluvioso

Localizado al sureste de Waspam, elevación de 130 mts; aproximadamente 10 acres, cuadrilátero irregular con el lado más largo de 300 yds y el más corto 157 yds.

Características (Figura 9 y 10): Muchas especies de árboles latifoliados de madera dura; numerosas epífitas, filodendros y lianas; bambú y *Heliconia* son abundantes en los bordes y en áreas más abiertas en el bosque; atravesada por varios pequeños riachuelos serpenteantes, la altura promedio de 10 árboles mayores de 25 pies de altura, seleccionados al azar, 74.3 pies, extremos de 36 a 142 pies, nivel del monte con árboles jóvenes, herbáceas, y pequeñas palmeras; terreno levemente trazado, la diferencia máxima en elevación es aproximadamente de 10 mts; hay evidencia de una cantidad pequeña de tala selectiva probablemente en los últimos cinco años; numerosas especies indicadoras de crecimiento secundario; sendero a lo largo de los bordes. Plantas más prominentes: Composición de especies bien mezcladas; muchos de los árboles no identificados; ver Taylor (1963) para las características de árboles siempre verdes de tierras bajas encontrados en el bosque lluvioso de la vertiente caribeña de Nicaragua.

Avifauna de la Sabana de Pino

Un número relativamente pequeño de especies de aves utilizan el hábitat de la sabana. La Tabla 1 registra 56 especies aunque nosotros no registramos todas estas en las áreas de estudio. La lista no incluye aves acuáticas ni aves zancudas que puedan ocurrir dentro y fuera de la sabana, tampoco a transeúntes de primavera y otoño que están presentes brevemente, ni tampoco todas las especies que nunca se registraron dentro o por encima de la sabana. Mejor

dicho, la lista incluye todas las especies que usan las principales características de la sabana de alguna manera ecológicamente importante, o por una combinación de maneras - por ejemplo, forrajeando, alimentándose, descansando, anidando - por lo menos regularmente. Debido a que es inevitable encontrarse con casos equívocos, he brindado algunas notas al pie de página explicativas en la Tabla 1. Las categorías son:

Residentes permanentes- especies residentes cuya presencia en esta región general depende de la presencia de la sabana. Estas aves llevan a cabo muchas o todas sus actividades en las sabanas y están ausentes del bosque latifoliado.



Figura 6. Área de sabana de pino 2. Note la abundancia de árboles jóvenes, y la pizarra y el poste utilizados para mediciones de follaje.

Residentes de amplio rango - especies residentes que utilizan la sabana frecuentemente, quizás exclusivamente en el caso de algunos individuos, pero que, como especies, también utilizan hábitats que no son de sabanas y que están adyacente a ella frecuentemente.

Residentes de verano - especies que difieren de las residentes permanentes únicamente por su ausencia.

Residentes de invierno - especies que anidan en el clima templado de Norte América y concurren regularmente a las sabanas durante los meses de invierno.

Visitantes regulares de bosques latifoliados adyacentes - especies residentes que están por todas partes en el bosque latifoliado o al borde del mismo y regularmente incursionan en la sabana y hasta anidan en los pinos; todas estas especies parecen depender de un bosque latifoliado cercano para muchas o todas sus actividades.

La avifauna de las áreas de la sabana mostró poca variación respecto a las poblaciones de residentes de un año a otro o de una temporada a otra, excepto en el área 2, en noviembre de 1966, cuando la tala comenzó en ésta área. Discutiré los efectos de esto sobre la población



Figura 7 (arriba). Area de sabana de pino No. 3.

Figura 8 (abajo). Area de zacatales.



de aves más adelante. Algunas de las aves residentes estaban aparentemente emparejados durante todo el año, y en Agosto de 1965 detectamos algunas, incluyendo al Cazamoscas Rojo (*Pyrocephalus rubinus*), Celeste Oriental (*Sialia sialis*), Tángara Rojiza (*Piranga flava*), y Sabanero Rojizo (*Aimophila rufescens*), en grupos familiares. Otros como loros y el Zacatero Común (*Sturnella magna*), parecían mantener parejas dentro de la bandada y no obstante otros como el Verdecillo Cabecinegro (*Carduelis notata*) y el Sabanero Pechigrís (*Spizella passerina*), formaban grandes bandadas en los meses de invierno sin ninguna evidencia de apareamiento. El único residente de invierno registrado dentro de las áreas de estudio fue la Reinita Gorgiamarilla (*Dendroica dominica*). Discutiré las interacciones entre estas especies y la residente Reinita Pinera (*Dendroica graciae*) más tarde.

A menudo vimos bandadas de especies mixtas, especialmente en invierno, y anotamos la tendencia de parejas de especies diferentes para concentrarse en ciertas áreas incluso durante el pico del periodo reproductivo en Abril, dejando otras partes de la sabana virtualmente desprovistas de aves. No determinamos si la atracción de otras aves como tal fue la causa de estas concentraciones o si las concentraciones simplemente indicaron condiciones ecológicas más favorables, que no eran obvias para nosotros.

Estimamos los números de territorios reproductivos de las especies en cada una de las áreas de estudio (Tabla 2 y 3) y utilizamos estas cifras para calcular la diversidad de especies de aves para cada área. También enlistamos a especies visitantes y migratorias entre las aves registradas en cada área, pero aparentemente fuera de sus territorios reproductivos.

Avifauna del área del bosque lluvioso

Registramos 116 especies dentro del área de estudio de 10 acres. Sin embargo, consideramos menos de la mitad de estas residentes; 14 ó 15 fueron migratorias, otras fueron registradas sólo una vez. Para muchas especies es difícil establecer un criterio confiable de “residencia” en una parcela pequeña de bosque lluvioso. Algunas son esquivas o difíciles de ver en la copa de los árboles altos. Otras merodean en bandadas de especies mixtas, siguiendo senderos de hormigas guerreras o alimentándose de flores o frutas. La reproducción de especies diferentes en temporadas diferentes significa que algunas aves están cantando en territorios mientras que otras permanecen silenciosas e inconspicuas.

Para calcular la diversidad de especies, incluí sólo esas especies que encontramos anidando o en los territorios en Abril de 1967, o que registramos más de una vez en ese mes y también en Marzo y Noviembre de 1966 cuando hicimos otros censos. Esto reduce la lista a 37 especies, una cifra conservadora, ya que sin duda no detectamos algunas formas inconspicuas durante un tiempo u otro.

Nos tropezamos además con más dificultades en la estimación del número de territorios. Las hembras de los colibríes, por ejemplo, no anidaran dentro de los territorios de los conspicuos machos; tampoco cada macho en un grupo de saltarines en bailes de cortejo puede no tener asegurada una pareja ni si anidará dentro del área de estudio; y el área de estudio representará sólo una porción del territorio entero de una pareja nidificante de elanios (kites). Tales complicaciones, a pesar que pueden introducir algún error en los cálculos, son inevitables. En la Tabla 3, calculé el número de territorios para cada una de las 37 especies que aparentemente eran residentes en por lo menos parte del área de estudio, y calculé la diversidad de especies de aves (BSD) basándome en ellas.

TABLA 1
Aves de la sabana de pinos en Nicaragua

Residentes Permanentes	
Accipitridae	<i>Buteo albicaudatus</i> , Gavilán Coliblanco <i>B. jamaicensis</i> , Gavilán Colirrojo
Falconidae	<i>Falco sparverius</i> , Cernícalo Americano <i>Falco femoralis</i> , Halcón Bigotudo <i>Polyborus cheriway</i> , Caracara Crestado
Phasianidae	<i>Colinus nigrogularis</i> , Codorníz Gorginegra
Columbidae	<i>Columbina minuta</i> , Tortolita Menuda
Psittacidae	<i>Amazona ochrocephala</i> , Loro Nuquamarrillo ¹
Strigidae	<i>Bubo virginianus</i> , Búho Grande
Trochilidae	<i>Amazilia cyanocephala</i> , Amazilia Frentiazul
Picidae	<i>Dendrocopos scalaris</i> , Carpintero Cremoso
Tyrannidae	<i>Pyrocephalus rubinus</i> , Cazamoscas Rojo <i>Muscivora tyrannus</i> , Tijereta Sabanera
Troglodytidae	<i>Cistothorus platensis</i> , Chochín Sabanero
Turdidae	<i>Sialia sialis</i> , Celeste Oriental
Parulidae	<i>Dendroica graciae</i> , Reinita Pinera
Icteridae	<i>Icterus chrysater</i> , Chichiltote Dorsiamarillo <i>Sturnella magna</i> , Zacatero Común
Thraupidae	<i>Piranga flava</i> , Tangara Rojiza
Fringillidae	<i>Carduelis notata</i> , Verdecillo Cabecinegro <i>Loxia curvirostra</i> , Piquituerto Común <i>Sicalis luteola</i> , Pinzón Amarillo ² <i>Ammodramus savannarum</i> , Sabanero Colicorto <i>Aimophila rufescens</i> , Sabanero Rojizo <i>A. botterii</i> , Sabanero Listado <i>Spizella passerina</i> , Sabanero Pechigrís
Residentes de Rango Amplio	
Cathartidae	<i>Cathartes aura</i> , Zopilote Cabecirrojo <i>Cathartes burrovianus</i> , Zopilote Cabecigualdo <i>Coragyps atratus</i> , Zopilote Negro
Rallidae	<i>Laterallus ruber</i> , Polluela Colorada
Residentes de Verano	
Caprimulgidae	<i>Chordeiles minor</i> , Añapero Zumbón <i>Caprimulgus maculicaudus</i> , Pocoyo Colimaculado ³
Residentes Invernales	
Picidae	<i>Sphyrapicus varius</i> , Carpintero Chupador
Hirundinidae	<i>Iridoprocne bicolor</i> , Golondrina bicolor ⁴
Parulidae	<i>Dendroica coronata</i> , Reinita Rabiamarilla <i>D. dominica</i> , Reinita Gorgiamarilla <i>D. palmarum</i> , Reinita Coronirrufa

TABLA 1 (Continuación)

	Visitantes del Bosque Latifoliado Adyacente
Accipitridae	<i>Buteo magnirostris</i> , Gavián Chapulinero
Falconidae	<i>Herpetotheres cachinnans</i> , Guaco <i>Falco ruficularis</i> , Halcón Murcielaguero
Columbidae	<i>Columba cayennensis</i> , Paloma Colorada <i>C. speciosa</i> , Paloma Escamosa
Psittacidae	<i>Ara macao</i> , Guacamayo Rojo <i>Amazona autumnalis</i> , Loro Frentirrojo ⁵ <i>Aratinga astec</i> , Perico Pechiolivo
Strigidae	<i>Glaucidium brasilianum</i> , Mochuelo Herrumbroso
Nyctibiidae	<i>Nyctibius griseus</i> , Estaquero Común
Caprimulgidae	<i>Nyctidromus albicollis</i> , Pocoyo Tapacaminos
Picidae	<i>Piculus rubiginosus</i> , Carpintero Alidorado <i>Dryocopus lineatus</i> , Carpintero Crestirrojo <i>Melanerpes formicivorus</i> , Carpintero Careto ⁶
Tyrannidae	<i>Tyrannus melancholicus</i> , Tirano Tropical ⁷ <i>Elaenia flavogaster</i> , Elaenia Copetona ⁷
Hirundinidae	<i>Progne chalybea</i> , Avión Pechigrís
Corvidae	<i>Psilorhinus morio</i> , Urraca Parda
Parulidae	<i>Geothlypis poliocephala</i> , Enmascarado Coronigrís

¹ Aparentemente se alimentan únicamente en árboles latifoliados en el borde de la sabana.

² Aparentemente son especies gregarias de hábitos erráticos y con presencia irregular.

³ No se registraron entre Noviembre y Marzo; posiblemente están ausente durante este tiempo.

⁴ Registrada únicamente en Febrero de 1963 cuando fue abundante.

⁵ Encontrada en la sabana casi tan frecuentemente como el Loro Nuquiamarillo, pero se distingue porque usa el bosque latifoliado tanto como la sabana.

⁶ Usan la sabana únicamente en la cercanía de robles (*Quercus oleoides*)

⁷ Más probable que se aventure, incluso territorialmente, en la sabana desde el borde del bosque latifoliado que otros tiránidos como *Contopus cinereus*, *Myiarchus tuberculifer* y *Myiozetetes similis*.

Resultados

Los perfiles foliares para las tres áreas en las que medimos la diversidad de la vegetación concuerdan razonablemente bien con nuestras impresiones de la fisonomía de la vegetación total. El lector puede juzgar esto examinando las fotografías (Figuras 5-10). Ahora vamos a considerar cada área desde el punto de vista de la diversidad de especies de aves previstas.

Área de sabana de pino 1

La BSD que calculamos de 2.08 en este estudio es cercana a la cifra de 1.98, predicha de la fórmula derivada por MacArthur y MacArthur (1961) en las bases de datos reunidas en

parcelas de cinco acres de bosques caducifolios en zonas templadas de Norte América. Uno puede interpretar este resultado como una confirmación de la predicción, por lo menos como aplicada a un hábitat que es característico de regiones templadas a pesar de su posición en una latitud y clima tropicales. Sin embargo, el área de estudio Nicaragüense abarca 25 acres en vez de sólo cinco, como el utilizado por los MacArthur. Aun en los 25 acres, sólo dos de las 10 especies de aves tuvieron más de una pareja con territorios dentro del área de estudio. Con densidades tan bajas de parejas reproductivas, el tamaño de la parcela de estudio definitivamente afecta las cifras de diversidad. Por ejemplo, si nosotros hubiéramos censado sólo cinco acres dentro del área 1, nosotros podríamos haber obtenido, asumiendo que la diversidad de altura de follaje (FHD) fuese relativamente uniforme, un censo de tres territorios y cuatro especies (por ejemplo, 1, 1, 0.5, 0.5) con una BSD de sólo 1.23- bastante bajo de la cifra prevista.

El perfil del follaje y la FDH de 0,731 para una parcelad e cinco acres con árboles caducifolios en Vermont (MacArthur y MacArthur, 1961) parecen cercanos al perfil del follaje y la FHD para el área de sabana de pino 1; los bosques de Vermont incluyeron nueve territorios de seis especies. Tomado como un todo, el dato cuantitativo sugiere que, en términos de densidad poblacional de aves y diversidad de especies, cinco acres de tierra de árboles caducifolios en clima templado equivalen a grosso modo a 25 acres de sabana de pino tropical.

Tales comparaciones son difíciles de evaluar ya que la sabana de pino, en contraste con los bosques caducifolios, incluye solamente una especie de árbol de talla alta. Además, los pinos representan un tipo especial de recurso vegetativo en donde algunas aves están bien adaptadas mientras otras no lo están del todo. Desconozco de medidas de FHD en bosques de pinos de zona templada, pero hay censos de aves en tales hábitats en donde el BSD puede ser calculado.



Figura 9. Borde del área del bosque lluvioso.

En Georgia, Norris (1951) censó las aves en reproducción en 43 acres de bosque de pino maduro de hoja larga (*Pinus palustris*), pero quemada recientemente, con solamente una leve cubierta de madera y pasto (*Aristida*); este hábitat parece similar a la sabana de pino Nicaragüense. Eliminando una pareja de Cardenales (*Cardinalis cardinalis*) y una pareja de Vireos Pechiamarillos (*Vireo flavifrons*), que dependían de parches de vegetación latifoliada, Norris registró 15 especies y 82.5 parejas de reproducción (Tabla 7). Dado que 25 es cerca de 0.6 de 43, 25 acres debe tener cerca de 50 parejas y un BSD de 2.13, una cifra remarcablemente cercana a la BSD de 2.08 para el área de sabana de pino 1, pero con cinco veces más de territorios reproductivos.



Figura 10. Área de bosque lluvioso mostrando alturas de árboles variadas.

Asumiendo (1) que el área de pino de hoja larga de Norris tuviera un FHD similar a la del área de la sabana 1, (2) que la interpolación de cifras desde 43 a 25 acres sea válida, y (3) que las similitudes en BSD de Vermont, Georgia y el área de estudio Nicaragüense no sea meramente coincidencia, parece que nosotros esperábamos un BSD de aproximadamente 2.0 en áreas de perfil foliar similares en (a) tierras de árboles caducifolios de clima templado, (b) tierras de pino de clima templado, y (c) sabana de pino tropical. Pero la sabana de pino tropical difiere en que es cinco veces más grande que la parcela de árboles caducifolios de clima templado e incluye únicamente una quinta parte de territorios de cría que los bosques de pino de clima templado. De una manera u otra, el área de sabana 1, parece tener una quinta parte de la “riqueza” de áreas comparables en la zona de clima templado.

Davenport (1964, 1965, 1966) censó repetidamente 18.5 acres de bosque de pino de Georgia con 95% de *Pinus caribaea* (= *P. elliotii*), 4% de *Liquidamber styraciflua*, y un parche de cobertura de arbustos y plántulas virtualmente sin zacate. Sus cifras para cada uno de los tres años consecutivos muestran 22 especies y 42 machos territoriales, 20 especies y 41 machos territoriales 19 especies y 50 machos territoriales. El número de especies en el área de Georgia de Davenport es más alto que el área de Georgia de Norris, pero algunos de estos como Cuclillo Piquigualdo (*Coccyzus americana*) y la Reinita Encapuchada (*Wilsonia citrina*) obviamente dependen de plantas latifoliadas.

TABLA 2
Especies y números de territorios de reproducción en la sabana de pino Nicaragüense

Especie	Area No.1	Area No. 2	Area No.3
Especies que se reproducen en el área.			
<i>Falco sparverius</i>	--	--	0.25
<i>Colinus nigrogularis</i>	--	0.5	0.25
<i>Ara macao</i> (1967) or <i>Amazona ochrocephala</i> (1966)	0.5	--	--
<i>Amazilia cyancephala</i>	1.0	1.0	
<i>Dendrocopos scalaris</i>	0.5	--	--
<i>Celeste Oriental (Sialis sialis)</i>	1.0	--*	--
<i>Dendroica graciae</i>	2.5	2.0	0.5
<i>Geothlypis poliocephala</i>	--	0.5	--
<i>Sturnella magna</i>	1.0	--*	1.0
<i>Piranga flava</i>	1.5	1.5	--
<i>Carduelis notata</i>	1.0	--	--
<i>Aimophila rufescens</i>	<u>1.0</u>	<u>1.0</u>	<u>1.0</u>
Numero total de parejas	10.0	6.5	3.0
B.S.D.	2.08	1.67	1.44
Especies registradas, pero aparentemente no tenían territorios			
<i>Coragyps atratus</i>	x	--	--
<i>Herpetotheres cachinnans</i>	x	--	--
<i>Columba speciosa</i>	x	--	--
<i>C. cayennensis</i>	x	x	x
<i>Amazona autumnalis</i>	x	x	x
<i>Bubo virginianus</i>	x	--	--
<i>Chordeiles minor</i>	x	x	x
<i>Piculus rubiginosus</i>	--	x	--
<i>Dryocopus lineatus</i>	--	x	--
<i>Melanerpes formicivorus</i>	x	--	--
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	--	--	x
<i>Progne chalybea</i>	x	x	--
<i>Psilorhinus morio</i>	--	x	--
<i>Dendroica dominica</i>	x	x	x
<i>Loxia curvirostra</i>	x	--	--
<i>Aimophila botterii</i>	--	--	x

* Registrado después de tala del área; puede o no reproducirse en esta área

El área de Davenport se parece menos a la sabana de pino Nicaragüense que la de Norris; pero en el área de Davenport también parece haber cerca de 50 territorios de cría de aves de pinares en 25 acres. El promedio de tres años de Davenport es de 44.3 territorios en 18.5 acres o cerca de 60 en 25 acres. Sin embargo, la lista de Davenport incluye cerca de 10 especies que son totalmente, o en gran parte, dependientes de vegetación latifoliada. Muy probablemente, si los árboles más grandes fuesen exclusivamente pinos, estas 10 no estaría en el área y hubiera cerca de 50 territorios de cría en 25 acres.

Uno puede comparar las poblaciones de aves de diferentes regiones utilizando los pesos combinados de todas las aves nidificantes encontradas en áreas similares de cada región. Hice esto para el área de sabana 1, para el área en Vermont de tierra de árboles caducifolios de MacArthur, y para el área en Georgia de bosque de pino de hoja larga de Norris. Tomé los pesos de las aves de la sabana Nicaragüense, exclusivamente de especímenes colectados allí, y obtuve los pesos de las aves en las áreas de Vermont y Georgia principalmente de Hartman (1955) y Norris y Johnston (1958). Aunque el tamaño de la muestra de cada especie es a veces pequeño, las medidas de los pesos están probablemente adecuadas para la comparación. En la práctica, fue conveniente promediar los pesos promedios de los machos y las hembras de cada especie y multiplicar esta cifra por el número de parejas presentes. Dado que estaban involucradas parejas, se debería doblar esta suma para aproximarse al peso total de las aves nidificantes presentes.

El peso total de las aves para el área de sabana 1 fue de 468 gramos, sin meter el peso de una pareja de loros, que excluí porque aparentemente no tomaron alimento de la sabana y por lo tanto no estaban en la misma categoría que las especies residentes que se alimentaban allí exclusivamente. El peso de las aves nidificantes en los 25 acres del bosque de pino de hoja larga en Georgia fue de 2,680 gramos, aproximadamente 5.7 veces mayor. Aunque estas cifras son aproximaciones encajan bien en el otro dato que sugiere que la sabana de pino tropical es sólo una quinta parte tan rica en aves como un área comparable en una zona templada.

El peso de las aves en la parcela de cinco acres de árboles caducifolios en Vermont es de 458 gramos. Esta cifra, de un área con un perfil de vegetación similar al área de sabana 1, esta muy cercana de la cifra de 468 gramos para los 25 acres del área 1 y presta soporte a la sugerencia que, en términos de población de aves, 25 acres de bosque de pino de sabana tropical es ecológicamente equivalente a cinco acres de tierra con árboles caducifolios de clima templado con una FHD comparable. Las tres áreas tuvieron cierto taxones en común (Tabla 8).

He discutido sobre el área de sabana 1 detenidamente porque parece aproximarse al límite superior de números de especies e individuos que concurren en cualquier área de tamaño comparable con la sabana de pino en Nicaragua. Nuestros equipos de campos cubrieron cuidadosamente cientos de acres de esta sabana y nunca encontramos una sección que pudiera sostener una mayor variedad y cantidad de aves, aun en parches puros de pinos que eran más altos, o más densos, o ambos que nuestra parcela.

Área de sabana de pino 2

La presencia de una capa intermedia de plántulas de pinos bien desarrolladas y una cobertura más densa resulta en una FHD de 1.058, y una BSD prevista de 2.59-considerablemente mayor que para el área de sabana 1. Sin embargo, el BSD actual, de acuerdo con nuestras observaciones fue de sólo 1.67, considerablemente menor que la diversidad que observamos en el área 1.

Esta es una excepción sorprendente a la generalización que la adición de una capa de follaje incrementa el BSD, pero hay una posible explicación ecológica. Nosotros delimitamos el área 2 para incluir solamente la superficie que no había sido quemada durante muchos años, de ese modo se mantiene un mayor crecimiento de cobertura y hay mayor densidad de plántulas de pinos que en el área 1. Esta diferencia eliminó el hábitat adecuado en el área 2 para el Celeste Tropical y el Zacatero Común, dos especies encontradas en el área 1, pero no proporcionó condiciones favorables de nidificación para otras especies locales.

Las plántulas de pino son una formación estrictamente pasajera en esta región. Crecen rápidamente y se convierten en grandes árboles o son destruidas por el fuego, que es, aparentemente, tanto una causa como una consecuencia del medio ambiente de la sabana. Una cobertura herbácea densa en una esquina del área 2 probablemente fue responsable del a presencia de un territorio del Enmascarado Coronigrís (*Geothlypis poliocephala*), una especie que no está adaptada a la explotación de plántulas de pino. De este modo, el efecto neto del incremento de la densidad de la vegetación fue una reducción en el número de especies de aves e individuos presentes.

Como la capa intermedia, predominantemente de plántulas de pino, esta siendo raramente utilizada por cualquier ave excepto ocasionalmente por la Reinita Pinera y Tángara Rojiza, especies de mayor rango, recalculamos la FHD con el supuesto que las aves residentes reconocen sólo dos estratos, de 0 a 3 pies y de 3 a 42.26 pies, que fue la altura promedio de los árboles mayores de 25 pies. Esto produce una FHD de 0.696 y una BSD prevista de 1.86, una cifra considerablemente cercana a nuestra BSD observada de 1.67. Esto respalda la hipótesis que el área 2 representa esencialmente un hábitat de dos estratos para las aves.

La avifauna en el área 2 cambió cuando las condiciones cambiaron dentro y fuera del área. Como anteriormente mencioné, 10 acres de plántulas pequeñas de pinos y pastos, contiguo a las parcelas de estudio de 15 acres, fueron quemadas unos cuatro meses antes del primer censo en Agosto de 1965, y en ese tiempo estaba desprovista de aves. Para Marzo de 1966, las plantas de cobertura en el área quemada mostraban una regeneración considerable y registramos al Zacatero Común y al Celeste Tropical como visitantes.

Desafortunadamente, las operaciones de tala que coincidieron con mi siguiente visita, en Noviembre de 1966, removió mucho de los pinos más grandes, botaron algunas plántulas, y dispersaron muchas ramas aserradas y copas de árboles. El 28 de Noviembre, observé un Carpintero Alidorado (*Piculus rubiginosus*) y un Carpintero Copetirrojo (*Dryocopus lineatus*) alimentándose en algunos de los pinos grandes restantes, especialmente aquellos dañados por la tala. No los había registrado antes y no los volví a ver en el área. Adicionalmente, vimos un Enmascarado Coronigrís alimentándose entre ramas caídas de pinos en el centro del área, bien lejos de la esquina donde ésta especie previamente se encontraba. Para el 22 de Abril de 1967, 20 meses después de nuestro primer censo, la fauna de aves del área 2 mostró una pérdida de cada pareja de Amazilia Frentiazul (*Amazilia cyanocephala*), Reinita Pinera y Tangara Rojiza y la adición de un par de Sabaneros Rojizos y en parte del territorio de un par de Zacatero Común; nuevamente registramos al Enmascarado Coronigrís en el centro del área.

Área de sabana de pino 3

A pesar del arroyo permanente que la atraviesa, el área 3 resultó extremadamente pobre tanto en número de especies como en número de individuos. Los 25 acres aparentemente mantuvieron como residentes en reproducción a sólo cinco especies como máximo e incluía los territorios completos de solamente dos de estos. La BSD fue de 1.44,

TABLA 3

Aves del Area de Bosque Lluvioso

Familia	Especies	Números de territorios de cría
Tinamidae	<i>Tinamus major</i> , Tinamú Grande	0.5
Accipitridae	<i>Leptodon cayanensis</i> , Elanio Cabecigrís	0.25
Columbidae	<i>Columba nigrirostris</i> , Paloma Piquicorta	0.5
Trochilidae	<i>Phaethornis superciliosus</i> , Ermitaño Colilargo	1.5
	<i>P. longuemareus</i> , Ermitaño Enano	2.0
	<i>Thalurania furcata</i> , Ninfa Violeta y Verde	2.0
	<i>Amazilia candida</i> , Amazilia Pechiblanco	1.0
	<i>Chalybura urochrysis</i> , Colibrí Patirrojo	0.25
Trogonidae	<i>Trogon rufus</i> , Trogón Gorginegro	1.0
Picidae	<i>Centurus pucherani</i> , Carpintero Carinegro	0.5
	<i>Phloeoeastes guatemalensis</i> , Carpintero Picoplata	0.5
Dendrocolaptidae	<i>Dendrocincla fuliginosa</i> , Trepador Pardo	1.0
Furnariidae	<i>Sclerurus guatemalensis</i> , Tirahojas Pardo	0.25
Formicariidae	<i>Thamnophilus punctatus</i> , Hormiguero Plomizo	2.5
	<i>Myrmotherula fulviventris</i> , Hormiguerito Café	1.0
	<i>M. axillaris</i> , Hormiguerito Flanquiblanco	1.0
	<i>Microrhophias quixensis</i> , Hormiguerito Alipinto	1.0
	<i>Formicarius analis</i> , Hormiguero Carinegro	1.0
	<i>Phaenostictus mcleannani</i> , Hormiguero Ocelado	1.0
Pipridae	<i>Pipra mentalis</i> , Saltarín Cabecinegro	5.5
Cotingidae	<i>Laniocera rufescens</i> , Plañidera Moteada	1.0
Tyrannidae	<i>Megarynchus pitangua</i> , Güis Picudo	1.0
	<i>Terenotriccus erythrurus</i> , Mosquiterito Colirrufo	1.0
	<i>Myiobius barbatus</i> , Mosquiterito Rabiamarillo	1.0
	<i>Platyrrhynchus mystaceus</i> , Piquichato Gorgiblanco	0.5
	<i>Pipromorpha oleaginea</i> , Mosquiterito Oliváceo	3.0
Troglodytidae	<i>Henicorhina leucosticta</i> , Chochín Pechiblanco	2.5
Sylviidae	<i>Polioptila plumbea</i> , Perlita Tropical	1.5
Vireolaniidae	<i>Smaragdolanus pulchellus</i> , Vireón Esmeralda	1.0
Vireonidae	<i>Hylophilus decurtatus</i> , Verdillo Menudo	2.5
Parulidae	<i>Phaeothlypis rivularis</i> , Reinita Guardarribera	0.5
Thraupidae	<i>Euphonia gouldi</i> , Eufonia Olivácea	1.0
	<i>Chlorothraupis carmioli</i> , Tángara Olivácea	2.0
	<i>Habia fuscicauda</i> , Tángara Hormiguera Gorgirroja	2.5
Fringillidae	<i>Cyanocopsa cyanoides</i> , Piquigrueso Negriazulado	1.0
	<i>Arremon aurantirostris</i> , Pinzón Piquinaranja	0.5
		47.75

TABLA 3 (continuación)

Familia	Especies	Números de territorios de cría
Visitantes y Migratorias		
Accipitridae	<i>Accipiter bicolor</i> , Gavilán Bicolor <i>Buteo magnirostris</i> , Gavilán Chapulinero	
Cracidae	<i>Penelope purpurascens</i> , Pava Crestada	
Phasianidae	<i>Odontophorus erythrops</i> , Codorniz Pechicastaña <i>Rhynchortyx cinctus</i> , Codorniz Carirrufa	
Psittacidae	<i>Ara macao</i> , Guacamaya Roja <i>Aratinga astec</i> , Perico Pechiolivo	
Cuculidae	<i>Piaya cayana</i> , Cuco Ardilla <i>Neomorphus geoffroyi</i> , Cuco Hormiguero	
Trochilidae	<i>Threnetes ruckeri</i> , Ermitaño Barbudo <i>Florisuga mellivora</i> , Jacobino Nuquiblanco <i>Amazilia amabilis</i> , Amazilia Pechiazul <i>Heliothryx barroti</i> , Colibrí Pechiblanco	
Momotidae	<i>Momotus momota</i> , Guardabarranco Azul	
Bucconidae	<i>Notharchus macrorhynchos</i> , Buceo Collarejo <i>Malacoptila panamensis</i> , Buceo Bigotudo	
Ramphastidae	<i>Pteroglossus torquatus</i> , Tucancito Collarejo <i>Ramphastos sulfuratus</i> , Tucán Picoiris <i>R. swainsonii</i> , Tucán Pechiamarillo Norteño	
Picidae	<i>Piculus simplex</i> , Carpintero Alirrufo <i>Celeus castaneus</i> , Carpintero Castaño	
Dendrocolaptidae	<i>Dendrocincla anabatina</i> , Trepador Alirrufo <i>Glyphorhynchus spirurus</i> , Trepadorcito Acuminado <i>Xiphorhynchus guttatus</i> , Trepador Gorgianteado	
Furnariidae	<i>Automolus ochrolaemus</i> , Hojarasquero Gorgicrema <i>Xenops minutus</i> , Piquivuelto Común	
Formicariidae	<i>Cymbilaimus lineatus</i> , Hormiguerito Lineado <i>Myrmotherula schisticolor</i> , Hormiguerito Pechinegro <i>Myrmeciza exsul</i> , Hormiguerito Dorsicastaño <i>Gymnopathys bicolor</i> , Hormiguero Bicolor <i>Hylophylax naevioides</i> , Hormiguerito Moteado <i>Grallaria fulviventris</i> ,	
Pipridae	<i>Manacus candei</i> , Saltarín Cuelliblanco <i>Schiffornis turdinus</i> , Saltarín Oliváceo	
Cotingidae	<i>Carpodectes nitidus</i> , Cotinga Nevada <i>Rhytipterna holerythra</i> , Plañidera Rojiza	
Tyrannidae	<i>Contopus sp.</i> <i>Onychorhynchus mexicanus</i> , Cazamoscas Real Norteño <i>Platyrinchus coronatus</i> , Piquichato Coronado <i>Rhynchocyclus brevirostris</i> , Piquichato Ojianillado <i>Todirostrum cinereum</i> , Espatulilla Común <i>Oncostoma cinereigulare</i> , Picotorcido Norteño <i>Ornithion semiflavum</i> , Mosquiterito Cejiblanco	
Corvidae	<i>Psilorhinus morio</i> , Urraca Parda	

TABLA 3 (continuación)

Familia	Especies	Números de territorios de cría
Troglodytidae	<i>Thryothorus castaneus</i> , Charralero Cabecinegro <i>Cyphorhinus phaeocephalus</i> , Chochín Cariatul	
Mimidae	<i>Dumetella carolinensis</i> , Maullador Grís	
Turdidae	<i>Hylocichla mustelina</i> , Zorzal Grande	
Sylviidae	<i>Ramphocaenus melanurus</i> , Cazajején Picudo	
Vireonidae	<i>Vireo olivaceus</i> , Vireo Ojirrojo <i>Hylophilus ochraceiceps</i> , Verdillo Leonado	
Coerebidae	<i>Chlorophanes spiza</i> , Mielero Verde <i>Cyanerpes lucidus</i> , Mielero Colicorto <i>Dacnis cayana</i> , Mielero Celeste	
Parulidae	<i>Mniotilta varia</i> , Reinita Rayada <i>Dendroica magnolia</i> , Reinita Colifajeada <i>D. pensylvanica</i> , Reinita Flanquicastaña <i>D. castanea</i> , Reinita Castaña <i>Seiurus aurocapillus</i> , Reinita Andarina <i>S. noveboracensis</i> , Reinita Acuática Norteña <i>S. motacilla</i> , Reinita Acuática Cejiblanca <i>Oporornis formosus</i> , Reinita Cachetinegra <i>Wilsonia canadensis</i> , Reinita Pechirayada	
Icteridae	<i>Zarhynchus wagleri</i> , Oropéndola Alinegra <i>Gymnostinops montezuma</i> , Oropéndola Mayor <i>Cacicus uropygialis</i> , Cacique Rabirrojo <i>Icterus galbula</i> , Chichiltote Norteño	
Thraupidae	<i>Euphonia lauta</i> , Eufonia Gorgiamarilla <i>Tangara larvata</i> , Tangara Capuchidorada <i>Ramphocelus passerinii</i> , Tángara Rabirrojo <i>Piranga rubra</i> , Tángara Veranera <i>Lanio leucothorax</i> , Tángara Piquiganchuda <i>Tachyphonus luctuosus</i> , Tángara Ribetiblanca	
Fringillidae	<i>Saltator maximus</i> , Saltador Enmedallado <i>Caryothraustes poliogaster</i> , Piquigrueso Carinegro <i>Oryzoborus funereus</i> , Semillero Piquigrueso	

menos que el área 1 ó 2. La baja BSD pronostica una FHD cerca de 0.5, que parece razonable en comparación con el área 1. Excepto a lo largo del arroyo, la densidad de la vegetación, tanto de árboles como de la cobertura del suelo, estuvieron quizás cerca del límite inferior requerido por muchas aves de la sabana. De ese modo, los pinos estaban muy esparcidos para la Reinita Pinera y la Tángara Rojiza, los arbustos, pastos y los juncuales estaban muy bajos y esparcidos para muchas aves merodeadoras terrestres. Lo abierto posiblemente atrajo al Cernícalo Americano (*Falco sparverius*) y al Cazamoscas Rojo, pero probablemente no ofreció suficiente alimento para su mantenimiento.

Area de zacatales

Esta área de cinco acres aparentemente no incluye ninguna parte de territorios de aves nidificantes. Nosotros vimos al Zacatero Común y al Sabanero Rojizo en la vecindad, pero

no dentro de los linderos del área de estudio. Sólo seis o siete de las especies en la lista de la Tabla 1 son nidificantes potenciales en zacatales, y la mayoría de estas especies tienen una distribución escasa y locales o se encuentran solamente cerca de los matorrales de las orillas de arroyos o zonas húmedas. Nosotros caminamos a lo largo de muchos acres de puro zacatales fuera de la parcela de estudio e invariablemente encontramos que las aves fueron raras o ausentes. Atribuyo esto a la falta de especies adaptadas a zacatales en el hábitat aislado y a la escasez aparente de alimento para tales especies.

Área de bosque lluvioso

La FHD, calculada con las mediciones de densidad a los mismos tres niveles como en la sabana de pino, es de 0.3813. Esta cifra baja es el resultado de la gran diferencia en la densidad de las diferentes estratos, el superior por encima de 20 pies, que promedia 54.3 pies de altura, es muy denso comparado a los otros. No obstante, el perfil del follaje encaja razonablemente bien en mi impresión del bosque.

El BSD pronosticado con este FHD es de sólo 1.23, pero nosotros registramos un BSD de 3.64. MacArthur et al (1966) también registró BSD altos -3.393 y 3.378- en hábitats de bosque lluvioso similares en Panamá y sus cifras son más altas que las pronosticadas de un FHD calculado de mediciones a tres niveles (0-2, 2-25, >25). MacArthur y sus asociados sugirieron que las aves pueden distinguir cuatro estratos de vegetación (0-2, 2-10, 10-50, >50). Un cálculo de FHD en bases a cuatro estratos encaja mejor la línea de regresión derivada de las medidas de tres estratos en la zona templada. Como apoyo a la división en cuatro estratos citaron a Slud (1960), que propuso el reconocimiento de cinco niveles en el hábitat del bosque en Finca "la Selva" de Costa Rica.

En el área de bosque lluvioso Nicaragüense, mi impresión fue que la capa de 10 a 50 pies no corresponde a un patrón de densidad de follaje ni a un estrato distinto que reconozcan y utilicen ciertas especies de aves. Porque el área de Slud en Costa Rica incluía todas las especies de aves que nosotros registramos en la parcela de bosque lluvioso Nicaragüense, y porque él basó su asignación de estratos en observaciones hechas durante un año de residencia continua, yo traté de convertir sus cinco divisiones semi-cualitativas en unidades que, al aplicarse a mi área de estudio, me permitiera un cálculo de FHD de cinco niveles.

La conversión resultante (Tabla 4) ofrece la terminología de Slud y mis estimaciones de extensión vertical de cada división. Con los cinco estratos, el FHD se vuelve 1.03 + y BDF pronosticado es de 2.54, más cercano al valor de BSD observado de 3.64 que cuando fue se calcula con los tres estratos, pero no obstante baja. Actualmente, sólo la subdivisión del follaje denso por encima de 20 pies en dos estratos tiene mucho efecto en la cifra de FHD. Si utilizamos sólo cuatro estratos (0-3, 3-20, 20-50, 50-74.3), la FHD equivale a 1.00 y la BSD equivale a 2.47. Sin embargo mis observaciones de campo no apoyan el supuesto que las aves distinguen dos estratos en los niveles más altos del bosque. Muchas especies de aves que se encuentran en esos niveles parecen vagar libremente desde 20 pies encima del suelo a las copas de los árboles. Una comparación de mis datos Nicaragüenses de censos (Tabla 4) con las listas de especies de Slud para el bosque medio y el dosel, muestran que, en Nicaragua, todas las especies de dosel, excepto el Elanio Cabecigrís (*Leptodon cayenensis*) y el Vireón Esmeralda (*Smargdolanus pulchellus*) también vagan por el nivel del bosque medio, y todas las 16 especies de bosque medio también concurren en el dosel o en el nivel alto del sotobosque.

No podemos excluir la posibilidad de la división sutil por las aves, pero cálculos basados en divisiones más allá de este tipo de hábitat están obligados a elevar la cifra para el

FHD y por consiguiente el BSD previsto. Un mejor encaje de cifras de BSD altas para pronosticar valores es de este modo inevitable y no necesariamente confirmativo. Orians (1969) también dudó que la división más fina por las aves de estratos del bosque tropical es el principal factor responsable del número relativamente alto de especies de aves presentes, pero él ahora me ha informado que tiene nueva evidencia que dicha división esta fuertemente involucrada (1971, com. pers).

El área de bosque lluvioso de sólo 10 acres tenía 37 especies en territorios y 79 especies adicionales como visitantes. Estos datos generan preguntas acerca el uso de las cifras del censo. ¿Si un área tiene más del doble de especies visitantes que especies con territorios, debemos omitir a los “visitantes” de los cálculos de diversidad de especies? Estos visitantes utilizan el alimento y otros recursos del área, a menudo con regularidad aparente; deben afectar a los similarmente comunes “residentes” y tener un impacto ecológico en el hábitat. Pero hasta ahora las medidas de diversidad de especies, basados en los números de especies con territorios de reproducción en un área dada, los excluyen. Aun ignorando a los visitantes, el gran número de especies nidificantes residentes resultan en una cifra alta de diversidad para el bosque lluvioso.

Orians (1969) lidió con problemas de censo similares en Costa Rica por basar sus cálculos de BSD en “...el número total de especies encontradas en cada uno de los sitios y no sobre una medidas que requiera hacer un estimado de su representación proporcional”. Comparto la desesperación de Orians en tratar de obtener datos precisos en el número de territorios de especies del bosque lluvioso en un área dada. Sin embargo, siento justificado hacer mis estimaciones, dado que mi área de estudio era de 10 acres -suficientemente grande para incluir completamente los territorios de muchas especies- y porque varios observadores hicieron muchos censos en temporadas diferentes a lo largo de dos años.

Es difícil comparar mis resultados con el de Orians, él utilizó un método diferente para medir el perfil de vegetación (MacArthur y Horn, 1969) y calculo la BSD sin estimar la representación proporcional. Sus datos son para un parcela de tres acres en la Selva, un hábitat probablemente similar a mi área de estudio, incluyo un FHD (de cuatro estratos) de 0.40 y un BSD de 1.65 mis cifras en Nicaragua son bastantes diferentes en ambas medidas. Lo he discutido con Orians y no podemos decir si esto se debe a diferencias en nuestros métodos o si son responsables otros factores.

Discusión

Utilizando los datos anteriores e información adicional de observaciones dentro y cerca de las áreas de estudio, voy a abordar ahora las preguntas planteadas en la introducción.

Pregunta 1

¿Cuáles son las diferencias cualitativas y cuantitativas entre la avifauna de áreas muestreadas en la sabana de pino tropical y el bosque latifoliado adyacente?

He presentado y en parte discutido las diferencias en la avifauna entre las áreas de estudio y tipos de hábitats diferentes. No he encontrado especies nidificantes en ambas, la sabana y el área de estudio del bosque lluvioso, y solo he registrado tres especies – Paloma Colorada (*Columba cayennensis*), Paloma Escamosa (*C. speciosa*), Urraca Parda (*Psilorhinus morio*), como visitantes en ambas. La Guacamaya Roja probó ser un caso especial. Aunque ésta sólo se alimenta en bosque latifoliado y la registramos como un visitante en el área de bosque lluvioso, un par anidaba en el área de sabana de pino en Abril de 1967. De otro modo,

a pesar de la proximidad de las áreas de las sabana y el bosque lluvioso y la similitud en muchos rasgos ambientales a gran escala como longitud del día, clima, elevación, etc. sus avifaunas son casi totalmente diferentes, tanto en el número de especies diferentes como en los números de individuos.

Pregunta 2

Dentro de la Sabana tropical, ¿Cuáles son las diferencias entre las poblaciones de aves en pinares con poco sotobosque o plántulas y en pinares con más sotobosque y abundantes plántulas de pinos de varias alturas, y la sabana sin árboles con zacatales, juncales y pocos arbustos?

La sabana de pino con escasa vegetación arbustiva o monte bajo herbáceo y pocas plántulas mantiene una avifauna de mayor variedad y abundancia que en un área donde prevalece dicho crecimiento. Sin embargo, si los pinos están muy apartados y la cobertura del suelo muy esparcida, la avifauna también se esparce. La sabana de zacatales sin árboles es particularmente pobre.

Pregunta 3

¿Son las diferencias en poblaciones de aves en los hábitats variados predecibles en base a sus perfiles de follaje como propuesto por MacArthur y MacArthur (1961)?

Las diferencias no son predecibles puramente tomando como base los diferentes perfiles de follaje, pero estos son responsables de otros aspectos ecológicos.

Pregunta 4

¿Cómo se comparan las poblaciones de aves de hábitat tropicales, en números de especies y número de individuos, con poblaciones de aves en hábitats de zonas templadas?

Las poblaciones de aves del área más rica de la sabana de pino tropical son equivalentes a aproximadamente una quinta parte de las poblaciones en un área de una zona templada del mismo tamaño y hábitat similar. Las poblaciones de 25 acres de sabana de pino tropical son también aproximadamente equivalentes a las poblaciones en cinco acres de un bosque caducifolio de zona templada con un perfil de follaje similar.

Pregunta 5

¿Restringe la competencia alguna especie en el uso de algún hábitat?

La competencia debe influir en la restricción del hábitat hasta cierto punto; de otra manera uno puede asumir que ninguna especie de cualquiera, la sabana de pino o el bosque lluvioso, eventualmente colonizará el otro hábitat aun si en éste escasea una avifauna propia. El tipo de evidencia que sugeriría la exclusión competitiva o la restricción sería (1) un conflicto directo entre competidores potenciales (2) la colonización incompleta de un hábitat por una especie característica de otro, o (3) el reemplazo de especies características de un hábitat por formas similares morfológicamente y funcionalmente en el otro.

Nunca observé ningún conflicto directo que sugiriera competencia entre especies de aves de sabana de pino y bosque lluvioso. Los únicos conflictos interespecíficos frecuentes fueron entre la Reinita Pinera y la Reinita Gorgiamarilla en los pinos. Discutiré esto en más detalle bajo la pregunta 8.

TABLA 4
Aves del bosque lluvioso
Presencia en uno o más de los cinco estratos verticales de vegetación

Residentes	Visitantes	Migratorias
	Piso del Bosque (0-3 pies)	
<i>Tinamus major</i>	<i>Odontophorus erythrops</i>	<i>Seiurus aurocapillus</i>
<i>Sclerurus guatemalensis</i>	<i>Rhynchortyx cinctus</i>	<i>S. noveboracensis</i>
<i>Formicarius analis</i>	<i>Leptotila cassinii</i>	<i>S. motacilla</i> +
<i>Phaenostictus mcleannani</i>	<i>Neomorphus geoffroyi</i>	
<i>Henicorhina leucosticta</i> *	<i>Myrmeciza exsul</i>	
<i>Phaeothlypis rivularis</i>	<i>Gymnopithys bicolor</i>	
<i>Arremon aurantirostris</i>	<i>Grallaria fulviventris</i>	
	<i>Cyphorhinus phaeocephalus</i> *	
	Parte baja del Sotobosque (3-6 pies)	
<i>Phaethornis superciliosus</i> *	<i>Threnetes ruckeri</i> *	<i>Dumetella carolinensis</i>
<i>P. longuemareus</i> *	<i>Automolus ochrolaemus</i> *	<i>Hylocichla mustelina</i> *
<i>Thamnophilus punctatus</i> *	<i>Hylophylax naevioides</i>	<i>Dendroica magnolia</i> *
<i>Platyrinchus mystaceus</i>	<i>Manacus candei</i>	<i>Oporornis formosus</i>
<i>Henicorhina leucosticta</i> *	<i>Schiffornis turdinus</i>	
<i>Habia fuscicauda</i> *	<i>Thryothorus castaneus</i>	
<i>Cyanocompsa cyanoides</i> *	<i>Cyphorhinus phaeocephalus</i> *	
	<i>Ramphocaenus melanurus</i> *	
	Parte alta del Sotobosque (6-20 pies)	
<i>Phaethornis superciliosus</i> *	<i>Accipiter bicolor</i>	<i>Hylocichla mustelina</i> *
<i>P. longuemareus</i> *	<i>Threnetes ruckeri</i> *	<i>Mniotilta varia</i>
<i>Thalurania furcata</i>	<i>Florisuga mellivora</i>	<i>Dendroica magnolia</i> *
<i>Hylocharis eliciae</i>	<i>Amazilia amabilis</i>	<i>D. castanea</i> *
<i>Amazilia candida</i>	<i>Momotus momota</i>	<i>Wilsonia canadensis</i>
<i>Chalybura urochrysis</i>	<i>Notharchus macrorhynchos</i>	
<i>Trogon rufus</i> *	<i>Malacoptila panamensis</i>	
<i>Phloeoceastes guatemalensis</i> *	<i>Celeus castaneus</i> *	
<i>Dendroica fuliginosa</i> *	<i>Dendrocincla anabatina</i>	
<i>Thamnophilus punctatus</i> *	<i>Glyphorhynchus spirurus</i> *	
<i>Myrmotherula fulviventris</i>	<i>Xiphorhynchus guttatus</i> *	
<i>M. axillaris</i> *	<i>Automolus ochrolaemus</i>	
<i>Microrhopias quixensis</i> *	<i>Xenops minutus</i> *	
<i>Pipra mentalis</i> *	<i>Cymbilaimus lineatus</i>	
<i>Laniocera rufescens</i> *	<i>Myrmotherula schisticolor</i>	
<i>Megarynchus pitangua</i> *	<i>Onychorhynchus mexicanus</i>	
<i>Terentriccus erythrurus</i> *	<i>Platyrinchus coronatus</i>	
<i>Myiobius barbatus</i> *	<i>Rhynchocyclus brevirostris</i> *	
<i>Pipromorpha oleaginea</i> *	<i>Todirostrum cinereum</i>	
<i>Polioptila plumbea</i> *	<i>Oncostoma cinereigulare</i>	
<i>Euphonia gouldi</i> *	<i>Ornithion semiflavum</i>	
<i>Chlorothraupis carmioli</i>	<i>Psilorhinus morio</i> *	
<i>Habia fuscicauda</i> *	<i>Ramphocaenus melanurus</i> *	
<i>Cyanocompsa cyanoides</i> *	<i>Hylophilus ochraceiceps</i>	
	<i>Euphonia lauta</i>	
	<i>Ramphocelus passerinii</i>	
	<i>Lanio leucothorax</i> *	
	<i>Saltador maximus</i>	
	<i>Oryzoborus funereus</i>	

TABLA 4 (Continuación)

Residentes	Visitantes	Migratorias
	Parte media del bosque	
<i>Columba nigrirostris</i> *	<i>Buteo magnirostris</i>	<i>Contopus sp</i>
<i>Trogon rufus</i> *	<i>Aratinga astec</i> *	<i>Vireo olivaceus</i>
<i>Centurus pucherani</i> *	<i>Pteroglossus torquatus</i> *	<i>Dendroica magnolia</i> *
<i>Phloeoceastes guatemalensis</i> *	<i>Ramphastos sulfuratus</i> *	<i>D. pensylvanica</i>
<i>Dendrocincla fuliginosa</i> *	<i>R. swainsonii</i> *	<i>D. castanea</i> *
<i>Myrmotherula axillaris</i> *	<i>Picus simplex</i>	<i>Icterus galbula</i>
<i>Microrhopias quixensis</i> *	<i>Celeus castaneus</i> *	<i>Piranga rubra</i>
<i>Pipra mentales</i> *	<i>Xenops minutus</i> *	
<i>Laniocera rufescens</i> *	<i>Glyphorhynchus spirurus</i> *	
<i>Megarynchus pitangua</i> *	<i>Xiphorhynchus guttatus</i> *	
<i>Terenotriccus erythrurus</i> *	<i>Rhynchocyclus brevirostris</i> *	
<i>Myiobius barbatus</i> *	<i>Ornithion semiflavum</i> *	
<i>Pipromorpha oleaginea</i> *	<i>Psilorhinus morio</i> *	
<i>Hylophilus decurtatus</i> *	<i>Chlorophanes spiza</i> *	
<i>Euphonia gouldi</i> *	<i>Gymnostinops Montezuma</i> *	
	<i>Cacicus uropygialis</i> *	
	<i>Tangara larvata</i> *	
	<i>Lanio leucothorax</i> *	
	<i>Tachyphonus luctuosus</i> *	
	<i>Caryothraustes poliogaster</i> *	
	Dosel (por encima de los 50 pies)	
<i>Leptodon cayanensis</i>	<i>Penelope purpurascens</i>	
<i>Columba nigrirostris</i> *	<i>Columba cayennensis</i>	
<i>Centurus pucherani</i> *	<i>C. speciosa</i>	
<i>Phloeoceastes guatemalensis</i> *	<i>Ara macao</i>	
<i>Megarynchus pitangua</i> *	<i>Aratinga astec</i> *	
<i>Myiobius barbatus</i> *	<i>Piaya cayana</i>	
<i>Pipromorpha oleaginea</i> *	<i>Heliothryx barroti</i>	
<i>Poliopitila plumbea</i> *	<i>Pteroglossus torquatus</i> *	
<i>Smaragdolanus pulchellus</i>	<i>Ramphastos sulfuratus</i> *	
<i>Hylophilus decurtatus</i>	<i>R. swainsonii</i> *	
<i>Euphonia gouldi</i> *	<i>Carpodectes nitidus</i>	
	<i>Rhynchocyclus brevirostris</i> *	
	<i>Chlorophanes spiza</i> *	
	<i>Cyanerpes lucidus</i>	
	<i>Dacnis cayana</i>	
	<i>Zarhynchus wagleri</i>	
	<i>Gymnostinops Montezuma</i> *	
	<i>Cacicus uropygialis</i>	
	<i>Tangara larvata</i> *	
	<i>Lanio leucothorax</i> *	
	<i>Tachyphonus luctuosus</i> *	
	<i>Caryothraustes poliogaster</i> *	

* *Ocurre en más de una capa*

Sabana de pino –La mayoría de las especies residentes características de la sabana de pino no mostraron tendencia alguna de invadir o colonizar el bosque lluvioso. Esto no es sorprendente, ya que muchas de estas especies tienen hábitos alimenticios que requieren hábitats abiertos y algunos parecen estar adaptados específicamente a los árboles de pinos. El

Piquituerto Común depende obviamente de semillas de pino; el Sabanero Pechigrís parece mostrar una preferencia marcada por el follaje del pino (Klopfer, 1963); y la Reinita Pinera esta casi completamente restringida a los pinos (Webster, 1961), aunque no hay razones obvias para ello, con su búsqueda de alimento en la corteza, rebusca entre el follaje, y su métodos para atrapar insecto sal vuelo, no podría alimentarse con éxito en árboles latifoliados del borde del bosque. No hay una especie residente que se alimente en los bordes como lo hace la Reinita Pinera en los pinos; sin embargo, hasta ahora nunca he visto a esta reinita posándose, aun sea momentáneamente, en algún árbol que no sea un pino.

La Tángara Rojiza esta algo menos restringida a los pinos, ocasionalmente va a otros árboles o arbustos en el borde del bosque lluvioso. Las poblaciones norteñas de esta Tángara-Oeste de los Estados Unidos al Norte de Nicaragua - parecen ser moradores del bosque de pino o bosque de roble-encino; las tierras bajas de Nicaragua constituyen una discontinuidad en el rango (Howell, 1965), y las poblaciones del Sur - desde Costa Rica hasta Sudamérica - tienen una amplia distribución en los bosque no coníferos. Los competidores potenciales más probables de esta támara que están en el bosque latifoliado en Nicaragua también están más al Sur; por lo tanto, parece poco probable que la competencia restrinja a estas támgaras a las sabanas de pino.

Solamente tres especies de sabana de pino parecen ser colonizadores potenciales del bosque latifoliado ya que algunos individuos visitan regularmente los bordes del bosque latifoliado. El Loro Nuquiamarillo (*Amazona ochrocephala*) aparentemente se alimenta sólo a lo largo de este lindero; la Amazilia Freniazul frecuentemente se alimenta de plantas con flores a lo largo de los bordes de los cursos de agua y otros lugares húmedos; el Chichiltote Dorsiamarillo (*Icterus chrysater*) se encuentra a menudo cerca de la interfase entre los pinares y el bosque latifoliado. Nosotros no vimos a estas especies en lo profundo del bosque lluvioso, aun en las áreas despejadas. Discutiré las posibles interacciones competitivas entre estas y otras especies más adelante.

Las especies de bosque lluvioso y de los linderos del bosque que más probablemente intenten colonizar la sabana son las que registramos en la Tabla 1 como visitantes regulares, y la podemos agrupar de acuerdo a sus hábitos alimenticios: Rapaces, tres falconiformes y un búho; especies que no se alimentan de pino, tres especies de loros y dos de palomas, los que se alimentan de corteza y en troncos de árboles, tres pájaros carpinteros; los que se alimentan de insectos aéreos, dos caprimulgiformes, dos tiránidos y una golondrina; colectores de insectos, el Enmascarado Coronigrís; un omnívoro oportunista, la Urraca Parda.

Las rapaces visitantes difieren en tamaño y hábitos de sus más cercanas contrapartes de la sabana de pino, pero la competencia con los residentes por los recursos alimenticios limitados de la Sabana puede prevenir que los visitantes se conviertan en residentes, la escasez de huecos de nido de tamaño adecuado puede también ser un factor limitante para dos de los halcones y el búho.

Las especies visitantes que no se alimentan en los pinos dependen de hábitats que no sean la sabana para alimentarse, aunque la Paloma Rojiza algunas veces se alimenta de bayas de muérdago en los pinos. Los loros visitantes no parecen requerir de un hábitat abierto y ninguno, incluyendo al residente Loro Nuquiamarillo, se alimenta de semillas de pinos, un hábito que hace de *Rhynchopsitta* de México una verdadera ave de bosque de pino. Probablemente la única competencia importante entre los visitantes que se alimentan fuera de los pinos y los residentes de la sabana de pino se de por huecos de anidamiento.

Es difícil creer que la competencia del Carpintero Cremoso (*Dendrocopos scalaris*), la especie residente pequeña y escasa, pueda evitar e luso completo de las sabana de pino por las

3 especies más grandes de pájaros carpinteros visitantes. El Carpintero Careto (*Melanerpes formicivorus*) no se aventura lejos de la vecindad de los grandes robles y las sabanas no brindan recursos adecuados para las poblaciones residentes de los otros dos pájaros carpinteros. La escasez en los pinos de especies que excavan grandes huecos puede limitar la invasión de otras especies que anidan en huecos, como mencioné antes.

La competencia puede influir en el tamaño de la población y la distribución dentro el hábitat de la sabana de los insectívoros aéreos, pero en esta categoría alimenticia la sabana tiene más visitantes que residentes. Creo que los visitantes están restringidos porque son incapaces de mantenerse en el hábitat de la sabana con o sin la competencia de los residentes, excepto cuando están cerca del bosque latifoliado.

El Enmascarado Coronigrís está adaptado primordialmente para capturar insectos de las plantas herbáceas cercanas al suelo. Aunque algunos de los fringílicos residentes sin duda obtienen algunos insectos de este estrato vegetativo, no hay una especie con adaptaciones similares entre los residentes de las sabanas de pino. Creo que no es la competencia que limita a estas especies sino la falta de un microhábitat – el crecimiento herbáceo que hay en la sabana de pino solamente cerca de áreas húmedas.

En la sabana, ninguna especie residente se parece a la Urraca Parda en morfología y comportamiento. Los pinos ofrecen poca comida y las otras plantas arbóreas están muy esparcidas para proveer sustancias adecuadas para estas grandes Urracas que se alimentan primordialmente en los árboles y arbustos. Las Urracas Pardas no puede obtener alimento en los densos zacatales y matorrales de la sabana y el campo abierto es generalmente bastante árido. Por lo tanto, esta especie probablemente no colonizará las sabanas de pino completamente, aun en ausencia de aves residentes.

Como la competencia puede ser importante entre especies superficialmente distintas y no importantes entre especies aparentemente similares, es difícil decir con seguridad cuales formas están verdaderamente “reemplazando” una de otra en los diferentes hábitats. La condición congénica es a menudo un criterio muy útil, pues a menudo indica una similitud de características adaptativas. Cinco géneros – *Buteo*, *Falco*, *Amazona*, *Amazilia* e *Icterus* – están representadas por diferentes especies en ambos tipos de hábitat. He discutido antes las interacciones competitivas posibles entre las especies de los primeros tres géneros. En adición a esas especies enlistados en las tablas 1 y 3, nosotros registramos frecuentemente a *Amazilia* Canela (*Amazilia rutila*), *Amazilia* Rabirroja (*A. tzacatl*) y al Chichiltote Capuchinegro (*Icterus prothemelas*) en el bosque latifoliado o en el borde del bosque cerca de las áreas de estudio.

No es improbable que la *Amazilia* Canela que, como varios residentes de la sabana, habita en regiones áridas semi-abiertas en la mayor parte de su rango, pudiera colonizar las sabanas de pino si la *Amazilia* Frentiazul estuviera ausente. La *Amazilia* Pechiblanca (*A. candida*) y la *Amazilia* Pechiazul (*A. amabilis*) no son probablemente colonizadores potenciales de los pinos, pero la competencia de ellos y del *Amazilia* Canela puede limitar la penetración de la *Amazilia* Frentiazul dentro de los matorrales latifoliados y los bordes del bosque lluvioso.

En la región de la sabana el Chichiltote Dorsiamarillo habita primordialmente los pinares, pero en las tierras altas de Nicaragua, habita diversas asociaciones vegetales, incluyendo bosques de pinos y latifoliados. En la sabana, observé a esta especie escudriñando en las grietas de las cortezas y alimentándose en el muérdago y en las bromelias en los pinos; también utilizó los robles, palmas y otros árboles latifoliados a lo largo de los arroyos y

matorrales. Aunque el mucho menor Chichiltote Capuchinegro es bastante común a lo largo del borde del bosque lluvioso, nunca observé a las dos especies juntas.

Si la competencia influye en mantener la separación ecológica entre estas dos especies, sospecho que limita la distribución local del Chichiltote Dorsiamarillo en vez del Chichiltote Capuchinegro. Nosotros no registramos en el noreste de Nicaragua al Chichiltote Coliamarillo, que es más parecido en tamaño y color al Chichiltote Dorsiamarillo que el Chichiltote Capuchinegro. Unos pocos Chichiltotes Norteños visitan la sabana de pino ocasionalmente en migración y en invierno, pero no observé ninguna señal de que estas especies influyeran en las actividades del Chichiltote Dorsiamarillo.

En resumen, creo que las adaptaciones particulares y los requerimientos de cada especie juega un papel más importante que la competencia interespecífica en prevenir la colonización exitosa de estos hábitats adyacentes, pero muy diferentes entre sí.

Dudo que muchas especies adaptadas a los pinares puedan colonizar el bosque lluvioso aun si escaseara esa avifauna residente y también dudo que muchas especies del bosque lluvioso puedan invadir exitosamente la sabana donde la escasa vegetación limita tanto el alimento como la cobertura. Sin embargo, la sabana de pino, a diferencia del bosque lluvioso, da la impresión de ser de un hábitat no saturado, uno que podría acomodar a otros tipos adaptativos así como poblaciones mas densas de algunas especies residentes. Consideraré estos puntos en la sección siguiente.

Bosque lluvioso –El hábitat del bosque lluvioso, con su gran y diversa avifauna (Tabla 3) requiere de un análisis algo diferente. La Tabla 4 muestra que, con raras excepciones, cada especie residente dentro de un nivel de bosque difiere claramente de otra especie en ese nivel en una o más características relevantes para la competencia - en tamaño del cuerpo, tamaño y/o forma del pico, método de alimentación, tipo de alimento consumido, o el microhábitat que ocupa frecuentemente.

Entre los residentes, registramos solamente dos pares de especies congénéricas (especies del mismo género) – dos colibríes, el Ermitaño Colilargo (*Phaethornis superciliosus*) y el Ermitaño Enano (*P. longuemareus*), y el Hormiguerito Café (*Myrmotherula fulviventris*) y el Hormiguerito Flanquiblanco (*M. axillaris*). Los dos colibríes difieren mucho en tamaño. Los dos hormigueros son bastante similares excepto en sus patrones de coloración, pero el Hormiguerito Flanquiblanco es un poco más pequeño, tiene un pico más delgado y parece moverse más rápidamente.

Las aves del ecológicamente complejo bosque lluvioso parecen reducir o evitar la competencia ínterespecífica por los mismos medios que observamos en la más simple sabana de pino - eso es, que cada especie residente difiere de las otras por distintos caracteres morfológicos y de comportamiento que disminuyen el traslape en su alimentación y otras actividades. Sin embargo, aun diferencias considerables en morfología y alimentación general no necesariamente implican poca o ninguna competencia. Willis (1966) y Morse (1967) mostraron, mediante estudios de campo, que las actividades alimenticias de especies marcadamente diferentes – el Trepador Pardo (*Dendrocincla fuliginosa*) y el Hormiguerito Ocelado (*Phaenostictus mcleannani*), *Sitta pusilla* y la *Dendroica pinus* – son competitivas y que la competencia puede influir fuertemente su conducta alimenticia. Dado que estas especies competidoras son morfológicamente desiguales y pertenecen a diferentes familias, uno no podría haber predicho la competencia a través de un examen de pieles de museo, por cálculos a través de medidas tomadas de “Birds of North and Middle América”o aun por observarlos casualmente en el campo. Ejemplos como estos imponen una medida de cautela

apropiada a cualquier conclusión acerca la competencia interespecífica entre especies desiguales.

El número de especies, 37 con por lo menos parte del territorio de cría dentro de los 10 acres del bosque lluvioso es mayor que el número correspondiente en los 25 acres de la sabana de pino. La cifra para el bosque lluvioso es también mayor que para cualquier área de tamaño comparable en una variedad de hábitats de la zona Templada de América del Norte, según se ha reportado en las *notas de campo de Audubon* (1966). En datos de 86 censos diferentes, todas las áreas que contenían más de 30 especies territoriales fueron más grandes, generalmente mucho más grandes, que 10 acres. Sin embargo, el número de machos por especie fue proporcionalmente mayor en las parcelas de zonas templadas que en el bosque lluvioso, y el número de especies fue proporcionalmente menor. Estos datos proveen un ejemplo adicional del bien conocido fenómeno de la diversidad tropical - más especies pero menos individuos de cada especie que en la zona templada - para lo cual muchos ecólogos de poblaciones y otros biólogos han propuesto explicaciones particulares o generales.

Klopfer y MacArthur (1960, 1961), que trataron específicamente con aves neotropicales, propusieron que (1) la estabilidad ambiental de los trópicos favorece patrones de comportamiento más estereotipados, lo cual resulta en nichos más pequeños y restringidos, y (2) esta estabilidad en la disponibilidad de recursos permite un mayor solapamiento de nichos, lo que facilita - o permite - la coexistencia de muchas especies muy similares y por lo tanto incrementa la diversidad. Ellos asumieron que los no paserines están más estereotipados en su conducta que los paserines y argumentaron que la proporción de individuos de no paserines a paserines se incrementa con el descenso en latitud, lo que apoya su hipótesis. Ellos también notaron que algunas especies congénicas tropicales que pueden alimentarse juntas difieren ligeramente en la longitud del pico y probablemente utilizan muchos de los mismos recursos alimenticios - un ejemplo del traslape de nicho. Winterbottom (1964), Simpson (1964) y Schoener (1965) discutieron estas sugerencias críticamente y las consideraré más adelante en relación a las poblaciones de sabana de pino.

Es difícil comparar la proporción de no paserines a paserines en el bosque lluvioso Nicaragüense con los datos de Klopfer y MacArthur porque sus cifras son para machos territoriales por especies en 100 acres. Considerando la desigual y la distribución local de muchas especies de bosque lluvioso, supongo que extrapolando los datos de censo de mi área de estudio de 10 acres multiplicando por 10 sería altamente engañoso y que el censo de 90 acres adicionales de hábitat similar indudablemente sumaría muchas especies, tanto de paserines como de no paserines, en abundancia irregular.

Considerando sólo los datos para los 10 acres, encontramos una alta proporción de no-paserines a paserines - cerca de 24 por ciento de los machos residentes eran no paserines. Sin embargo, más de la mitad de estos fueron colibríes, y si los excluimos, la proporción de no paserines a paserines es menos del 10 por ciento. Estos datos claramente no prueban la validez de la propuesta de Klopfer y MacArthur tratando con la relación de no-paserines a paserines. Además, sólo dos pares de especies congénicas residían en el área de estudio y uno no puede explicar con certeza el alto grado de diversidad en base a la existencia de grupos de especies similares con requerimientos traslapados que se reparten con precisión los recursos disponibles.

MacArthur et al (1966) censaron siete parcelas diferentes en Panamá incluyendo tanto bosque joven como bosque maduro. Fuera de un total combinado de más de 90 especies, sólo tres pares de especies congénicas mantienen territorios en una subparcela suficientemente grande para incluir 25 parejas de aves. En los tres pares - el Tucán Picoiris (*Ramphastos*

sulfuratus) y el Tucán Pechiamarillo Norteño (*R. swainsonii*); el Trepador Gorgianteado (*Xiphorhynchus guttatus*) y el Trepador Pinto (*X. lachrymosus*; y la Elaenia Copetona (*Elaenia flavogaster*) y *E. chiriquensis* - las especies difieren considerablemente en tamaño.

Skutch (1966) cuidadosamente censó las aves nidificantes de un área de 3.75 acres en Costa Rica durante tres años consecutivos. Del total de 38 especies que monitoreo por tres años, encontró sólo las siguientes formas congénicas: *Amazilia Pechiazul* y la *Amazilia Rabirrufa*, un nido de cada una en un año; Güis Chico (*Myiozetetes similis*) y Güis Cabecigrís (*M. Granadensis*), ambas con varios nidos en dos de los tres años; y la Tángara Capuchidorada (*Tangara larvata*) Tángara Dorada (*T. icterocephala*) Tángara Cabecicastaña (*T. gyrola*) y *T. chrysophrys*, dos o tres de las cuatro especies anidando cada año. Skutch censó un área parcialmente limpia, relativamente libre de depredadores que incluían árboles frutales plantados y un comedero surtido continuamente con bananas. Sus censos, como los de MacArthur et al (1966) indican que, en un área específica pequeña, la alta diversidad de especies no esta causada por grandes números de formas congénicas similares.

Visitantes – el gran número de visitantes registrados en el estudio Nicaragüense (Tabla 3) incluye un número de congénicos de las especies residentes así como otras formas similares. De una lista basada en especímenes recolectados en dicha área, uno podría dibujar aparentemente una razonable pero errónea conclusión de que el área mantiene un gran número de especies coexistentes muy similares como aves nidificantes.

En un área específica en cualquier época del año, los visitantes pudieron ser (1) aves no nidificantes – tanto inmaduros o adultos que han anidado o anidarán; o (2) aves nidificantes con territorios en otra área, pero con un amplio rango de movimiento, o que se asocian en bandadas mixtas de especies que pueden merodear ampliamente, siguiendo senderos de hormigas guerreras o alimentándose en árboles o arbustos que florecen y fructifican abundantemente, pero brevemente. (ver Willis, 1956, sobre la superabundancia de alimento de insectos expuesto por las hormigas guerreras).

Mi término de “residentes nidificante” puede ser un tanto impreciso y ambiguo, ya que los residentes de un área pueden ser visitantes en otra. Sin embargo, especies similares y potencialmente competidoras estrechas, aunque vivan en el mismo área geográfica, pueden tener sus territorios de nidificación tan espaciados y dispersos que hay poco traslape espacial entre ellos, excepto cuando estas especies explotan un alimento superabundante. El que dicho espaciamiento sea el resultado de la competencia activa y la agresión entre especies o por diferencias leves en preferencia de hábitat puede variar con las especies en cuestión. Dada la gran complejidad de la vegetación y la distribución desigual de microhábitats en un bosque lluvioso tropical, se esperaría que - en un grupo de especies similares - algunas podrían tener ventajas sobre otras sólo en ciertos microhábitats; otras especies serían menos especializadas; y una o unas pocas serían bastantes versátiles. Esto significa que algunas especies serán raras o locales, otras más abundantes en diferentes grados y tal vez una o unas pocas casi ubicuas. Tales patrones de distribución son particularmente frecuentes en los trópicos.

Pregunta 6

Considerando la composición de las especies de aves en ambos hábitat, ¿qué podemos inferir sobre la competencia, tamaño de nicho y traslape y división de recursos entre especies y entre individuos dentro de una especie?

Debido que el número de especies de aves residentes permanentes y de verano en la sabana es pequeño, debemos considerar la avifauna entera en vez de sólo las especies registradas en el área de estudio.

Incluso diferencias pequeñas en tamaño del cuerpo, en los apéndices que utilizan para obtener alimento o en comportamiento puede reducir o eliminar el traslape entre las aves en el uso de recursos críticos dentro de un ambiente compartido (ver Grant 1968, para una reciente revisión). Dadas tales diferencias "...puede haber tantas especies como proporciones de recursos que pueden registrarse de temporada a temporada" (MacArthur y Levins, 1964).

La Tabla 5 agrupa las aves nidificantes de la sabana de pino de acuerdo a sus hábitos alimenticios principales; he omitido al Zopilote Cabecirrojo, de amplio rango, y al errático Pinzón Amarillo (*Sicalis luteola*). Con la excepción de los Buteos y algunos de los fringílicos todas las especies en cada grupo son claramente distintas entre sí en base al tipo, tamaño o ubicación de su alimento o la manera en que lo obtiene. Con esta virtual ausencia del traslape de alimentación entre las aves residentes, la sabana de pino brinda un modelo de hábitat con un mínimo - quizás submínimo - número de especies representando diferentes tipos adaptativos.

De las 27 formas enlistadas, hay sólo tres pares de especies congénicas: El Gavilán Coliblanco (*Buteo albicaudatus*) y el Gavilán Colirrojo (*B. jamaicensis*); el Halcón Bigotudo (*Falco femoralis*) y el Cernícalo Americano (*Falco sparverius*); el Sabanero Rojizo (*Aimophila rufescens*) y el Sabanero Dorsilistado (*Aimophila botterii*). Los dos buteos son similares en tamaño y hábitos alimenticios. El Gavilán Coliblanco es mucho más abundante que el Gavilán Colirrojo. Stevenson y Meitzen (1946) caracterizaron al Gavilán Coliblanco en Texas como una especie que se alimenta oportunamente, frecuentemente en los bordes de los incendios de las praderas, alimentándose de insectos y toda clase de vertebrados pequeños, incluyendo frecuentemente al Zacatero Común y a *Colinus virginianus*. Obviamente la sabana Nicaragüense brinda las condiciones para alimentarse y los recursos alimenticios que el Gavilán Coliblanco explota exitosamente. El Gavilán Colirrojo se alimenta primordialmente de roedores, por lo menos en hábitats abiertos, pero los roedores y otros mamíferos son escasos en la sabana. La evidencia sugiere que el Gavilán Coliblanco está mejor adaptado al ambiente de la sabana Nicaragüense que el Gavilán Colirrojo, y la competencia entre los dos puede limitar su abundancia relativa.

Las dos especies del género *Falco* difieren considerablemente en tamaño. El Halcón Bigotudo pesa cerca de tres veces más que el Cernícalo Americano. La gran disparidad en tamaño es frecuente en casos de simpatria congénica en esta familia (Schoener, 1965) y estas dos especies probablemente compiten muy poco, si es que lo hacen del todo.

El Sabanero Rojizo (*Aimophila rufescens*) y Sabanero Dorsilistado (*A. botterii*) también difiere mucho en tamaño, y he considerado esta diferencia en relación con todos los seis fringílicos que se encuentran en la sabana de pino.

Dentro de un grupo intrafamiliar de especies relativamente similares – las medidas de peso corporal, longitud del ala y longitud del pico y profundidad, deberían indicar el tamaño corporal general, la extensión de actividad aérea y los hábitos alimenticios, respectivamente (Figura 11). La variación no concordante en estos caracteres morfológicos sugieren diferencias en las actividades alimenticias que podrían aminorar la competencia interespecífica, y las observaciones de campo apoyan esta idea: El Piquituerto Común es una especialista en su alimentación, el Verdecillo Cabecinegro y Sabanero Pechigrís parecen alimentarse primordialmente las semillas de *Hypolytrum* y *Andropogon*, respectivamente; el Sabanero Rojizo es mucho más grande y tienen unos hábitos de movimientos más amplios que el Sabanero Dorsilistado o el Sabanero Colicorto (*Ammodramus savannarum*). Los Sabaneros Dorsilistado y Colicorto difieren en tamaño, pero resultaron ser muy escurridizos para poder observar detalladamente su comportamiento alimenticio.

La Tabla 6 da medidas de los promedios de longitud alar, peso corporal y longitud del pico, para ambos sexos de un grupo de especies de la sabana de pino. Para cada grupo de mediciones, calculé la diferencia porcentual entre los promedios para machos y hembras dividiendo las cifras menores por las mayores y sustrayendo de 1 el cociente. Las diferencias porcentuales son generalmente pequeñas, excediendo en 10 por ciento en algunas dimensiones sólo en tres especies – el Carpintero Cremoso, el Chichiltote Dorsiamarillo y el Zacatero Común. El Chichiltote y el Zacatero pertenecen a la familia Icteridae, en la que los sexos frecuentemente muestran gran dimorfismo sexual en tamaño. En los carpinteros, el dimorfismo sexual en tamaño no es una regla pero las mediciones para varias poblaciones de Carpintero Cremoso dadas en Ridgway (1914) muestran que el macho Carpintero Cremoso es generalmente más grande que la hembra. De este modo, en estas tres especies, el dimorfismo de tamaño es consistente con la tendencia en otras poblaciones conespecíficas.

Tabla 5
Aves residentes de la sabana de pino agrupado de acuerdo a sus hábitos alimenticios

Especies	Hábitos
	Carnívoros
<i>Buteo albicaudatus</i>	Potencialmente competitivos
<i>Buteo jamaicensis</i>	
<i>Falco femoralis</i>	Grande, escaso; se alimenta de aves?
<i>Falco sparverius</i>	Pequeño, común; parcialmente insectívoro
<i>Polyborus cheriway</i>	Carroñero
<i>Bubo virginianus</i>	Grande, nocturno; raro
	Insectívoros
<i>Chordeiles minor</i>	Alto vuelo, semi-nocturno se alimenta en vuelo
<i>Caprimulgus maculicaudus</i>	Bajo vuelo, se alimenta en vuelo
<i>Amazilia cyanocephala</i>	Toma pequeños artrópodos, también es nectarívoro
<i>Dendrocopos scalaris</i>	Se alimenta en árboles, perforando, explorando, recabando
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	Cazamoscas en el bosque de pino
<i>Muscivora tyrannus</i>	Cazamoscas en la sabana de pastos
<i>Cistothorus platenses</i>	Restringido a los pantanos
<i>Dendroica graciae</i>	Mayormente restringido al follaje y pequeñas ramas
<i>Icterus chrysater</i>	Ictero Arbóreo
<i>Sturnella magna</i>	Ictero terrestre
	Omnívoros
	(semilleros y/o frugívoros, insectívoros)
<i>Colinus nigrogularis</i>	Terrestre, rasca un poco, moderadamente grande
<i>Columba minuta</i>	Terrestre, rebuscador del suelo, pequeño
<i>Sialia sialis</i>	Arbórea-terrestre; pico delgado usado para agarrar
<i>Piranga flava</i>	Arbórea; pico pesado usado para agarrar y cortar
	Frugívoros-Herbívoros
<i>Ara macao</i>	No se alimentan en la Sabana de pino
<i>Amazona ochrocephala</i>	No se alimentan en la Sabana de pino
	Granívoros
<i>Carduelis notata</i>	
<i>Loxia curvirostra</i>	
<i>Ammodramus savannarum</i>	Todos fringílicos; ver figura 10
<i>Aimophila rufescens</i>	
<i>Aimophila botteri</i>	
<i>Spizella passerina</i>	

En la mayoría de las especies de la sabana, la baja diferencia porcentual entre los sexos en la longitud del culmen es notable y es generalmente menor que la mostrada en la longitud de ala y peso corporal. Sólo en las tres especies más dimórficas esta diferencia excede el seis por ciento. Schoener (1965) sugirió que una relación entre la longitud del pico mayor al menor de 1.14 o más indica una reducción de la competencia interespecífica a través de la partición de recursos alimenticios entre las formas con picos mayores y menores. Presumiblemente, tales diferencias en tamaño de pico entre machos y hembras de la misma especie también disminuiría la competencia alimenticia entre ellos.

Entre los residentes de la sabana de pino sólo el Carpintero Cremoso muestra una relación de longitud del pico entre los sexos tan grande como 1.14. En el Chichiltote Dorsiamarillo la relación es 1.07 y en el Zacatero Común es de 1.08. Esto sugiere una reducción en la competencia entre los sexos en el carpintero, pero yo tengo muy pocas observaciones de esta especie escasa para evaluar esta posibilidad. En las otras especies de la sabana, la falta de una diferencia intraespecífica “significativa” en longitud del pico entre los sexos sugiere que machos y hembras estarían utilizando esencialmente los mismo recursos alimenticios. Si hay un nivel significativo de competencia entre los sexos, podría ser en parte responsable por las bajas densidades de individuos en la sabana.

La escasez de formas congénicas y la poca competencia aparente entre las especies residentes sugiere una avifauna aislada y la sabana como una isla ecológica. Comparando con los pinares montanos de Honduras y Nicaragua, la sabana de tierras bajas tiene una mejor precipitación anual y una temperatura media mayor, con los extremos bajos mucho mayores. Esperábamos que fuera más productivo y que mantuviera más especies de aves, como es el caso de las áreas de tierras bajas contra las de tierras altas de bosque latifoliado tropical (Orians, 1969). No obstante, un número de especies arbóreas residentes en el bosque de pino montañoso de Honduras y/o Nicaragua están ausentes en los pinares de tierras bajas: el Gavilán Pajarero (*Accipiter chionogaster*), Trogón de Montaña (*Trogon mexicanus*), Carpintero Norteño (*Colaptes auratus*), Carpintero Serranero (*Dendrocopos villosus*), Trepador Gigante (*Xiphocolaptes promeropirhynchus*), Pibí Mayor (*Contopus pertinax*), Urraca de los Pinares (*Cyanocitta stelleri*), Agateador Americano (*Certhia familiaris*), Vireo de Anteojos (*Vireo solitarius*), Reinita Olivácea (*Peucedramus taeniatus*) y Candelita Aliblanca (*Myioborus pictus*). Por otro lado, ninguna de las especies arbóreas y visitantes de la sabana de pino de tierras bajas están ausentes de los pinares montanos, excepto el Halcón Bigotudo, el Loro Nuquiamarillo y el Cazamoscas Rojo.

En varias instancias, la avifauna de la sabana incluye contrapartes cercanas de especies montanas y la exclusión competitiva puede explicar la ausencia de al menos algunas de estas de las tierras bajas, pero para algunas especies esto no es evidente. En cualquier caso, el hábitat de pino montano claramente incluye más especies de aves que los pinares de tierras bajas. Algunas de las especies exclusivamente montanas posiblemente invadieron la sabana en ocasiones y fallaron en establecerse, pero resulta difícil ver por qué algunas de dichas invasiones -si ocurrieron- no fueron exitosas. Es también difícil entender por qué algunos de los residentes de la sabana no son más abundantes. Por ejemplo, rebuscar entre la corteza esta prácticamente sin explotarse, excepto por la Reinita Pinera (*Dendroica graciae*) en las ramas más pequeñas y altas y en algún grado por la Reinita Gorgiamarilla (*Dendroica dominica*). Aparte de estas reinitas, el bosque montano también incluye al gran Trepador Gigante y al pequeño Agateador Americano (*Certhia familiaris*) ambos rebuscadores de la corteza y ambos ausentes de los pinares de tierras bajas. Ningún trepatronco penetra jamás a la sabana desde el bosque latifoliado.

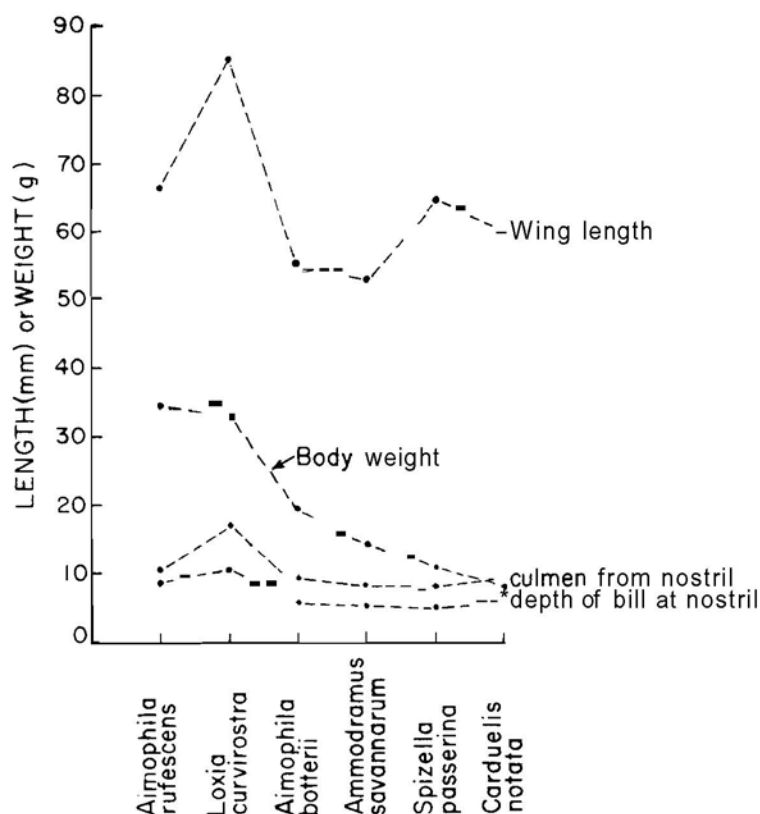


Figura 11. Peso corporal y medida de Fringílicos de la sabana de pino, ordenados por peso corporal decreciente.

El Carpintero Cremoso es el único carpintero residente en la sabana de pino y muchas otras poblaciones de esta especie de amplia distribución no habitan en el bosque de coníferas. Esta forma de pico pequeño rebusca y descascara la corteza de pequeñas ramas; también perforan en la manera típica de los carpinteros y rebuscan en las bases secas de las bromelias. Esto es inexplicablemente escaso; yo estimé una densidad máxima de menos de un par por cada 100 acres, y Monroe (1968) no encontró ningún Carpintero Cremoso en la porción hondureña de la sabana.

El caso de Cazamoscas Rojo es similar. Esta especie no habita en los pinares en gran parte de su rango y no es abundante en la sabana. Sin embargo es el único tiránido pequeño residente en los pinos de tierras bajas – el más grande, la Tijereta Sabanera (*Muscivora tyrannus*) es primordialmente un ave de sabana de zacatales.

El Piquituerto Común no tiene competidor vertebrado de ninguna clase para las semillas de pino, todavía este Piquituerto es muy raro. Nosotros recolectamos seis especímenes y vimos otras en sólo dos ocasiones a pesar de que realizamos una búsqueda intensiva.

Cuando una isla está habitada por las mismas pero menos especies de aves del as encontradas en tierra firme, la disminuida competencia interespecífica puede permitir a las poblaciones aisladas expandir las dimensiones de sus nichos más allá de su contraparte en tierra firme. Estoy familiarizado con los hábitos de muchas especies de la sabana de pino en otras partes de su rango de “tierra firme” y he buscado indicaciones de expansión de nichos en el aparentemente no saturado medio ambiente de la sabana. Uno puede considerar la

presencia de la típica especie que “no es de pino” tales como el Carpintero Cremoso y Cazamoscas Rojo como ejemplos de expansión de nicho, pero dentro de la sabana de pino sus actividades parecen la misma como la de cualquier otro hábitat abierto. No detecté ninguna diferencia notable en la ecología de otras especies, y si alguno las ha desarrollado, son ciertamente inconspicuas.

También he buscando evidencia de estrechamiento de nicho en esta sabana tropical que permitiera la coexistencia de más especies de morfología y hábitos similares y de nuevo no encuentro ningún ejemplo bien delineado. Un caso posible de nicho limitado, la aparente dependencia del Verdecillo Cabecinegro de las semillas de *Hypolytrum*, parece más un ejemplo del simple uso de uno de los pocos alimentos abundantes en un hábitat generalmente empobrecido que el de partición de recursos en respuesta a la competencia. Me parece que la composición de la avifauna en la sabana resulta más un accidente histórico que por la competencia contemporánea directa, un punto que desarrollaré más tarde.

Pregunta 7

¿Como difieren las proporciones de no paserines a paserines y de suboscines a oscines en los dos hábitats y como puede uno interpretar las diferencias?

Como se mencionó anteriormente, Klopfer y MacArthur (1960) sugirieron que la mayor estabilidad ambiental en los trópicos favorece patrones de conductas más estereotipados, y esto da como resultado nichos más pequeños y restringidos que a su vez lleva a tener menos individuos de cada especie “estereotipada” en un área dada. Por otro lado, las aves con menos conducta estereotipada tendrían nichos mayores y una mayor habilidad de compartir recursos más variados y esto, a su vez, llevaría a tener más individuos de cada especie en una determinada área.

Aunque no lo declaran explícitamente, Klopfer y MacArthur insinúan que tamaños de nichos menores también permiten que un área particular sea habitada por un número mayor de especies diferentes. Posteriormente Klopfer (1962:84) hizo esta sugerencia. Para apoyar esta hipótesis, trataron de mostrar que la conducta de una proporción alta de especies tropicales es más estereotipada y que estas especies tienen nichos más pequeños que las de zonas templadas. Los autores propusieron que los no paserines que no eran acuáticos, por ser filogenéticamente más viejos que los paserines, deberían tener una “capacidad nerviosa central” más limitada que los paserines. Esto debería reducir su habilidad de modificar su conducta en respuesta a condiciones ambientales cambiantes resultando en nichos más restringidos. La conducta de los filogenéticamente más jóvenes paserines debería ser menos estereotipada, resultando en nichos más amplios y una mayor abundancia de individuos en ambientes inestables.

Klopfer y MacArthur propusieron además que un incremento en la proporción de individuos no paserines a paserines - no necesariamente especies - de áreas templadas a tropicales apoyaría su hipótesis sobre la tendencia de que más aves tengan nichos menores y más restringidos en los trópicos. Seleccionaron 45 censos de aves nidificantes, tomados en una variedad de hábitats desde el norte de Canadá hasta el Sur de México, y presentaron los datos como el número de machos territoriales en 100 acres por especie para ambos paserines y no paserines. Utilizaron estas cifras para calcular para cada área la relación de paserines a no paserines, y el porcentaje de individuos que son no paserines. Los autores interpretaron las cifras mostrando un incremento en la proporción de no paserines a paserines de Norte a Sur, apoyando de este modo su hipótesis.

Las cifras varían mucho de un área a otra y resulta difícil distinguir tendencias claras aún cuando se representaron aritméticamente en un gráfico. Únicamente las 8 últimas áreas censadas son definitivamente tropicales y tres son hábitats de pradera. Ahí si parece que hay una tendencia hacia un incremento en el “porcentaje de individuos no paserines de Norte a Sur” y un descenso en el número de paserines machos territoriales por 100 acres por especie (Klopfer y MacArthur, 1960:295). Sin embargo, yo no puedo encontrar una evidencia clara hacia un incremento regular en latitudes tropicales en el número de machos territoriales no paserines por 100 acres por especie. Esto significa que el incremento en la proporción de no paserines a paserines proviene de una disminución en la densidad de individuos de especies paserines y no de un incremento en la densidad de no paserines. Por consiguiente la siguiente cadena de deducciones no se apoya en las cifras que presenta el autor: (1) en un ambiente (tropical) más estable se encuentra una mayor proporción de no paserines a paserines; (2) esto se debe a que los no paserines tienen nichos más restringidos; (3) esto a su vez permite que en un área dada habiten más especies de no paserines; (4) lo que a su vez resulta en una mayor diversidad de especies en los trópicos. Klopfer y MacArthur (1960) rechazaron la posibilidad de que los paserines tropicales tengan una conducta más estereotipada y en consecuencia nichos más pequeños que las especies no tropicales, en contra del argumento que los paserines como grupo tengan una organización mayor de su sistema nervioso central y por lo tanto su conducta sea más flexible.

Aun si censos futuros en áreas neotropicales muestran más machos territoriales no paserines por 100 acres por especie que en zonas templadas, yo sugiero que este tipo de censo no ofrece una prueba apropiada de la hipótesis de Klopfer y MacArthur. En las alrededor de 15 familias de paserines no acuáticos encontradas en la región Neártica, casi todas las especies son grandes o más grandes que la mayoría de los paserines. Las únicas excepciones importantes son los colibríes y los vencejos (Apodiformes), y especialmente los colibríes (Trochilidae). Dado que aves grandes que no viven en colonias generalmente necesitan territorios amplios, uno podría esperar menos individuos de no paserines que de paserines en un área de 100 acres, independientemente del tamaño del nicho. En los Neotrópicos, la abundancia de colibríes suele incrementar dramáticamente el número de especies no paserines y de individuos por 100 acres. Los colibríes están adaptados sobre todo a condiciones tropicales y representan la única familia de no paserines en que la mayoría de las especies son más pequeñas que la mayoría de los paserines.

Los no paserines grandes que no son rapaces son también más abundantes y diversos en los trópicos, estas puede ser un resultado directo de la mayor abundancia y diversidad de los tipos de presa (una parte del fenómeno que necesita explicarse) más que una indicación de la presencia de más nichos restringidos. De esa manera, aparte de la suposición altamente cuestionable sobre la conducta más estereotipada de los no paserines sobre los paserines, yo siento que las comparaciones toscas de los datos de censos de diferentes hábitats, sin considerar la composición de la avifauna en más detalle, no tienen mucho significado.

Comparación de la Sabana de pino en Georgia y Nicaragua – sugiero que una pregunta ecológica con sentido sería: ¿Son los individuos de especies de aves, particularmente paserines, menos abundantes en los hábitats tropicales que los individuos de especies *similares* en zonas templadas *comparables* y si es así, por qué?

He hecho dicha comparación utilizando datos de la sabana de pino Nicaragüense y de hábitats similares en zonas de clima templado donde el clima es menos estable.

Aunque no censé ni una sola área mayor de 25 acres en la sabana de pino, me siento seguro en estimar las poblaciones de aves que probablemente se encuentran en una muestra de 100 acres, basándome en varios censos de 25 acres y en todas mis observaciones. En la Tabla 7 he comparado los datos de mis censos con los de Norris (1951) extrapolando sus datos para los 100 acres del bosque de pino de Georgia, y excluyendo aquellas parejas que dependieron completamente de parches de vegetación latifoliada.

Las dos áreas tienen una especie, cinco géneros adicionales y dos formas más confamiliares en común. La lista de las especies de aves muestra que mi parcela de estudio en Nicaragua es un tanto más abierta en aspecto que la parcela de Norris en Georgia. No obstante, ambas áreas mantienen el mismo número de especies – 15. El mayor número de especies no paserines en el área tropical resulta de la inclusión de dos especies de campo abierto, el Cernícalo Americano y el Añapero Zumbón, comunes en ambas regiones geográficas, pero no presentes en la parcela de Georgia, y un colibrí que se alimenta de muérdago florecido y bromelias que no existen en los pinos de Georgia.

El número total de machos territoriales por 100 acres por especie es mucho más alto en la parcela de la zona templada tanto para los no paserines como para los paserines. Esto es particularmente llamativo en los paserines excepto para el Celeste Oriental, que prefiere ambientes más abiertos. La mayor relación de no-paserines a paserines en el área tropical se debe a la baja densidad de paserines individuales por especie y no a un incremento en la densidad de no paserines. Después de dar un cierto margen por las diferencias menores entre los hábitats, los datos muestran que, aun cuando el número de especies es aproximadamente el mismo, la densidad de individuos por especie es por regla general mucho mayor en la parcela de la zona templada que en el de la zona tropical. Este aspecto fundamental del fenómeno de diversidad tropical vale la pena considerarlo en detalle.

A pesar de mi crítica a Klopfer y MacArthur (1960) concuerdo con una de sus propuestas principales – que las aves tienden a tener nichos más estrechos en los trópicos que en las regiones de clima templado, resultando en densidades más bajas de individuos en los trópicos que en las regiones de clima templado, pero sin importar si las aves son no paserines o paserines.

De las especies enlistadas para la sabana de pino Nicaragüense, casi todas están estrictamente confinadas a ese hábitat en todas las temporadas. Pocas, si es que hay alguna, de las aves enlistadas para los pinares de Georgia están tan restringidas. Una comparación de formas congénicas estrechamente relacionadas, comunes a ambas áreas, lo muestra claramente. *Colinus virginianus*, en Georgia usa más hábitats variados que la Codorniz Gorginegra (*Colinus nigrogularis*) en Nicaragua; lo mismo es verdad entre *Dendrocopos pubescens* y el Carpintero Cremoso, Tángara Veranera (*Piranga rubra*) y la Tángara Rojiza. Incluso especies características de los pinos de clima templado, como *Dendroica pinus* y *Aimophila aestivalis* con frecuencia merodean por otros hábitats, especialmente en invierno (Bent, 1953, Weston, 1965, 1968). Muchas de las especies de Georgia son migratorias y utilizan hábitats diferentes en invierno. En la lista Nicaragüense, sólo la Añapero Zumbón es migratorio. En resumen, la evidencia muestra de las aves que viven en los pinares de climas templados están mucho menos restringidas a este hábitat que sus contrapartes tropicales. Esto significa que las aves de climas templados tienen nichos más amplios en algún aspecto. Teniendo un nicho más amplio - y la habilidad que esto acarrea de usar una amplia variedad de recursos disponibles- no necesariamente permite a una especie tener una densidad poblacional elevada si se encuentra confinada a un hábitat donde el espectro de los recursos es estrecho y cuantitativamente limitado. No tenemos medidas de la variedad y abundancia de

los recursos disponibles para las aves en las dos áreas de pino, pero se supone que los recursos son mayores en el área de clima templado, por lo menos en primavera y verano, en vista del hecho de que el número de aves en reproducción es cinco veces mayor que en los pinares tropicales. Sin embargo, dudo que los pinares de Georgia puedan mantener una población de invierno igual a la que mantienen en las estaciones cálidas.

Norris no censó su área en invierno, pero las dos especies más abundantes, *Dendroica pinus* y *Aimophila aestivalis* forman bandadas en invierno y merodean por otros hábitats, y otras tres especies nidificantes abundantes – el Güis Migrador (*Myiarchus crinitus*), el Pibí Oriental (*Contopus virens*) y la Tángara Veranera (*Piranga rubra*) – migran hacia ambientes tropicales sin coníferas.

Davenport (1964, 1965, 1966) censó su área de pinares en Georgia en invierno y encontró que cerca de la mitad de un promedio de 20 especies nidificantes emigraron, y el número de individuos de especies residentes permanentes fue mucho menor en invierno que en verano. Incluso una afluencia de migratorios invernantes no elevaron el número de individuos de todas las especies al nivel encontrado durante el verano. Claramente, los habitantes de los pinares en la zona de clima templado utilizan su capacidad para explotar nichos más amplios para ocupar otros hábitats cuando los cambios estacionales lo vuelven ventajoso.

En contraste, las poblaciones de aves en la sabana Nicaragüense cambian muy poco a través del año. En Agosto las aves jóvenes incrementan el número de individuos de residentes permanentes y en invierno llegan algunas migratorias de América del Norte. Estas compiten sólo parcialmente o nunca con las residentes. Sin embargo, los residentes permanentes no parece que cambien las dimensiones de su nicho con las estaciones y muchos parece que se mantienen en parejas y mantener los mismos rangos de habitación (home ranges) a través del año. En un hábitat tan empobrecido como el de la sabana de pino, esto conlleva inevitablemente a un amplio espaciamiento y a la baja densidad de individuos. Uno podría proponer que el ambiente en la sabana de pino Nicaragüense con sus temporadas húmedas y secas y frecuentes incendios es prácticamente tan inestable y riguroso como el ambiente en las áreas de Georgia y que esta inestabilidad causa una baja densidad poblacional. Sin embargo la temporada seca es solo relativamente seca, normalmente llueve algo, así como riachuelos y charcas permanentes. Los incendios también son característicos de los pinares de climas templados, incluyendo el área de estudio de Norris en Georgia. Las quemadas periódicas son una técnica de manejo para incrementar las poblaciones de codornices y, de paso, la de los Zacateros Comunes y algunos sabaneros (*Aimophila*). De hecho en el hábitat donde hay incendios éstos son frecuentes y naturales, la quema periódica no es un desastre y hasta puede ayudar a mantener o incrementar las poblaciones de aves, incluyendo especies que anidan en el suelo (Komarek, 1966; Lawrence 1966; Stoddard, 1932). Por lo tanto, es poco probable que el estrés de los incendios en la sabana Nicaragüense sea equivalente al estrés climático de las zonas templadas.

Siendo así, en dos hábitats muy similares, el que tiene un clima tropical regular mantiene una población de aves más dispersa que el que tiene un clima templado más variable. Atribuyo gran parte de esta diferencia al uso de nichos más amplios en temporadas diferentes por las especies de zona de clima templado. En las regiones norteñas de clima templado que solamente han sido habitada por la avifauna presente en los últimos miles de años, la selección favoreció naturalmente a las especies de nicho amplio que se pudieron adaptar a cambios temporales marcados.

TABLA 6
Dimorfismo sexual en tamaño en algunas residentes de la sabana de pino.

Especie	sexo	No	x longitud Alar	Porcentaje diferencia	No.	x cuerpo peso	Porcentaje diferencia	No	x culmen a nares	Porcentaje diferencia
<i>Falco sparverius</i>	M	13	166.8	3.5	7	73.9	9.2	13	10.15	4.25
	F	11	172.8		5	81.3		11	10.6	
<i>Colinus nigrogularis</i>	M	8	89.0	<1	3	113.5	5.6	8	8.26	<1
	F	4	90.7		1	120.7		4	8.22	
<i>Amazilia cyanocephala</i>	M	8	56.8	3.7	3	(4.5,4.9,6.4)		9	16.7	2.9
	F	9	54.7	0				8	17.2	
<i>Dendrocopos scalaris</i>	M	3	85.7	1.9	3	26.1	5.4	3	14.6	12.4
	F	9	84.1	8		24.7		6	12.8	
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	M	13	71.0	3.8	7	14.3	<1	13	9.84	0
	F	11	68.3		4	14.5		10	9.85	
<i>Sialia sialis</i>	M	17	95.7	2.3	11	29.5	2.4	17	9.5	0
	F	14	93.5		11	30.2		14	9.5	
<i>Dendroica graciae</i>	M	10	57.5	4.0	3	7.9	1.3	10	7.44	1.8
	F	6	55.2		2	7.8		6	7.58	
<i>Icterus chrysater</i>	M	4	104.2	10.4	2	60.2	13.4	4	17.3	6.65
	F	5	93.4		2	52.15		4	16.15	
<i>Sturnella magna</i>	M	11	96.0	9.0	6	82.15	24	11	19.9	7.6
	F	9	87.4		5	62.9	9	18.4		

TABLA 6 (CONTINUACION)

Especie	sexo	No	x longitud Alar	Porcentaje diferencia	No.	x cuerpo peso	Porcentaje diferencia	No	x culmen a nares	Porcentaje diferencia
<i>Piranga flava</i>	M	10	88.4	2.4	4	34.45	5	12	13.23	< 1
	F	7	86.3		1	32.8		6	13.35	
<i>Carduelis notata</i>	M	10	62.4	4.6	9	10.6	2.8	10	10.6	3.8
	F	5	59.5	6		10.3	5	10.2		
<i>Loxia curvirostra</i>	M	3	86.7	3.4	0	-	-	3	17.2	1.2
	F	3	83.8		3	33.3		3	17.0	
<i>Ammodramus savannarum</i>	M	3	54.1	3.4	3	15.3	5.9	3	7.3	4.0
	F	1	52.3	1		14.4	1	7.6		
<i>Aimophila rufescens</i>	M	11	68.9	7.0	7	35.8	8.7	10	10.7	1.0
	F	7	64.1	2		32.7		7	10.8	
<i>A. botterii</i>	M	8	55.3	1.1	3	19.5	-	8	8.3	3.6
	F	2	54.7		0	-		2	8.0	
<i>Spizella passerina</i>	M	8	65.9	4.4	6	11.6	4.3	8	7.35	5.2
	F	8	63.0		9	11.1	10	6.97		

Todas los pesos están en gramos (g); las medidas en milímetros (mm).

La especialización a un ambiente de pinares implica un estrechamiento en las dimensiones de nicho. En las regiones tropicales, donde las presiones selectivas para el mantenimiento de nichos amplios son leves y contrarrestadas por la competencia con especies residentes establecidas en el bosque latifoliado, este estrechamiento puede alcanzar extremos. Esto puede haber ocurrido en la sabana de pino tropical, donde muchas especies parecen ser de derivaciones norteaña. Si bien esta especialización de nichos estrechos puede haber reducido los números de individuos, no ha llevado a una mayor diversidad de especies; esto requiere más nichos.

Slud (1960) señaló que la relación de suboscines a oscines paserines se incrementa de Norteamérica a través de Centroamérica a los bosques ecuatoriales de la Suramérica. Su interpretación es que los suboscines evolucionaron en conjunto con los bosques tropicales húmedos de tierras bajas y son más numerosos y diversos que los oscines en dichas asociaciones, pero disminuyen hacia el norte a medida que ese hábitat disminuye en extensión y complejidad. La relación de suboscines a oscines también baja en hábitats abiertos y más secos, aun en regiones ecuatoriales, lo que sugiere que los oscines en general pueden estar mejor adaptados a dichos ambientes. Este fenómeno puede estar ligado al hecho que los suboscines son casi completamente insectívoros o frugívoros o ambos mientras que los oscines incluyen muchos tipos que se alimentan de semillas secas y duras. En las áreas de estudio Nicaragüense, los suboscines comprenden la mayoría de los paserines de bosque lluvioso, pero no había suboscines en las áreas de sabana de pino 1 y 2; la única especie de suboscines que reside permanentemente en la sabana no mixta es la Tijereta Sabanera y el Cazamoscas Rojo y como señaló Orians (1969), los cazamoscas (Tyrannidae) son la familia de suboscines más exitosa en los ambientes de clima templado. La sabana incluye seis o siete especies de residentes permanentes de fringílidos (incluyendo al Pinzón Amarillo), pero en la zona más rica de bosque lluvioso nosotros sólo registramos cinco especies de fringílidos, de las que únicamente el Piquigrueso Carinegro y el Pinzón Piquinaranja invirtieron mucho tiempo en el interior del bosque en comparación con el borde del bosque. Como los hábitats más secos y abiertos generalmente incluyen muchas plantas con semillas sin una cubierta externa comestible, dichos hábitats previsiblemente albergan más especies que descascaran o rajan semillas –por lo general oscines –que los bosques húmedos.

Pregunta 8

¿Cuál es el efecto ecológico de las aves migratorias invernantes norteamericanas en las residentes en ambos hábitats?

La influencia de las migratorias norteamericanas en la avifauna residente de las áreas de estudios Nicaragüense parece ser insignificante con la excepción extraordinaria de la Reinita Gorgiamarilla que discutiré más adelante.

Registramos 15 especies migratorias de Norteamérica en el área de bosque lluvioso (Tabla 3) – una especie de cada una en las familias Tyrannidae (asumiendo que *Contopus sp.* es migratorio) Mimidae, Turdidae, Vireonidae, Icteridae, Thraupidae, y nueve especies en la familia Parulidae. Aparte del Maullador Grís (*Dumetella carolinensis*), la Tángara Veranera (*Piranga rubra*), la Reinita Colifajeada (*Dendroica magnolia*) y la Reinita Flanquicastaña (*Dendroica pensylvanica*), las migratorias parecen ser únicamente visitantes casuales. El Maullador Grís, un ave que habita los matorrales, es el único mímido presente en Nicaragua. La Tángara Veranera y la Reinita Flanquicastaña por regla general están en

TABLA 7
Comparación de las poblaciones de aves de Pinares

<i>Georgia*</i>		<i>Nicaragua</i>	
<i>Especies</i>	<i>machos territoriales (parejas) en 100 acres</i>	<i>Especies</i>	<i>machos territoriales (parejas) en 100 acres</i>
No-Passerines			
<i>Colinus virginianus</i>	5.8	<i>Falco sparverius</i>	0.25
		<i>Colinus nigrogularis</i>	3.0
		<i>Chordeiles minor</i>	1.0
		<i>Amazilia cyanocephala</i>	3.0
<i>Centurus carolinus</i>	1.2		
<i>Dendrocopos pubescens</i>	<u>4.7</u>	<i>Dendrocopos scalaris</i>	<u>0.25</u>
Total	11.7		7.50
Passerines			
<i>Myiarchus crinitus</i>	14.0	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	0.5
<i>Contopus virens</i>	21.0	<i>Muscivora tyrannus</i>	0.25
<i>Cyanocitta cristata</i>	11.6		
<i>Parus carolinensis</i>	2.3		
<i>Parus bicolor</i>	4.7		
<i>Sitta pusilla</i>	9.3		
<i>Sialia sialis</i>	2.3	<i>Sialia sialis</i>	4.0
<i>Poliopitila caerulea</i>	2.3		
<i>Vireo flavifrons</i>	2.3		
<i>Dendroica pinus</i>	30.3	<i>Dendroica graciae</i>	10.0
<i>Piranga rubra</i>	10.5	<i>Piranga flava</i>	6.0
		<i>Icterus chrysater</i>	0.25
		<i>Sturnella magna</i>	5.0
		<i>Carduelis notata</i>	2.0
<i>Aimophila aestivalis</i>	<u>69.9</u>	<i>Aimophila rufescens</i>	5.0
		<i>Spizella passerina</i>	<u>1.0</u>
Total	180.5		34.00
Abundancia media; machos territoriales por 100 acres por especies			
No - paserines (n-p)	3.9		1.5
Paserines (p)	15.0		3.4
p/n-p	3.8		2.3

*Datos tomados de Norris, 1951.

los estratos más altos del bosque; la Reinita Colifajeada puede encontrarse en todos los estratos, pero normalmente está a menos de 20 pies del suelo. Como la mayoría de las especies residentes se alimentan en los niveles más bajos, uno se esperaría que estas reinitas encontrarían conflictos severos con las residentes, y sin embargo era la especie migratorias Norteamericana más abundante.

Ninguna de las migratorias fue numerosa; rara vez observamos hasta tres individuos en un censo en la parcela de 10 acres. Nunca observé agresión alguna entre las migratorias y las residentes y de esta evidencia negativa deduzco que la competencia entre ellas es poco importante. Willis (1966) en un estudio de interacciones entre paserines migratorios y

especies hormigueras residentes en el bosque lluvioso en la isla Barro Colorado, Panamá concluyó que las migratorias no restringen a las residentes; más bien las residentes restringen a las migratorias en el uso de alimento que es superabundante esporádicamente.

En la sabana de pino, registramos sólo cinco especies de residentes invernales (Tabla 1). El Carpintero Chupador (*Sphyrapicus varius*) era escaso y nunca lo observamos interactuando con otros carpinteros. Este Carpintero también merodeaba por el bosque latifoliado y con su habilidad de alimentarse de savia y cámbium, probablemente no compite significativamente con los residentes permanentes. Registramos a la Golondrina Bicolor (*Iridoprocne bicolor*) únicamente en un año, este alimentador aéreo no tuvo competidores en la sabana en invierno.

Tres especies de reinitas están presentes en el invierno además de la residente permanente Reinita Pinera. La Reinita Coronirrufa (*Dendroica palmarum*) es una especie que se alimenta en el suelo, es escaso; la Reinita Rabiamarilla (*D. coronata*) es común, pero en esta región es primordialmente un “cazamoscas” en niveles medios y bajos, así como una especie que se alimenta en arbustos y algunas veces en el piso. Ninguna de estas reinitas parecen competir con la Reinita Pinera. La Reinita Gorgiamarilla, sin embargo se alimenta en árboles a los mismos niveles que la Reinita Pinera, las dos especies muestran patrones de colores bastantes similares. Aunque la Reinita Gorgiamarilla invierte en el bosques no coníferos en la vertiente del Pacífico de Nicaragua, no la observamos fuera de la sabana de pino en la vertiente Caribeña y Russell (1964) la consideró común en los pinares de la Honduras Británica (= Belice).

En la sabana Nicaragüense la Reinita Gorgiamarilla llega por lo menos a mediados de Agosto y estuvo presente hasta finales de marzo de 1966, pero no a mediados de Abril de 1967. La Reinita Gorgiamarilla y la Reinita Pinera a menudo forrajean en la misma área general o en el mismo árbol. De hecho, encontramos las dos especies juntas tantas veces que la mera coincidencia parece improbable. La Reinita Pinera a menudo atacó a la más grande Reinita Gorgiamarilla pero no viceversa; la Reinita Gorgiamarilla generalmente se retiraba sólo tan lejos como era necesario para evitar ataques adicionales y reanudaba su búsqueda de alimento.

Las dos son competidoras potenciales, pero diferencias bien marcadas en morfología y comportamiento alimenticio probablemente explican su coexistencia exitosa durante al menos ocho meses del año. La Reinita Gorgiamarilla es más grande y tiene un pico más largo que la Reinita Pinera. Tres especímenes de Reinita Gorgiamarilla colectadas en la sabana Nicaragüense tuvieron una longitud de ala media de 64.7 mm, cerca de 8 mm más que la media para la población de la sabana de la Reinita Pinera (tabla 5). Midiendo sólo los especímenes recolectados en la sabana Nicaragüense, la media de la longitud del culmen - nares de las tres Reinita Gorgiamarilla fue de 9.6 mm y la media para las 16 Reinita Pinera fue de 7.5 mm, dando una relación de 1.28 bien por encima de la relación 1.14 indicada por Schoener (1965) como la relación mínima indicativa de división de recursos alimenticios por sus tamaños o dimensiones.

Hay un cierto traslape en los patrones de alimentación, ya que ambas especies trabajaron sobre las ramas y el follaje de los pinos e hicieron algo de captura de insectos al vuelo; también hubieron diferencias bien marcadas. La mayoría del tiempo, la Reinita Pinera se movió fuera de troncos de los árboles a lo largo de la parte superior de las ramas pequeñas de árboles más grandes, tomando alimento de la corteza y después escarbando en las bases de las acículas. Generalmente se alimentó en ramas que no excedían, aproximadamente el diámetro de su propio cuerpo, permitiéndola alcanzar la mayoría de las

ramas con sus picos sin tener que colgarse boca abajo. En las pocas ocasiones cuando vimos a la Reinita Pinera alimentándose en ramas grandes, parecían capaces de colgarse sólo por un momento del lado inferior antes de caerse. La Reinita Pinera muy raramente se alimenta en troncos de árboles pero frecuentemente cazó al vuelo insectos voladores y capturó algunos tan grandes como pequeñas libélulas (Odonata).

TABLE 8
Taxa compartido de aves en tres diferentes áreas latitudinales y Ecológicas

Familia	Género/ especies	Vermont (Bosque deciduo templado)	Georgia (Bosque de pino)	Nicaragua (Sabana de pino)
Picidae	<i>Dendrocopos</i>	x	x	x
Sittidae	<i>Sitta</i>	x	x	
Turdidae	<i>Sialia sialis</i>		x	x
Vireonidae	<i>Vireo</i>	x	x	
Parulidae	<i>Dendroica</i>	x	x	x
Thraupidae	<i>Piranga</i>		x	x
Fringillidae	<i>Aimophila</i>		x	x

En la sabana Nicaragüense, la Reinita Gorgiamarilla explota el nicho de escudriñar la corteza que parece no estar cubierto por alguna de las especies residentes. A diferencia de la Reinita Pinera, la Reinita Gorgiamarilla a menudo frecuenta las ramas grandes y los troncos, donde alcanza a meterse dentro de las hendiduras con su largo y delgado pico. Se mueve a lo largo de troncos verticales y por el lado inferior de las ramas, de la misma manera como la Reinita Rayada (*Mniotilta varia*), una especie que inverna en el bosque latifoliado adyacente, pero casi nunca se aventura al pinar.

Una situación semejante existe en los bosques de pinos del Sur de Estados Unidos donde Ficken et al (1968) estudiaron la competencia entre la Reinita Gorgiamarilla y *D. pinus*. La relación del largo del pico de la Reinita Gorgiamarilla (*D. dominica*) y *D. pinus* es de 1.24 – muy parecido al mostrado por la Reinita Gorgiamarilla y la Reinita Pinera en Nicaragua. La población de la Reinita Gorgiamarilla estudiada por Ficken et al. usaba su pico más largo en el sondeo de conos de *Pinus taeda*, una de las tres especies de pino presentes; ellos no vieron a *D. pinus* sondear conos y mostraron que la morfología de su pico y su cráneo haría esta actividad inefectiva. En los pinares Nicaragüenses nosotros nunca vimos a otra reinita sondear conos, pero el pico largo de la Reinita Gorgiamarilla le permite sondear a más profundidad las grietas de la corteza y explorar un recurso alimenticio no disponible para la Reinita Pinera. Ya sea que la Reinita Gorgiamarilla y la Pinera puedan coexistir o no como especies nidificantes, particularmente en un área con sólo una especie de pino, es una pregunta abierta al debate. En Abril, cuando la Reinita Gorgiamarilla estaba ausente, la Reinita Pinera parecía explorar con mayor frecuencia las grietas de la corteza de las ramas grandes y troncos, pero parecía poco adaptada para este

tipo de alimentación. También se alimentaba frecuentemente entre los pinos pequeños y plántulas, pero parecían no obtener mucho alimentos de ellos.

En resumen, la evidencia sugiere que la Reinita Gorgiamarilla durante su residencia de invierno explota una técnica alimenticia que no se utiliza en la sabana durante la temporada reproductiva. Dudo que la presencia de la Reinita Gorgiamarilla disminuya la densidad poblacional de Reinita Pinera pero necesitamos más datos para estar seguros.

Pregunta 9

¿Qué factores históricos pueden haber sido responsables por la diferencia en la avifauna de los dos hábitat?

Si bien no podemos separar completamente la influencia de los factores históricos de los ecológicos en la determinación de la composición de la avifauna de las áreas de la sabana y el bosque lluvioso, se pueden distinguir entre ambas. Dada las mismas condiciones ecológicas contemporáneas una historia diferente pudo haber producido avifaunas diferentes.

El bosque lluvioso de la vertiente caribeña de Nicaragua probablemente ha permanecido conectado con la de Costa Rica, Panamá y gran parte de Sur América desde el final del periodo Plioceno. Las especies de aves son principalmente de afinidad tropical y no es sorprendente la variada composición de la avifauna.

La sabana de pino Nicaragüense es probablemente de origen relativamente reciente. Puede no ser mayor que las prácticas de agricultura de roza y quema de los indios aborígenes o puede haberse originado durante al último periodo glacial que probablemente provocó que el bosque de pino se extendiese por latitudes tropicales. Una conjetura razonable es que la edad de la sabana de pino Nicaragüense está entre 1,000 y 10,000 años.

El tiempo que la sabana de pino de tierras bajas ha estado aislada de otros hábitat de pinares - asumiendo que alguna conexión existió en el pasado – debe ser menor que la edad del hábitat de sabana de pino como tal. La presencia de subespecies de aves bien marcadas de ordenes y familias marcadamente diferentes indican un alto grado de aislamiento (Howell, 1965; Monroe y Howell, 1966; Monroe, 1968).

La sabana de pino Nicaragüense representa un segmento relativamente reciente, terminal y aislado en los trópicos de un hábitat especializado que es más característico de regiones de latitudes mayores; podría esperarse que su avifauna incluya primordialmente una muestra empobrecida de especies de zonas templadas adaptadas a un ambiente de zona templada, y que carezca de muchos otros tipos adaptativos potencialmente exitosos. Sugiero que la ausencia de muchos de los tipos potencialmente adaptativos es una consecuencia de un accidente histórico y no de una incompatibilidad ecológica; otras especies adaptadas actual o potencialmente a sabanas de pino simplemente no han alcanzado el área o no la han alcanzado en la temporada adecuada en números suficientes para establecerse. Si las condiciones tropicales de los pinos de tierras bajas fueron generalmente desfavorables a las especies provenientes de la zona de clima templado del Norte, uno no esperaría encontrar a Piquituerto Común y al Sabanero Pechigrís. Por otro lado las especies del bosque de tierras bajas húmedas han tenido abundante oportunidad para ocupar los pinos, pero ninguna ha dado este paso completamente con éxito.

De las especies de sabana de pino residentes permanentes que no son probablemente originarios de zonas templadas, la única forma tropical que encontramos en la sabana son las que están adaptadas en otras partes de su rango a hábitats abiertos y en ocasiones áridos

o semiáridos. Este hecho de nuevo enfatiza lo reciente del hábitat para varias especies del borde del bosque húmedo que frecuentemente utiliza asociaciones vegetales abiertas son sólo visitantes en la sabana, a pesar de disponibilidad aparente de nichos desocupados.

La tendencia aparente es que las aves de afinidad tropical están gradualmente invadiendo la sabana mientras las aves de sabana de pino no están invadiendo el bosque latifoliado. Incluso una forma tan versátil como el Cernícalo Americano todavía no ha comenzado a ocupar las numerosas zonas limpias en el bosque latifoliado que parecen ofrecer condiciones adecuadas para su alimentación y donde no hay competidores obvios. En este encuentro de hábitats característicos de zonas templada y tropical, no hay evidencia de superioridad adaptativa general de especies originarias de zonas templadas.

En resumen las diferencias ecológicas marcadas entre los ambientes forestales de la sabana de pino y el bosque lluvioso explican en su mayor parte sus diferencias avifaunísticas, pero los factores históricos – la antigüedad y continuidad del bosque lluvioso y la recién y aislada sabana de pino son probablemente responsables por muchos detalles importantes en la composición de sus avifaunas.

Gradientes latitudinales y diversidad de especies

Pregunta 10

¿Qué relevancia tiene la respuesta a estas preguntas para el tema de los gradientes latitudinales en la diversidad de especies de aves?

Cuando comencé este estudio en 1965, uno de mis objetivos era contribuir al conocimiento de los gradientes latitudinales de la diversidad de especies. Desde entonces la pregunta teórica de por qué hay tales gradientes han sido golpeada tanto, que aunque no esta muerta, su viabilidad ha sido reducida considerablemente. Dos recientes symposia (Lowe McConnell, 1969; Brookhaven Symposia in Biology Number. 22, 1969) incluyen numerosos modelos matemáticos sofisticados y analogías brillantes que tratan de muchos aspectos de la diversidad tropical. Las conclusiones que alcancé de mis datos incluyen algunas que están muy cerca a las de Slobodkin y Sanders (1969) en su contribución en el simposio que mencioné, y cuando sea el caso voy a parafrasear y usar términos de su revisión lúcida y excelente, sin la pretensión de una contribución original. Actualmente muchas de las ideas apoyadas por esos autores son virtualmente tradicionales pero vale la pena reiterarlas porque a menudo han sido negadas o puestas en duda.

Mis datos del área de estudio del bosque lluvioso confirman como era de esperar que este tipo de hábitat mantiene una mayor diversidad de especies de aves que la del bosque templado, pero también muestra que la diversidad es mucho mayor que la pronosticada a través de un perfil de follaje basado en tres o hasta cinco estratos. Aun si la hipótesis que la diversidad de especies de aves se puede pronosticar utilizando el perfil del follaje es insuficiente, o las técnicas de medición de vegetación y de censo de aves son inadecuadas para el complejo bosque lluvioso tropical. Predecible o no, la alta cifra de diversidad amerita un examen más detallado.

En la taxonomía aviar, las familias son generalmente menos amplias en su inclusividad que las de otras clases de vertebrados y tienden a estar compuestas por tipos adaptativos muy similares. Los miembros de muchas familias de aves son variaciones que se reconocen fácilmente de un tema adaptativo ancestral, y el tema puede identificarse hasta su probable región de origen. Un patrón adaptativo tan importante que involucra la captura

de insectos al vuelo o la alimentación de néctar casi con certeza evolucionó en los trópicos, donde esos recursos están disponibles a lo largo de todo el año. En contraste, un patrón que a menudo incluye una alta resistencia al frío, la manera oportunista de alimentarse y hasta el almacenamiento y rescate de comida que abunda temporalmente, es probable que haya evolucionado en regiones de latitudes altas. Por tanto, aunque las familias de aves puedan ser dividirse taxonómicamente con mucha precisión, la familia tiene utilidad para rastrear las historias evolutivas.

Un análisis de la distribución de aves en Centroamérica (Howell, 1969) muestra que en algunas familias el número de especies disminuye desde las regiones templadas a las tropicales, mientras que en otras familias pasa lo contrario. Por ejemplo, los Corvidae (cuervos, grajas y urracas) y los Paridae (reyezuelos, herrerillos) muestran mayor diversidad de especies en la zona templada que en los trópicos, mientras los Trochilidae (colibríes) y Tyrannidae (cazamoscas del Nuevo Mundo) muestran la tendencia opuesta en diversidad. Las familias Corvidae y Paridae probablemente se originaron en la zona templada, y las familias de los colibríes y cazamoscas probablemente surgieron en los trópicos. Algunos taxones en cada una de estas familias han colonizado exitosamente hábitats en zonas climáticas diferentes de donde el grupo probablemente se originó, pero la tendencia general es de una disminución de la diversidad de especies desde el ambiente del probable origen hacia su periferia. Aunque grupos adaptados a condiciones de zonas templadas tienden a disminuir o incrementarse en diversidad de especies con la disminución o incremento de la latitud respectivamente, el número de especies en los grupos adaptados al trópico es tanto mayor que su incremento o disminución completamente oculta la tendencia de los grupos de zonas templadas. Si uno considera sólo el número total de especies en cada una de una serie de regiones, la conclusión es que la clase Aves muestra un incremento de la diversidad de especies con la disminución de latitud, pero esto es una mezcla de tendencias opuestas.

Una pregunta básica, por consiguiente es: ¿Por qué hay tantas especies en los grupos de aves adaptados al trópico?

Asumo que las tasas y los mecanismos de especiación son adecuados para producir al menos tantas especies como el ambiente puede mantener tanto en bosques templados como tropicales y la pregunta tiene que ver con los factores que hacen posible la existencia continuada de un número tan grande especies en los trópicos. Una respuesta que se ofrece a menudo es que quizás hay más nichos que son más estrechos en los trópicos pero como Slobodkin y Sanders (1969) señalan, este tipo de argumento es circular incluso si es cierto. Como nosotros organizamos y definimos los nichos por la presencia de especies que los ocupan, muchas especies debe significar muchos nichos. Sin embargo pocas especies puede significar menos nichos, o algunos nichos desocupados, o nichos grandes para menos especies que están adaptadas con mayor amplitud. Si hay nichos más estrechos y abundantes en los trópicos que en la zona templada, uno debe ser capaz de explicar porque hay más y porque hay tantas especies diferentes ocupándolos.

Slobodkin y Sanders (1969) discutieron la diversidad de especies en términos de que tan severo y predecible es un ambiente. Para un ambiente "predecible" ellos se refieren a uno en que las varianzas de las propiedades ambientales alrededor de sus valores medios son relativamente bajos y predecibles espacialmente y temporalmente. La severidad de las condiciones conlleva a una baja diversidad, pero cuando se dan condiciones predecibles muchos tipos de animales pueden adaptarse fisiológicamente o en su comportamiento y persistir. Para lidiar con condiciones impredecibles se requiere un rango mas amplio de

adaptaciones y las especies que no tienen esa capacidad serán eliminadas; aun menos especies pueden sobrevivir a las condiciones impredecibles y severas. Este tipo de ambiente debería tener la menor diversidad de especies y un ambiente predecible y benigno debería tener la mayor diversidad. El bosque lluvioso tropical se aproxima a tal ambiente ya que es altamente predecible y no tiene extremos de temperatura ni aridez. Aplicando estos conceptos a las aves, uno puede resumir lo siguiente:

1. En las regiones ecuatoriales del Nuevo Mundo el bosque húmedo de tierras bajas predecible y benigno ha estado presente con una extensión cambiante durante toda la historia evolutiva de las aves.
2. En este hábitat, muchas especies pueden persistir –aun si son raras- que no pueden sobrevivir en condiciones impredecibles y severas características de ambientes en latitudes altas. El bosque tropical húmedo no sólo mantiene especies con nichos amplios, pero tiende a acumular una variedad de especialistas de nichos estrechos. Estos últimos se distribuyen esparcidamente pero están tan bien adaptados a sus micro-hábitats que son capaces de mantenerse en competencia con invasores o especies “comodines” de evolución reciente.
3. En las menos predecibles y a menudo severas zonas templadas, los especialistas de nichos estrechos pueden también invadir o evolucionar, pero si dependen en pocas condiciones o recursos críticas que desaparecen con cambios climáticos drásticos – estacionales o que se dan a través de tiempo geológico -tales especies serán eliminadas. Las condiciones impredecibles también favorecen la evolución de formas con adaptaciones amplias.
4. Los bosques tropicales húmedos hasta ahora mantienen un gran número de especies de aves, muchos con diversidades poblacionales bajas, ocupando una gran variedad de nichos. En la zona de clima templado y en regiones de latitudes altas, relativamente pocas especies ampliamente adaptadas se reparten los recursos ambientales. Cuando dichos recursos son abundantes, la división por relativamente pocas especies conlleva a grandes números de individuos de cada una.

Una crítica común de dichas propuestas es que ellas no pueden explicar la gran diversidad de especies de plantas tropicales requerida para mantener la gran variedad de nichos, por lo que la pregunta queda pendiente o simplemente se empuja un paso hacia atrás. Sin embargo el mismo razonamiento que pueda explicar la diversidad de especies animales parece igualmente aplicable a la diversidad de especies de plantas y Janzen (1970) ha mostrado que, en los trópicos, el fuerte nivel de depredación de semillas y plántulas cerca de la planta materna puede ser la explicación de la ausencia de rodales puros y eso explicaría la distribución fuertemente mezclada de especies de plantas en los bosques tropicales.

La Sabana de pino Nicaragüense es virtualmente tan predecible como el bosque lluvioso adyacente, pero es menos benigna. Hay mucha menos sombra, los porcentajes de evaporación son más altos, el suelo es lavado y es pobre en nutrientes orgánicos y sufre incendios extensivos durante la temporada seca. Estas quemadas periódicas pueden no ser perjudiciales para las aves adaptadas a los pinos y zacatales, pero ciertamente constituye un estrés físico severo para muchas plantas, insectos y otros invertebrados y posiblemente para algunos reptiles y pequeños mamíferos. Definitivamente limita la invasión a la sabana de muchas especies de plantas latifoliadas y por lo tanto restringe la variedad de posibles

nichos; en términos de Slobodkin y Sanders, la sabana de pino carece de la complejidad geométrica y la heterogeneidad espacial del bosque lluvioso.

Paine (1966) mostró que la depredación de invertebrados en la zona rocosa entre mareas favoreció la diversidad de especies previniendo el monopolio de recursos por una o pocas especies y propuso que la depredación es generalmente una influencia importante en la diversidad de especies. MacArthur (1969) utilizó un razonamiento similar en la sugerencia de que la alta depredación en los trópicos conlleva a una alta diversidad de especies. La avifauna de la sabana Nicaragüense incluye una mayor proporción de aves depredadoras que el bosque lluvioso adyacente o los pinares de clima templado, pero la densidad de especies de aves es baja. Posiblemente la mayoría de las rapaces en la sabana no se alimentan primordialmente de aves, pero algunos lo hacen en parte. Otros depredadores potenciales de aves tales como las culebras y los mamíferos carnívoros parecen ser extremadamente escasos en la sabana y las propuestas de Paine y MacArthur pueden ser válidas para otros hábitats donde dichos tipos son abundantes.

La avifauna esparcida de la sabana de pino tropical en primer lugar parece contradecir el principio que los hábitats predecibles y relativamente benignos tendrán mayor diversidad de especies que los hábitats menos predecibles y más severos, ya que los pinares de zonas templadas están en esta última categoría pero mantienen formas de aves en reproducción por lo menos tan diversas como en los pinares tropicales y tienen mayor número de individuos. Atribuyo la relativamente baja densidad poblacional de las aves de la sabana de pino en parte al hecho de que la mayoría de ellas no invaden o no pueden invadir el bosque latifoliado adyacente y así utilizar los recursos que son más abundantes. Como he mencionado previamente, las aves equivalentes de los pinares templados a menudo merodean hacia otros hábitats, por lo menos temporalmente. En resumen, las dimensiones de los nichos de muchas de las aves de la sabana de pino tropical son más estrechos pero los nichos estrechos por si solos no han resultado en una mayor diversidad de especies. La sabana de pino Nicaragüense es también relativamente reciente en edad y yace en la periferia de este tipo de hábitat; dándole suficiente tiempo, más especies adaptadas a pinos o aves de campo abierto puedan alcanzar la sabana y establecerse en ellas. Es también posible que por las mismas razones, los alimentos potenciales para las aves presentes son escasos y puedan incrementarse en un futuro. Por lo tanto, en la sabana Nicaragüense las condiciones generalmente asociadas con latitudes bajas - el clima predecible y benigno, densidades poblacionales bajas y nichos estrechos de especies de aves residentes - están todavía insuficientes para atraer una alta diversidad de especies, debido a la escasa variedad de nichos y el aislamiento del conjunto de especies que potencialmente podrían establecerse en esta área.

Aun si la sabana no fuera una formación reciente, sin embargo, no creo que pueda alguna vez acercarse a la alta diversidad de especies del bosque lluvioso adyacente. El hábitat de bosque lluvioso tiene variados recursos para consumidores de néctar, frutos e insectos y una fisonomía foliar muy variada. Su poblaciones de aves son primordialmente derivadas de grupos originarios de la Sudamérica tropical y descienden de la avifauna del pre-Pleistoceno del Centro y Norte de América tropical. Periodos recurrentes de aridez en el Pleistoceno aislaron segmentos del bosque húmedo de tierras bajas y esto probablemente aumento la diferenciación de muchas especies de aves adaptadas de forma similar al bosque tropical, especialmente en Sudamérica (Haffer, 1969). Alguna de estas han extendido sin duda alguna sus rangos al norte a través del ahora bosque lluvioso continuo de la vertiente Caribeña, que por lo menos existió en parte a lo largo de la era Cenozoica.

La glaciación del Pleistoceno en Norte América empujó lejos los rangos de muchas especies hacia sur y eliminó a otras, dejando una avifauna en gran parte de tipos adaptados a clima templado incluyendo a las especializadas en la explotación de bosque de coníferas y zacatales. La sabana Nicaragüense representa la extensión más al sur jamás alcanzada en el Nuevo Mundo por el hábitat de pinares y sus especies de aves son en gran parte de origen de zonas templadas y constituyen una muestra empobrecida de la avifauna de los pinares de climas templados que han alcanzado latitudes tropicales principalmente en las zonas altas. Las pocas especies de aves de probable origen tropical que han colonizado las sabanas de pino de tierras bajas no están completamente adaptadas a pinos; sólo se aprovechan de su aspecto abierto, u obtienen alimento de las epífitas tropicales. En un sentido, la sabana de pino representa lo peor de dos mundos – muy reciente y remoto para la colonización por aves adaptadas a pinares de zonas templadas y ecológicamente muy austero para la mayoría de las aves del bosque tropical.

Todo esto conlleva a la conclusión poco original pero con sentido común de que la alta diversidad de especies dependen de una constelación de condiciones que muy probablemente, pero no siempre, se encuentran en latitudes tropicales, y cuando una o más de estas condiciones están ausentes – como suele suceder en latitudes más altas – la diversidad de especies declina. He discutido algunas de estas condiciones previamente y no espero ser capaz de reconocer y enlistar todas las posibilidades. Probablemente los factores que influyen varían con el caso bajo análisis y nosotros nunca podríamos llevar a cabo una teoría general y comprensiva para explicar todos los gradientes de diversidad de especies. Como MacArthur (1969) señala “...los eventos estadísticos como la diversidad de especies a menudo tiene explicaciones complejas y múltiples. Por consiguiente, no hay razón de que la validez de cualquiera de las (posibles) explicaciones necesite excluir alguna de las otras”.

Por las situaciones que he tratado de analizar, hay ciertamente múltiples explicaciones. Adicionalmente, al menos entre las aves Centroamericanas, hay gradientes opuestas de diversidad de especies en grupos de origen de zonas templada y tropical donde ambientes de zonas templadas se extienden hacia latitudes tropicales y se entremezclan con ambientes tropicales atenuados. Poner juntos el número total de especies encontradas en una latitud dada produce la falsa impresión de un gradiente relativamente uniforme de incremento de la diversidad de especies de norte a sur. Por lo tanto, en un intento de explicar gradientes en diversidad de especies de aves, uno debe considerar no sólo los parámetros ecológicos de amplio alcance, sino también la historia geológica de la región en cuestión, la historia de las distribuciones y la evolutiva de las especies bajo estudio. Así mismo la misma precaución puede dar sus frutos en el análisis de los patrones de diversidad de especies de otros organismos.

Resumen

Utilicé el método de MacArthur y MacArthur (1961) para medir la densidad vegetativa en tres niveles en dos áreas de la sabana de pino y un área de bosque lluvioso y calculé los perfiles del follaje y las diversidades de altura del follaje (FHD) para cada área. He descrito los métodos en detalle. De los censos de aves en las tres áreas hechas en diferentes periodos del año, calculé la diversidad de especies de aves residentes (BSD) y comparé estos resultados con las cifras pronosticadas por la ecuación $BSD = 2.01 FHD + 0.46$, derivada de los datos de la zonas templadas de MacArthur y MacArthur (1961).

La diversidad de especies de aves en un área de la sabana con plántulas esparcidas y arbustos se aproximó al valor pronosticado sólo cuando incluía 25 acres en vez de las cinco

utilizadas en el estudio de la zona templada. En una segunda área de la sabana con numerosas plántulas, la FHD fue mayor pero la BSD observada fue menor que la pronosticada. Esto sugiere que la capa de las plántulas eliminó algunas especies de aves pero no agregó ninguna. Cuando el área fue tratada como un hábitat de 2 estratos, el BSD pronosticado y el observado fueron bastante cercanos. En el área del bosque lluvioso la BSD observada fue mucho mayor que la pronosticada a partir de la FHD aún cuando esta última fue calculada para cinco en vez de tres estratos de vegetación.

Un censo en Abril de un zacatal de cinco acres en la sabana no produjo aves nidificantes aunque las especies de zacatales estaban en ese momento en condiciones reproductivas. Este resultado indica que las densidades poblacionales de las aves que habitan los zacatales son bajas y las aves están distribuidas en forma parcheada.

Comparo mis resultados con datos de los bosques de zona templadas, tanto caducifolios como pinares, y discuto las influencias posibles de competencia, tamaño de nicho y factores ecológicos e históricos relacionados en la diversidad de especies de aves. Concluyo que las avifaunas de la sabana de pino y bosque lluvioso adyacente son casi totalmente diferentes, en gran parte debido a las diferentes adaptaciones e historias distributivas y que hay pocos nichos para aves en los pinares en comparación al bosque lluvioso adyacente. Como se esperaba el área de bosque lluvioso tropical tiene un mayor número de especies de aves pero menos individuos por especie que las áreas de bosque de zonas templadas de tamaño comparable. Atribuyo esto a la mayor variedad de nichos para las aves en el bosque tropical muchos de los cuales están ocupados por especialistas de nichos estrechos que pueden persistir bajo condiciones moderadas y uniformes pero no pueden sobrevivir en condiciones más rigurosas de la zona templadas y la competencia de especies bien adaptadas a ellas. Inesperadamente el área de la sabana de pino tropical no tiene mayor diversidad de especies y tienen menor densidad de individuos que las que tienen áreas de pinares de zonas templadas de tamaño comparable. De los datos de la sabana de pino concluyo que: (1) en hábitats similares, a diferentes latitudes, un clima más predecible y benigno no necesariamente resulta en un incremento en el número de especies de aves o individuos; (2) algunas especies de aves en áreas tropicales tienen rangos más pequeños para sus actividades de búsqueda de alimento y de uso del hábitat que sus contrapartes de zonas templadas pero esto no necesariamente lleva a una diversidad de especies mayor aunque puede resultar en una menor densidad de individuos; (3) la diversidad de especies de aves varía en diferentes grupos en distintos hábitats en la misma latitud, por ejemplo, la diversidad de especies de fringílicos es mayor en la sabana de pino que en el bosque lluvioso, mientras que los paserines suboscines muestran una diversidad mucho mayor en el hábitat más reciente; si se agrupan todas las especies en una latitud dada en un total único tales diferencias quedan enmascaradas; (4) la historia geológica de la región Centroamericana y la historia evolutiva de la vida de las aves ha influido las diferencias de la avifauna entre la sabana de pino y el bosque lluvioso adyacente así como la naturaleza del gradiente latitudinal en la diversidad de especies de aves.

Reconocimientos

Las becas 3683 GB y 3783 GB del a Fundación Nacional de la Ciencia apoyaron el trabajo de campo en Nicaragua. Estoy muy agradecido con el personal de la compañía Nicaraguan Long Leaf Pine Lumber Company (“Nipco”) particularmente con la familia Robinson de New Orleans, Louisiana y con W. H. Barry, Señor y señora John H. Roberts y muchos otros en las instalaciones Nicaragüenses de la compañía. El señor y la señora H. H. John de

oficina de la FAO de las Naciones Unidas en Puerto Cabezas brindaron asistencia e información. Al teniente coronel Trit Halsell de la administración de aduana de Puerto Cabezas facilitó el tránsito de equipo a través de las aduanas. Spicer Leng de la oficina de Managua de la línea aérea PanAmerican Airway despachó el cargamento de especímenes e hizo los arreglos de viajes con eficiencia. Lamento que el espacio no permitía el listado de muchos otros en Nicaragua quienes nos ayudaron en innumerables maneras. Estoy profundamente agradecido con todos. Mildred Mathias y D. S. Verity identificó especímenes botánicos y esclareció problemas de nomenclatura. Los comentarios y críticas de M. L. Cody, J. M. Diamond, B. L. Monroe Jr., G. H. Orians, D. R. Paulson y S. M. Russell fueron un gran beneficio aunque nosotros no necesariamente coincidimos en todos los puntos. Mis compañeros de campo incluyeron a Monte Lloyd, quien me auxilió en el análisis y la realización de las mediciones de la vegetación, Antonio Molina R. de la Escuela de Agricultura Panamericana, Tegucigalpa, Honduras cuyo conocimiento sobre la vida de las plantas Centroamericanas sirvió de auxilio e inspiración y T. W. Brown, quien colectó especímenes herpetológicos y me auxilió en muchas maneras. Muy especial agradecimiento a L. F. Kiff, F. G. Stiles y J. R. Zoeger, quienes participaron con gran destreza y dedicación en las más arduas partes del trabajo de campo y compartieron libremente sus ideas sobre la ecología tropical.

APENDICE 1

Método utilizado para la obtención de la Densidad de Altura del follaje (FHD) y de la Densidad de Especies de Aves (BSD).

Dentro de cada área de estudio marcamos 20 puntos al azar utilizando una tabla de números al azar para las distancias a lo largo de dos coordenadas de un cuadrilátero y para cada uno de estos puntos seleccionamos una dirección de brújula, de 0 a 360, también a partir de una tabla de números al azar. Tomamos un rótulo blanco de 30 por 30 pulgadas hasta cada uno de los puntos y movimos ya fuera el rótulo o el observador en la dirección de la brújula hasta que el rótulo apareciera cubierto por la mitad por el follaje. La densidad de la vegetación es inversamente proporcional a la distancia entre el observador y el rótulo; esto es entre mayor la distancia, menos densa la vegetación. Asumiendo una distribución al azar de hojas, expresamos la densidad de la vegetación como $K = \log_e 2/D$ donde K es el área de superficie de la hoja/volumen de espacio y D es la distancia entre el observador y el rótulo, cuando la mitad del rótulo aparece cubierto por la vegetación. Repetimos este procedimiento de medición para cada uno de los 20 puntos en los tres estratos diferentes por encima del nivel del suelo y se promediaron las cifras para cada estrato. El número y la extensión vertical de los estratos es necesariamente arbitrario. Escogimos tres con dimensiones que corresponden groseramente a un estrato bajo de pastos y gramíneas, un estrato intermedio de arbustos y plántulas y un estrato alto de las copas de los árboles más grandes. Uno después grafica las cifras de la densidad promedio contra la altura para obtener el perfil del follaje (Figura 4). La altura máxima en el gráfico es la altura promedio de un grupo de árboles escogidos al azar que son más altos que el límite superior del estrato intermedio. Si el investigador delimita los estratos correctamente, el perfil del follaje debe coincidir con su impresión sugestiva de la vegetación del área.

Utilizando los datos sobre la densidad de vegetación en diferentes capas, MacArthur calculó la densidad de altura del follaje (FHD) utilizando la función de Shannon (FHD)

$$\text{función de Shannon FHD} = -\sum_{i=1}^S p_i \log_e p_i$$

donde S representa el número de estratos de vegetación medida y P_i la proporción de la densidad de vegetación total representada por la i -ésimo estrato. La cifra se aproxima al máximo cuando los estratos

tienen densidades similares, disminuye cuando la distribución del follaje es más desigual y alcanza cero si sólo una capa está presente ($\log_e 1=0$).

La misma fórmula brinda una medida de la diversidad de especies de aves (BSD) cuando S es igual al número de especies de aves en un área y Pi es igual a la proporción del número total de aves o de parejas nidificantes presentes que están representadas por la I-ésima especie. Una cifra de densidad máxima se alcanza cuando hay muchas especies nidificantes presentes en números iguales, y la diversidad es igual a cero, si sólo una especie está presente. Para ejemplos y discusión del uso de esta ecuación como una medida de diversidad ver a Hoyd y Ghelardi(1964), MacArthur (1961), Pianka(1966), McIntosh (1967) y Lloyd et al (1968).

El tamaño de las áreas de estudio de MacArthur fue al principio de cinco acres, un tamaño razonable para un censo preciso y que permite la comparación con datos de otros censos que a menudo se obtienen en cinco acres o múltiples de cinco. En trabajos posteriores en hábitats que tuvieron poblaciones de aves esparcidas MacArthur comparó parcelas de censos que incluían de 20 a 25 pares de aves prescindiendo del tamaño de la parcela.

MacArthur y MacArthur (1961) encontraron que en un número de hábitats de zona templada un gráfico de FHD contra una BSD produjo una serie de puntos agrupados en una línea recta. El ajuste de la diversidad de especies de plantas en relación a la BSD no redujo la dispersión de puntos o brinda un mejor encaje por una línea recta. A partir de esto los autores concluyeron que, por lo menos en los hábitats que ellos estudiaron, pudieron predecir la BSD de la FHD sin considerar la composición de especies de la vegetación. Su ecuación es $BSD = 2.01 FHD + 0.46$. Sin embargo, MacArthur (1964) señaló que en algunos hábitats especiales y con algunas especies de aves que tiene una alimentación especializada, la relación propuesta entre FHD y BSD no podría mantenerse.

Nosotros medimos las características de la vegetación de dos áreas de sabanas de pino y una de bosque lluvioso por el método de MacArthur con la siguiente especificaciones y modificaciones:

1. Conservamos el rótulo de 30 por 30 pulgadas, en los puntos al azar y el observador se alejaba de el.
2. Delimitamos tres estratos de vegetación 0-3 pies, 3a 20 pies, y de 20 pies a una altura promedio de los árboles por encima de 25 pies. Seleccionamos estos límites primordialmente por las características de la sabana; el zacate más denso y el crecimiento de juncas en el área de estudio raras veces excedieron los 3 pies, y las ramas más bajas de los pinos maduros estaban normalmente cerca de 20 a 25 pies. Estos deja una capa intermedia entre 3 y 20 pies. No pudimos distinguir una división natural similar en el bosque lluvioso, pero ya que ningún otra división de estratos parecía mejor, utilizamos las misma divisiones. Mantuvimos el rótulo en los siguientes niveles para las mediciones de 0 a 3 pies – aproximadamente 6 pies sobre el suelo de 20 pies y más- elevado en un poste de aluminio de 24 pies.
3. Para las determinaciones sobre los 20 pies el observador subió a un árbol o utilizó una escalera. Cuando el no pudo utilizar cualquiera de estos métodos, el retrocedía y lo estimaba desde el suelo cual agrupamiento de follaje, sólo o en combinación, había oscurecido el rótulo y luego medía la distancia desde el rótulo hasta este agrupamiento. En la sabana de pino, arriba de 20 pies, algunas veces sólo uno o dos agrupaciones de follaje intervenían entre el observador y la tabla. Cuando la agrupación de follaje mas cercano cubría menos de la mitad de la tabla y este combinado con el segundo cubrían más de la mitad, utilizamos el siguiente cálculo de densidad de follaje.

$$1/2 (\log_e (1-p_1)/ d_1 + [(\log_e (1-p_2))/ d_2]=K$$

p_1 = proporción del rótulo cubierto por el primera agrupación de follaje; d_1 = distancia a la primera agrupación de follaje; p_2 = proporción cubierta por las dos agrupaciones de follaje combinados; d_2 = distancia desde el punto al segundo follaje

4. Había muy poco follaje en la capa intermedia en una de las áreas de la sabana; algunas veces el tronco de sólo un pino intervenía entre el observador y la tabla sin cubrirlo hasta la mitad o habían numerosos troncos rectos que no cubrían ninguna parte de este. Sintiendo que estábamos perdiendo 17 pies de troncos de árboles verticales, un importante componente vegetativo, hicimos mediciones adicionales para tomarlo en cuenta.

Utilizando un prisma de cuña de guardabosque con un factor de área basal (BAF) de 10 en cada punto al azar, registramos el número de árboles cuyos troncos aparecían desplazados al lado por una cantidad

menor que la aparente grosor del tronco, se midió la circunferencia de estos árboles y se calculó la superficie de la corteza de esa parte de sus troncos dentro de la capa intermedia. Combinamos estas cifras con las de la densidad de vegetación basados en áreas de superficie de hoja en la construcción del perfil del follaje.

5. El denso follaje del bosque lluvioso arriba de los 20 pies algunas veces oscurecía completamente el rótulo para un observador sólo a una corta distancia. Con ensayos de prueba y error en follaje con densidad similar a nivel del ojo nos indicó que 30 pulgadas fue una cifra razonable para la distancia media en la cual el rótulo estaría oscurecido por la mitad. Por lo tanto, para dichos puntos asumimos que la D se igualaba a las 30 pulgadas.

Utilizamos un método diferente en el área de bosque lluvioso donde no había ningún obvio o reciente sendero. Primero hicimos un sendero alrededor del área siguiendo líneas de brújula y después un patrón al azar de senderos a través de este, tratando de encontrar un balance penetrando las partes más densas y manteniendo la alteración de la vegetación al mínimo. Algunas medidas de nuestro éxito, para estándares humanos, es el hecho que a menudo estuvimos desorientados dentro de la parcela de 10 acres aun cuando creíamos que estábamos familiarizados con los senderos.

Censamos el área de zacatales primero el 22 de Abril caminando de aquí para allá a través de esta como en la sabana de pino. El 25 de Abril dos de nosotros arrastramos una cuerda de 80 pies, tendida entre nosotros, a través de todo el área. Aunque ningún método produjo una sólo ave, concluimos que ninguna especie anidaba en la parcela de zacatales o ninguna la utilizaba de forma importante en ese periodo del año.

Hicimos censos desde el crepúsculo hasta las 18:00 a 20:00 horas varias veces en un área de la sabana de pino y dos veces en el área de bosque lluvioso durante abril de 1968. En la sabana no encontramos aves excepto al Añapero Zumbón arriba en lo alto. También registramos esta especie durante el día. No escuchamos ningún búho y nuestros intentos repetidos de llamar o alumbrar búhos fueron en vano. No detectamos ninguna ave nocturna en el bosque lluvioso aunque recolectamos a una Cárabo Café cerca y escuchamos, pero no identificamos, otro búho de tamaño medio a grande justo fuera del área

APENDICE 2

Plantas Conspicuas de las Áreas de Estudio en la Sabana y su Importancia para la Avifauna

Árboles

Pinus caribaea, Pinaceae; el árbol mas abundante; utilizado hasta cierto punto, al menos, por casi todas las aves de la sabana.

Curatella americana, Dilleniaceae; baja y dispersa, a menudo menos de 2 m de altura; indicadora de condiciones de quema; abundante; rara vez usada por las aves excepto para posarse; en ocasiones se han notado marcas del Carpintero Chupador (*Sphyrapicus arius*).

Xylopia frutescens, Ammonaceae; unos pocos ejemplos, menos de 2 m de alto, de este árbol latifoliado en zonas húmedas; no lo usan las aves en este estado temprano de crecimiento.

Arbustos

Byrsonima crassifolia, Malpighiaceae; por regla general menos de 0.5 m de alto, pero a menores alturas en los bordes del bosque latifoliado; grandes bayas son consumidas por muchas aves.

Miconia lundelli; *M. albidea*, *M. scorpioides*, *M. impetularis*, Melastomataceae; enlistada en orden de tamaño creciente, por lo general 0.5 m hasta 2 m, y abundancia decreciente; todas, y en especial las dos primeras, son fuentes importantes de bayas que consumen las aves.

Palicourea guineense, Rubiaceae; hasta 2 m de alto, se encuentra en la sabana solo cerca del borde del bosque latifoliado; las agrupaciones florales son usadas por colibríes.

Sabal sp., Palmaceae; palmito, por lo general en matas densas a la orilla de zonas húmedas; ofrecen un refugio importante para sabaneros y pinzones, particularmente para el Sabanero Dorsilistado (*Aimophila botterii*).

Herbáceas

Tibouchina belizensis, Melastomataceae; abundante; puede alcanzar los 2 m de altura; a veces en agrupaciones densas; provee alguna cobertura; no se ha observado que las aves usen sus semillas.

Clidemia rubra, Melastomataceae; abundante; menos de 1 m de alto; no se ha observado que las aves la utilicen como alimento o refugio.

Polygala sp., Polygalaceae; *Borreria suaveolens*, *Diodia frutescens*, Rubiaceae; *Cassia diphylla*, Leguminosae; todas abundantes, por lo general menos de 0.3 m de alto, de distribución dispersa, no se ha observado que las aves las usen.

Zacates y Juncos

Trypsacum sp., Gramineae; zacate de caña, formaciones densas de 1.5 a 2 m de alto en lugares húmedos, especialmente a la orilla del bosque latifoliado; las aves consumen las semillas.

Paspalum humboltianum, Gramineae; el zacate más abundante, casi por todas partes en agrupaciones densas de hasta 1 m de alto; provee refugio, las semillas son pequeñas, no se ha observado que las aves las consuman.

Panicum sp., *Aristida sp.*, Gramineae; zacates delgados; ambos son abundantes, mezclados con *Paspalum*, pero más pequeños – por lo general no sobrepasan 0.5 m de altura; proveen refugio, no se ha observado que las aves las consuman.

Andropogon sp., Gramineae, zacate de escoba, menos abundante que los otros zacates; hasta 1 m de altura; por regla general en bordes de carreteras, senderos y tras áreas descubiertas; provee cubierta y semillas; las semillas son utilizadas en particular por el Sabanero Pechigrís (*Spizella passerina*).

Hypolytrum schraderianum, Cyperaceae; abundante, a menudo en formaciones densas, hasta 1.5 m de altura pero por lo general más bajas; cabezas con infrutescencias presentes a lo largo de todas las estaciones; las semillas parecen ser el alimento principal del Verdecillo Cabecinegro (*Carduelis notata*), probablemente también es importante para otros Fringíidos, especialmente para el Sabanero Rojizo (*Aimophila rufescens*).

Rhynchospora barbata, *Bulbostylis paradoxa*, *Fimbristylis sp.*, Cyperaceae; abundante; por lo general menos de 0.5 m de altura; ofrece refugio, no se ha observado que las aves utilicen las semillas.

Plantas Arbóreas,

Psittacanthus mayanus, Loranthaceae; un muérdago, bastante común en los pinos; flores rojas en Marzo y Abril, son usadas por el Amazilia Frentiazul (*Amazilia cyanocephala*); bajas en Agosto, son consumidas por palomas (*Columba sp.*), probablemente por otras aves.

Aechmea bracteata, Bromeliaceae; bastante común en pinos; hasta 0.6 m de diámetro, acumula mucho agua y restos de plantas; entre la fauna hay hormigas grandes, mosquitos y otros insectos, ranas (*Hyla staufferi*); muchas aves entrebuscan en esas bromelias, probablemente en busca de agua y comida; las inflorescencias son usadas por el Amazilia Frentiazul (*Amazilia cyanocephala*).

Tillandsia sp., Bromeliaceae; abundante en los pinos; más pequeña que *Aechmea*, por regla general menos de 0.25 m de diámetro, pero a menudo con una fauna similar; es visitada por muchas aves, pero parece ser especialmente importante para el Carpintero Cremoso (*Dendrocopos scalaris*) que examina y rebusca en ellas.

Helechos

Blechnum sp., Blechnaceae, helecho de espada; en ocasiones abundante en lugares húmedos, ausente en otras partes; no se ha observado que las aves las utilicen, pero debe ofrecer algo de refugio.

LITERATURA CITADA

- BENT, A. C.
1953 Life histories of North American wood warblers. *Bull. U. S. Natl. Mus.*, 203
- BLYDENSTEIN, J.
1967 Tropical savanna vegetation of the llanos of Colombia. *Ecology*, 48:1-15.
- DAVENPORT, L. B., JR.
1964 *Audubon Field Notes*, 18:394-395, 561.
1965 *Audubon Field Notes*, 19:423, 596.
1966 *Audubon Field Notes*, 20:467, 623.
- DENEVAN, W.M.
1961 The upland pine forests of Nicaragua. *Univ. California Publ. Geogr.*, 12: 251-320.
- FICKEN, R. W., M. S. FICKEN, and D. H. MORSE.
1968 Competition and character displacement in two sympatric pine dwelling warblers (*Dendroica*, *Parulidae*). *Evolution*, 22: 307-314.
- GRANT, P. R.
1968 Bill size, body size, and the ecological adaptations of bird species to competitive situations on islands. *Systematic Zool.*, 17: 319-333.
- HARTMAN, F.A.
1955 Heart weight in birds. *Condor*, 57: 221-238.
- HAFFER, J.
1969 Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165(3889):131-137.
- HOWELL, T. R.
1965 New subspecies of birds from the lowland pine savanna of northeastern Nicaragua. *Auk*, 82:438-464.
1969 Avian distribution in Central America. *Auk*, 86:293-326.
- JANZEN, D. H.
1970 Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Nat.*, 104:501-528.
- JOHANNESSEN, C. L.
1963 Savannas of interior Honduras. *Ibero-Americana*, 46:1-160.
- KLOPFER, P. H.
1962 Behavioral aspects of ecology. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
1963 Behavioral aspects of habitat selection: the role of early experience. *Wilson Bull.*, 75: 15-22.
- KLOPFER, P. H., and R. H. MACARTHUR.
1960 Niche size and faunal diversity. *Amer. Nat.*, 94: 293-300.
1961 On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *Amer. Nat.*, 95: 223-226.
- KOMAREK, R.
1966 A discussion of wildlife management, fire and the wildlife landscape. *Proc. 5th Annual Tall Timbers Fire Ecology Conf.*:177-194.
- LAWRENCE, G. E.
1966 Ecology of vertebrate animals in relation to chaparral fire in the Sierra Nevada foothills. *Ecology*, 47:278-291.

- LLOYD, M., and R. J. GHELARDI.
1964 A table for calculating the "equitability" component of species diversity. Jour. Animal Ecol., 33:217-225.
- LLOYD, M., J. H. ZAR, and J. R. KARR.
1968 On the calculation of information-theoretical measures of diversity. Amer. Midland Nat., 79:257-272.
- LOWE-MCCONNELL, R.H., Editor.
1969 Speciation in tropical environments. Biological Jour. Linnean Soc. London, 1:1-246.
- MACARTHUR, R. H.
1964 Environmental factors affecting species diversity. Amer. Nat., 98:387-397.
1969 Patterns of communities in the tropics. In: Speciation in tropical environments, R. H. Lowe-McConnell, ed. Biological Jour. Linnean Soc. London, 1:19-30.
- MACARTHUR, R. H. and H. S. HORN.
1969 Foliage profile by vertical measurements. Ecology, 50: 802-861.
- MACARTHUR, R. H., and R. LEVINS.
1964 Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. Proc. Natl. Acad. Sci., 51:1207-1210.
- MACARTHUR, R. H., and J. W. MACARTHUR.
1961 On bird species diversity. Ecology, 42:594-598.
- MACARTHUR, R. H., J. W. MACARTHUR, and J. PREER.
1962 On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. Amer. Nat., 96:167-174.
- MACARTHUR, R., H. RECHER, and M. CODY.
1966 On the relation between habitat selection and species diversity. Amer. Nat.. 100: 319-332.
- MCINTOSH, R. P.
1967 An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. Ecology, 48:392-404.
- MONROE, B. L., JR.
1968 A distributional survey of the birds of Honduras. A.O.U. Monograph, No. 7.
- MONROE, B. L., JR., and T. R. HOWELL.
1966 Geographic variation in Middle American parrots of the *Amazona ochrocephala* complex. Occas. Papers Mus. Zool. Louisiana State Univ., 34:1-18.
- MORSE, D. H.
1967 Foraging relationships of brown-headed nuthatches and pine warblers. Ecology, 48: 94-103.
- MUNRO, N.
1966 The fire ecology of Caribbean pine in Nicaragua. Proc. 5th Annual Tall Timbers Fire Ecology Conf.:67-83.
- NORRIS, R. A.
1951 Distribution and populations of summer birds in southwestern Georgia. Occas. Papers, Georgia Ornith. Soc., No. 3.
- NORRIS, R. A., and D. W. JOHNSTON.
1958 Weights and weight variations in summer birds from Georgia and South Carolina. Wilson Bull., 70: 114-129.
- ORIAN, G. H.

- 1969 The number of bird species in some tropical forests. *Ecology*, 50:783-801.
- PAINE, R. T.
1966 Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.*, 100:65-75.
- PARSONS, J. J.
1955 The Miskito pine savanna of Nicaragua and Honduras. *Ann. Assoc. Amer. Geogr.*, 45:36-63.
- PIANKA, E. R.
1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Amer. Nat.*, 100:33-46.
- RADLEY J.,
1960. The physical geography of the east coast of Nicaragua. M.A. thesis, Dept. Geogr. Univ. California, Berkeley.
- RIDGWAY, R.
1902 The birds of North and Middle America. *Bull. U.S. Natl. Mus.*, 50, pt. 2.
1914 The birds of North and Middle America. *Bull. U.S. Natl. Mus.*, 50, pt. 6.
- RUSSELL, S. M.
1964 A distributional study of the birds of British Honduras. *A.O.U. Monograph*, No. 1.
- SCHOENER, T. W.
1965 The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution*, 19: 189-213.
- SIMPSON, G. G.
1964 Species density of North American recent mammals. *Syst. Zool.*, 15:57-73.
- SKUTCH, A. F.
1966 A breeding bird census and nesting success in Central America. *Ibis*, 108:1-16.
- SLOBODKIN, L. B., and H. L. SANDERS
1969 On the contribution of environmental predictability to species diversity. In: *Brookhaven Symposia in Biology*, No. 22:82-95.
- SLUD, P.
1960 The birds of Finca "La Selva," Costa Rica: a tropical wet forest locality. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 121:49-148.
- STEVENSON, J. O., and L. H. MEITZEN
1946 Behavior and food habits of Sennett's white-tailed hawk in Texas. *Wilson Bull.*, 58: 198-205.
- STODDARD, H. L.
1932 The bobwhite quail, its habits, preservation, and increase. *Scribner's*, New York.
- TALBOT, L. M.
1964 The biological productivity of the tropical savanna ecosystem. *Publ. Internatl. Union Conserv. Nat.*, New Series, No. 4:88-97.
- TAYLOR, B. W.
1963 An outline of the vegetation of Nicaragua. *Jour. Ecol.*, 51:27-54.
- WEBSTER, J. D.
1961 A revision of Grace's Warbler. *Auk*, 78:554-566.
- WESTON, F. M.
1965 A survey of the birdlife of northwestern Florida. *Bull. Tall Timbers Res. Sta.*, No. 5.

1968 *Aimophila aestivalis* ssp. *In*: Life histories of North American cardinals, grosbeaks, buntings, towhees, finches, sparrows, and allies. Bull. U.S. Natl. Mus., 237, pt. 2.

WILLIS, E. O.

1966a Interspecific competition and the foraging behavior of plain-brown woodcreepers. *Ecology*, 47:667-672.

1966b The role of migrant birds at swarms of army ants. *Living Bird*, 5:187-231.

WINTERBOTTOM, J. M.

1964 Note on the relative abundance of passerine and non-passerine birds in Africa south of the equator. *Amer. Nat.*, 98:450-452.

DEPARTMENT OF ZOOLOGY, UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LOS ANGELES, CALIFORNIA 90024