



RANGO DE HOGAR Y USO DE HÁBITAT DEL FRUTERO VERDINEGRO *PIPREOLA RIEFFERII* EN BOSQUES MONTANOS FRAGMENTADOS AL NORTE DE PERÚ

Nicolas W. Mamani-Cabana¹ · Felicity L. Newell^{2,3} · Scott K. Robinson² · Ian J. Ausprey^{2,3*}

¹ Facultad de Ciencias Naturales y Formales, Programa de Maestría en Ciencias, con mención en Gerencia, Auditoria y Gestión Ambiental, Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa – UNSA, Av. Independencia s/n. Perú.

² Florida Museum of Natural History and Department of Biology, University of Florida, 1659 Museum Road, Gainesville, FL 32611, United States of America.

³ Institute of Ecology & Evolution, Division of Conservation Biology, University of Bern, 3012 Bern, Switzerland.

E-mail: Ian J. Ausprey · iausprey@ufl.edu

Resumen · La fragmentación del hábitat ha causado la extinción local de muchas especies y mayormente de aquellas con poblaciones pequeñas. Sin embargo, ciertas características del paisaje permiten que algunas especies logren persistir a pesar del impacto en sus hábitats. Desde 2016 a 2019, estudiamos el rango de hogar y el uso de hábitat en función de la densidad poblacional del frutero verdinegro *Pipreola riefferii* (estimada mediante puntos de conteo) en bosques de niebla fragmentados en el norte de Perú. Usando radiotelemetría (10 individuos en 7 paisajes) estimamos que la media del rango de hogar para el frutero verdinegro basada en 95% densidad de Kernel (KDE) fue $3,72 \pm 1,70$ ha, y de 100% Polígono Mínimo Convexo (MCP) fue $1,85 \pm 0,84$ ha. La densidad del frutero verdinegro en bosque primario fue igual que en fragmentos, y significativamente más alta que en zonas de bosques en regeneración o silvopastoriles. Al mismo tiempo, la densidad en el bosque estuvo correlacionada negativamente con la cobertura del dosel medida con densitometría esférica. Concluimos que el frutero verdinegro puede persistir en paisajes fragmentados porque posee rangos de hogar pequeños y se encuentra en lugares con aperturas del dosel parcialmente abierto. Recomendamos el mantenimiento de bosque en regeneración u otras formas de hábitat sucesionales con abundancia de arbustos para mejorar la conectividad poblacional y la persistencia del frutero verdinegro en fragmentos aislados.

Abstract · Home range and habitat use of the Green-and-black Fruiteater *Pipreola riefferii* in fragmented montane forests of northern Perú

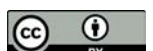
Habitat fragmentation has driven many species to local extinction, mainly those with small populations. However, certain landscape features allow some species to persist despite the impact on their habitats. From 2016 to 2019, we studied the home range, habitat use, and densities of the Green-and-black Fruiteater *Pipreola riefferii* (estimated from point counts) in fragmented cloud forests in northern Peru. Using radio telemetry (10 individuals in 7 landscapes), we estimated that the mean home range for the Green-and-black Fruiteater based on 95% Kernel Density (KDE) was 3.72 ± 1.70 ha, and 100% Minimum Convex Polygon (MCP) was 1.85 ± 0.84 ha. The density of the Green-and-black Fruiteater in the primary forest was the same as in fragments and significantly higher than in regenerating forests or silvopastures. Density in forests and fragments was also negatively correlated with canopy cover measured through spherical densitometry. We conclude that the Green-and-black Fruiteater can persist in fragmented landscapes because it has small home ranges and is found in forests with canopy openings. We recommend maintaining regenerating forests or other successional habitats with abundant shrubs to improve population connectivity and the persistence of the Green-and-black Fruiteater in isolated forest fragments.

Key words: Cotingidae · Fragmentation · Habitat use · Neotropics · Radiotelemetry.

INTRODUCCIÓN

En los bosques montanos tropicales de los Andes, la agricultura a pequeña escala es la causa principal de la degradación de los ambientes forestales (Curtis et al. 2018). La conversión agrícola de bosques contiguos produce paisajes con varios hábitats remanentes, incluso fragmentos de bosque, vegetación sucesional temprana y zonas silvopastoriles que colectivamente se refieren como “campos” (Daily et al. 2001). El proceso simultáneo de la pérdida y fragmentación del hábitat tiene un impacto negativo, particularmente para especies de aves que requieren extensiones grandes de bosque poco perturbado, como insectívoros del sotobosque, frugívoros grandes y otras especies que son sensibles al tamaño del área en que viven (Renjifo 1999, Bennet & Saunders 2010, Jones et al. 2021).

Los estudios han demostrado que una especie tiene más probabilidades de persistir en un hábitat fragmentado cuando exis-



ten varias poblaciones locales interconectadas, pues incorporan múltiples fragmentos en su área de distribución y realizan movimientos de forrajeo diarios o movimientos ocasionales entre fragmentos (Hanski 1999, Gillies & St. Clair 2008). En ausencia de estas condiciones, una población pequeña de aves sería más vulnerable a la extinción local (Hanski 1999) debido a la disminución de la conectividad y a la reducción del flujo genético (Wolftmann et al. 2012). En particular, especies de tamaño grande que requieren recursos alimenticios distribuidos en áreas extensas, como muchas especies de frugívoros, suelen desaparecer de los fragmentos pequeños (Kattan et al. 1994, Palacio et al. 2019). Por esto, son necesarios estudios que evalúen los requisitos de tamaño de área, las asociaciones especie-hábitat, los movimientos territoriales y los cambios en la abundancia a través de gradientes de uso de la tierra para comprender el efecto de la fragmentación del hábitat en la persistencia de los frugívoros y de otras especies tropicales de montaña (e.g., Renjifo 2001, Kattan & Beltran 2002).

El frutero verdinegro *Pipreola riefferii* es un frugívoro perteneciente a la Familia Cotingidae, distribuido desde el norte de Venezuela hasta el centro de Perú, principalmente desde los 1000 hasta los 2900 m s.n.m. (Snow 2020, Figura 1). El frutero verdinegro, es una especie categorizada como de Preocupación Menor (LC, BirdLife International 2016), utiliza bosques montanos tropicales a través de la cordillera andina, principalmente en el sotobosque y el sub-dosel (Renjifo 2001, Hilty 2003). Aunque la especie puede utilizar bordes de bosque (O’Dea & Whittaker 2007, Becker et al. 2008), dos estudios en paisajes fragmentados indican que la especie es sensible a la fragmentación y sus poblaciones disminuyen en los fragmentos aislados (Renjifo 2001, Jones et al. 2021). Para clarificar la sensibilidad de la especie ante perturbaciones antropogénicas, estimamos en el norte de Perú (1) el rango de hogar de la especie por la primera vez, (2) asociaciones de microhábitats en relación con la estructura forestal, y (3) la densidad de la especie en áreas de bosque continuo, fragmentos de bosque, bosque en regeneración (bosque secundario) y áreas silvopastoriles.

MÉTODOS

Áreas de estudio. El presente estudio se realizó en los bosques montanos nublados del departamento de Amazonas, Perú, entre mayo de 2016 y julio de 2019 a lo largo de un gradiente de elevación (1800–3100 m s.n.m.) y con precipitación media anual entre 1000–1500 mm (Newell et al. 2022). Estos bosques tienen una historia de fragmentación que se inició en los años ochenta debido a la conversión a tierras agrícolas, principalmente pastizales para ganado o chacras mantenidas por familias locales. La región sigue siendo una frontera de desarrollo y ha perdido 2,6% de su bosque entre los años 2000–2017 según el Global Forest Watch (2019). El hábitat remanente se compone en su mayoría de fragmentos pequeños de bosque maduro, bosque en regeneración (bosque secundario que consiste principalmente de arbustos con pocos árboles grandes) y zonas silvopastoriles (pastos con arbustos aislados como cercados y algunos árboles remanentes). Los fragmentos de bosque conservan árboles maduros de gran tamaño y un amplio dosel, y son mantenidos por los habitantes locales para proteger las fuentes de agua, preservar la naturaleza y guardar madera para la construcción de casas.

Los bosques estudiados se ubicaron en siete paisajes cerca de la ciudad capital de Chachapoyas (Figura 2): (1) Área de Conservación Comunal Las Palmeras de Ocol, Molinopampa (6°16’16.54”S, 77°34’24.40”O; 2200–2400 m s.n.m.); (2) Fundo Ecológico Don Diego, Anexo de Gualulo – Bongará (5°51’25.40”S, 77°54’20.41”O; 2450–2550 m s.n.m.); (3) Área de Conservación Privada Huiquilla, Luya (6°23’13.40”S, 77°59’28.00”O, 2700–3000 m s.n.m.); (4) Anexo de San Lorenzo – Bongará (5°48’48.97”S, 78°0’27.42”O; 2450–2800 m s.n.m.); (5) Anexo de Levanto – Chachapoyas (6°17’21.94”S, 77°51’30.22”O; 2750–3100 m s.n.m.); (6) Área de Conservación Privada Bosque Berlín, Bagua Grande (5°54’5.66”S, 78°25’27.14”O; 2050–2350 m s.n.m.); (7) Comunidad Campesina de Beirut (Corosha), Bongará (5°49’40.04”S, 77°48’36.90”O; 1850–2150 m s.n.m.). En todos los paisajes se realizó el estudio en un sitio de bosque contiguo maduro y en 2–7 fragmentos de bosque (tamaño promedio: 4,35 ha; rango: 0,8–219



Figura 1. Macho de frutero verdinegro *Pipreola riefferii* en Amazonas, Perú. (Foto por I. Ausprey).

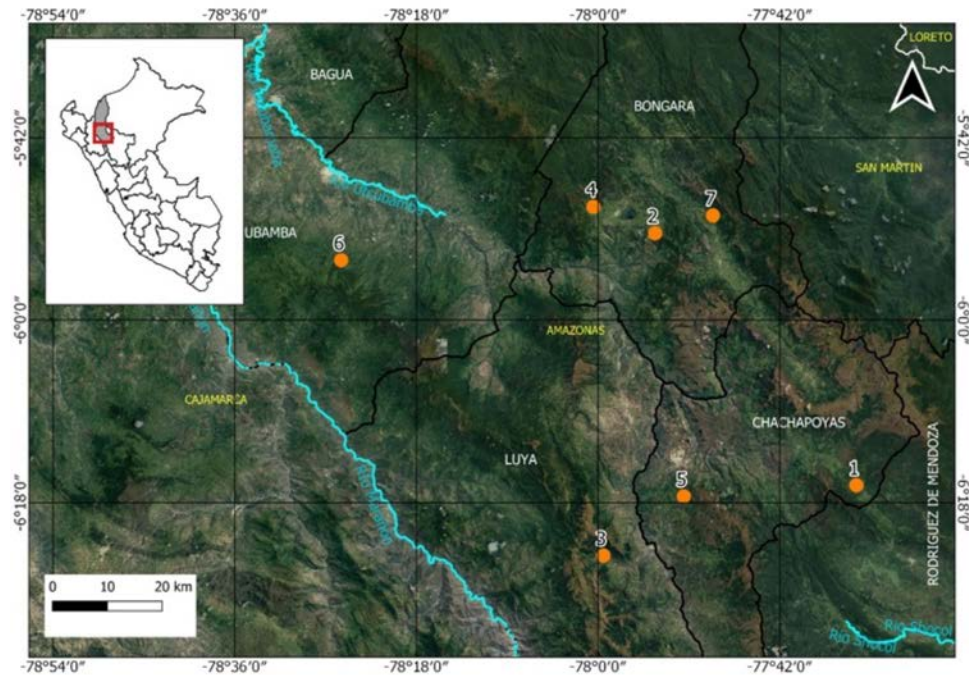


Figura 2. Ubicación de los siete paisajes de estudio en el departamento de Amazonas, Perú. (1) Área de Conservación Comunal Las Palmeras de Ocol, Molinopampa. (2) Fundo Ecológico Don Diego, Anexo de Gualulo – Bongará. (3) Área de Conservación Privada Huiquilla, Luya. (4) Anexo de San Lorenzo – Bongará. (5) Anexo de Levanto – Chachapoyas. (6) Área de Conservación Privada Bosque Berlín, Bagua Grande. (7) Comunidad Campesina de Beirut (Corosha), Bongará.

ha). En cinco paisajes trabajamos en sitios de bosque en regeneración y en zonas silvopastoriles. Determinamos que los fragmentos habían estado aislados por un período de 15–30 años con base en un análisis de fotos satelitales de Landsat y conversaciones con los dueños locales.

Estimación del rango de hogar. Para la estimación del rango de hogar del frutero verdinegro se utilizaron los datos obtenidos a través de captura, marcaje y colocación de radiotransmisores en los paisajes 1, 2, 3, 4, y 7, como se detalla a continuación.

Captura y marcaje. Capturamos frutereros verdinegros con redes de niebla como parte de un estudio demográfico de las aves de los bosques montañosos peruanos (Chumpitaz et al. 2018), siguiendo las técnicas y recomendaciones del Consejo Norteamericano de Anillado (NABC 2003). Utilizamos redes de niebla de 18 x 2,8 m, 12 x 2,8 m y de 6 x 2,8 m con una apertura de 20 mm (Avinet Inc., Dryden, NY, USA), que fueron abiertas desde media hora antes de la salida del sol hasta aproximadamente las 13:00 h. Se colocaron redes por 500 horas-red en los sitios de bosque continuo y bosque en regeneración y 250 horas-red en fragmentos de bosque. Una vez capturados, los individuos fueron marcados con un anillo de metal grabado con un código único. Repetimos ese protocolo cada año (2016–2019) y anotamos la posición con un GPS de la red de cada captura y recaptura.

Colocación de radiotransmisores y seguimiento. Para la colocación de transmisores seleccionamos individuos que no mostraban signos evidentes de estrés, como jadeo (abrir y cerrar el pico), ojos cerrados, esponjamiento de sus plumas y flacidez, especialmente del cuello (NABC 2003). Debido a que estábamos interesados en estimar el rango de hogar, sólo incluimos individuos adultos, cuya edad fue determinada usando el sistema de codificación para determinar la edad de las aves basada en la secuencia de mudas y plumajes (Johnson and Wolfe 2017), y los patrones de muda y osificación del cráneo elaborado para las especies de la zona (Newell et al. datos

y fotos no publicadas). Colocamos 13 radiotransmisores (tres en 2016, cinco en 2017, dos en 2018 y tres en 2019) Lotek PicoPip Ag376 con un peso de 1,3 g (3% de la masa corporal media de la especie [44 g]). Los radiotransmisores fueron colocados en la espalda de cada ave usando el cemento adhesivo Torbot (Torbot Group, Inc., Cranston, Rhode Island, USA), un adhesivo quirúrgico diseñado para la piel. Para el análisis utilizamos los datos de 10 individuos (tres en hembras y siete en machos) debido al escaso número de registros obtenidos para los tres restantes.

Para el registro diario de la ubicación se utilizó una antena portable Yagui de tres elementos (ATS 3 Element Folding Yagi), cable coaxial y un radio receptor (Communications Specialists R-1000). El seguimiento fue realizado por una persona y enfocado en un solo individuo, durante las primeras horas de la mañana hasta el atardecer (rango: 06:00 h–17:30 h). Cada individuo fue reubicado al menos 60 min después del último registro, para evitar que las observaciones seguidas aumentaran la autocorrelación, que daría como resultado una varianza e intervalos de confianza subestimados (Lair 1987). Para el registro de los individuos se empleó un dispositivo Garmin GPSMAP 64s, y cuando el individuo estaba en una zona de difícil acceso, se usó la técnica de mapeo de parcelas (“spot mapping”), mediante la cual se estimó la distancia en metros y se tomó el ángulo respecto al Norte (azimut) hacia la ubicación del individuo, y posteriormente se reubicó la posición (Terborgh et al. 1990, Ralph et al. 1995). No se realizaron registros durante períodos de tiempo con lluvia (Leavelle et al. 2015) o neblina. Los frutereros fueron seguidos entre tres y siete días dentro del rango de horario establecido.

Construcción de los rangos de hogar. Construimos los rangos de hogar para cada individuo, usando la estimación de densidad de Kernel (KDE) (Seaman & Powell 1996). Usamos área núcleo 50% KDE y 95% KDE, además del Polígono Mínimo Convexo (MCP) al 100% (Tori et al. 2016). Este último se utilizó debido a que el tamaño muestral era demasiado pequeño

para usar KDE ($N < 20$). Para el cálculo de KDE utilizamos el programa Geospatial Modelling Environment (GME) versión 0.7.2.1 (Beyer 2012) y usamos la Probabilidad de Validación Cruzada (CVh) en vez de LSCV (Método de Suavizado de Validación Cruzada de Mínimos Cuadrados) porque el LSCV puede afectar los datos que consisten en una muestra pequeña ($N < 50$) (Horne & Garton 2006). Luego calculamos el área dentro de cada polígono usando QGIS versión 3.6.0-Noosa (TeamQD 2016). Finalmente, calculamos los MCPs al 100% en el programa R usando los paquetes *move* y *adehabitathR* (Calenge 2006, R Core Team 2019, Kranstauber et al. 2020).

Estimación de la densidad y uso del hábitat. Para estimar la densidad e identificar el uso del hábitat del frutero verdinegro utilizamos los datos de los censos obtenidos a través de puntos de conteo y muestreo de parcelas circulares de vegetación ubicadas en cada punto de conteo.

Censos. Se realizaron censos mediante puntos de conteo a lo largo de transectos para estimar la densidad de la especie (mayo–noviembre en 2016 y 2017). En cada sitio de bosque se estableció un transecto de 12 puntos de conteo (100 m entre cada uno). En los fragmentos, dependiendo del tamaño del mismo, se establecieron transectos de 1–9 puntos. Cada punto de conteo fue visitado tres veces en total y se realizaron censos durante 10 minutos por solo un observador (IJA) quien había pasado seis meses en la región aprendiendo las vocalizaciones en 2015 antes de empezar los censos (Ralph et al. 1995, Ralph et al. 1996). Los censos se realizaron durante las dos primeras horas después del amanecer (06:00h–08:00h) durante el máximo período de vocalizaciones de las aves en días sin lluvia o viento. El observador registró cada individuo, la hora de observación y estimó la distancia al ave desde el punto central de conteo por la fuerza de su vocalización (Reynolds et al. 1980). La mayor parte de individuos (98%) fueron identificados por vocalizaciones. En total se realizaron censos en 46 puntos: 7 en bosque primario, 29 en fragmentos de bosque primario, 5 en bosque en regeneración y 5 en zonas silvopastoriles. Más detalles sobre el diseño de los censos están publicados en Ausprey et al. (2022).

Vegetación. En cada punto de conteo se midieron tres variables relacionadas a la estructura de la vegetación: la cobertura del dosel, la altura de los árboles mediante estimación visual y la densidad de arbustos con diámetro a la altura del pecho (DAP) < 10 cm en una parcela circular de 11,3

m de radio basado en un protocolo modificado de Martin et al. (1997). La cobertura del dosel fue medida usando un densitómetro esférico (Forestry Suppliers, Concave Model C) en cuatro puntos seleccionados al azar dentro de la parcela y usamos el promedio de esos valores para obtener la cobertura del dosel.

Estimación de densidad y uso del hábitat. La densidad del frutero verdinegro fue estimada usando un *hierarchical n-mixture model* que incorporó *distance sampling* (función *gdist-samp* en el paquete *unmarked* de R; Fiske & Chandler 2011). Este modelo incorpora dos formas de error de detección: emigración temporal (individuos que no vocalizan entre repeticiones de visitas) y detectabilidad (incapacidad de detectar la vocalización de un individuo por su distancia del observador).

Primero, comparamos tres modelos usando las funciones de detección *half-normal*, *hazard rate* y *uniform*. Cada modelo fue parametrizado con covariables de elevación del sitio, hábitat y área de los fragmentos, controlando el número de puntos en cada sitio (*offset*). Durante la selección de modelos basados en el Criterio de Información de Akaike (AIC), las funciones de detección *half-normal* y *hazard rate* fueron las mejores y usamos *half-normal* para todos los análisis posteriores. Segundo, comparamos cinco modelos con todas las combinaciones de covariables de hábitat (bosque primario, fragmento de bosque primario, bosque en regeneración dominado por arbustos y zonas silvopastoriles), elevación, y tamaño del fragmento, más un modelo sin covariables (*null model*). Elegimos el mejor modelo basado en el AIC y calculamos la densidad en función del mejor modelo. Tercero, analizamos sólo los datos en sitios de bosque primario y fragmentos de bosque primario para determinar las características de la estructura de hábitat que están asociados con cambios en la densidad de la especie. Específicamente, usamos tres variables: la cobertura del dosel, la altura de los árboles y la densidad de arbustos con DAP < 10 cm.

RESULTADOS

Rango de hogar. Nuestro estudio encontró que el rango de hogar promedio ($\pm DS$) estimado para el frutero verdinegro usando 100% MCP fue de $1,85 \pm 0,85$ ha y el promedio ($\pm DS$) de área encontrado usando los estimadores 95% KDE y 50% KDE fue $3,72 \pm 1,70$ y $0,86 \pm 0,59$ ha, respectivamente (Tabla 1, Figura 3) ($N = 10$). Además, presentamos las distancias (5 a

Tabla 1. Estimación del rango de hogar derivado por la técnica Polígono Mínimo Convexo (MCP) y la Estimación de Densidad de Kernel (KDE) para el frutero verdinegro *Pipreola riefferii* en un bosque nublado fragmentado, Amazonas, Perú, 2016–2019.

Individuo	Sitio	Hábitat	N° Puntos	Días de seguimiento	Sexo	MCP (ha)		
						100%	95%	50%
N2187	HUIQ03	Bosque en regeneración (dominado por arbustos)	21	7	H	2,36	5,66	1,14
N2416	PALM04	Bosque primario	40	6	M	2,84	4,54	1,54
N2524	SANL03	Bosque primario fragmentado	31	4	H	0,91	1,88	0,24
N2555	PALM04	Bosque primario fragmentado	22	5	M	1,08	2,81	0,51
N2477	HUIQ13	Bosque en regeneración (dominado por arbustos)	16	5	M	1,29	-	-
N2030	HUIQ03	Bosque en regeneración (dominado por arbustos)	19	3	M	2,94	-	-
N2080	CORO03	Bosque primario	14	4	M	1,78	-	-
N2160	CORO01	Bosque primario	13	3	H	2,91	-	-
N2179	CORO01	Bosque primario	16	3	M	0,88	-	-
N2414	POMA09	Bosque primario	14	3	M	1,54	-	-
Promedio (DS)						1,85 (0,84)	3,72 (1,70)	0,86 (0,59)

215 metros) y el tiempo (0,23 a 2,26 años) en el que fueron recapturados otros adultos del frutero verdinegro en la zona de estudio ($N = 9$), que apoyan la evidencia de la existencia de rangos de hogar pequeños para la especie (Tabla S1, Material Suplementario).

Densidad. En total realizamos 86 observaciones del frutero verdinegro durante los censos. Se logró determinar la densidad de la especie para cada hábitat de la siguiente manera (promedio \pm SE): bosque primario ($1,21 \pm 0,294$ ind/ha), fragmentos de bosque primario ($0,781 \pm 0,224$ ind/ha), bosque en regeneración dominado por arbustos ($0,355 \pm 0,172$ ind/ha) y zonas silvopastoriles ($0,056 \pm 0,058$ ind/ha). Dado que ambos sexos cantan (ver grabaciones de hembras: Macaulay Library ML41237 y ML224690641), el tamaño del territorio estimado por puntos de conteo en bosques o fragmentos sería de

aproximadamente 1,8 – 3 ha, un rango similar al rango de hogar estimado utilizando radiotelemetría.

Uso de hábitat. El modelo más parsimonioso indica que la densidad del frutero verdinegro está influenciada por el hábitat y no por la elevación ni por el tamaño del fragmento (Tabla S2). En función de la mejor variable que se ajusta al modelo, analizamos sólo los datos relacionados al hábitat y encontramos que la densidad fue cuatro veces menor en bosques en regeneración dominados por arbustos y 10 veces menor en áreas silvopastoriles ($P < 0,05$) (Tabla S3A; Figura 4). Además, con base en las características de la estructura de hábitat asociados a cambios en su densidad, encontramos que la densidad del frutero verdinegro en bosques y fragmentos está correlacionada negativamente con la cobertura del dosel ($P = 0,009$) (Tabla S3B).

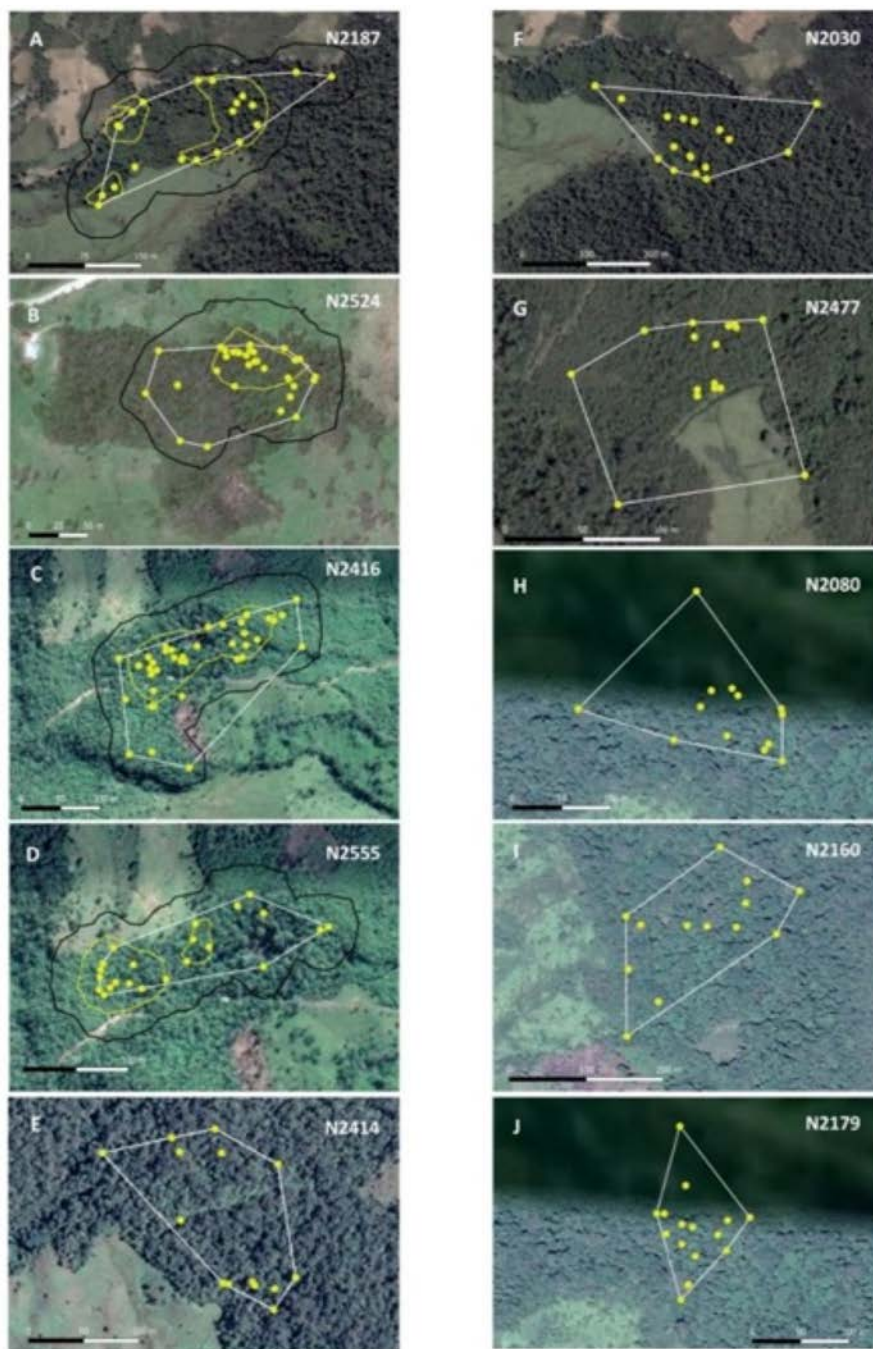


Figura 3. Rangos de hogar estimados para el frutero verdinegro *Pipreola riefferii* en Amazonas, Perú, en el período 2016–2019, A–D: Muestran 95% KDE (línea negra), áreas núcleo 50% KDE (línea amarilla) y 100% MCP (línea blanca), E–J: Muestran rangos de hogar basados en MCP100%, cada punto amarillo corresponde a una localización georreferenciada durante los días de seguimiento.

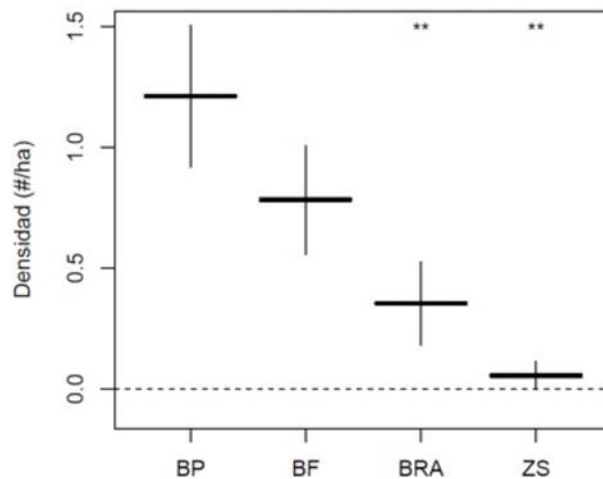


Figura 4. Densidad ($\pm 95\%$ intervalo de confianza) del frutero verdinegro *Pipreola riefferii* en cuatro hábitats que se encuentran en paisajes agrícolas en Amazonas, Perú, durante el período 2016–2019: bosque primario (BP), fragmentos de bosque (BF), bosque en regeneración con abundancia de arbustos (BRA), y zonas silvopastoriles (ZS). Los asteriscos significan diferencias significativas entre bosque primario y otros tipos de hábitat ($P < 0,05$).

DISCUSIÓN

Los frugívoros neotropicales han mostrado respuestas mixtas a la fragmentación del bosque. En general, la presencia y/o la abundancia de los frugívoros disminuyen dentro de fragmentos pequeños, especialmente cuando se trata de especies de aves con tamaños corporales medianos a grandes que pueden ser sensibles al tamaño del área o más susceptibles a la competencia interespecífica por recursos alimentarios limitados (Sodhi et al. 2004, Giraud et al. 2008, Lees & Peres 2008, Bregman et al. 2014a, 2014b, Rueda-Hernández 2015). Dichas disminuciones pueden mitigarse, al menos parcialmente, en sitios con estructuras vegetales complejas que proporcionan una abundante disponibilidad de frutas y otros recursos alimenticios (Morante-Filho et al. 2018, Lima y Guilherme 2021). Por esta razón, muchas especies también se asocian con bordes de bosque y hábitats de sucesión temprana en paisajes en proceso de restauración forestal (Restrepo et al. 1999, Welford 2000). Los frugívoros también parecen exhibir una menor limitación de dispersión en comparación con otros grupos dietéticos y pueden cruzar pequeños claros en la cubierta forestal (Poulsen 1994, Laurance et al. 2004). Sin embargo, las brechas más grandes entre matrices hostiles, como los pastos, representan una barrera (Lees y Peres 2009) y el aumento de la conectividad y la cobertura forestal a grandes escalas espaciales se ha relacionado con una mayor diversidad de frugívoros dentro de los fragmentos (Walter et al. 2017). En general, nuestros resultados respaldan la idea de que los frugívoros pueden persistir en paisajes moderadamente perturbados, como fragmentos de bosques maduros, con efectos más negativos en paisajes que sufren altos niveles de perturbación, como en sitios con agricultura de alta intensidad (Gomes et al. 2008).

La persistencia del frutero verdinegro en fragmentos se debe, en parte, a su rango pequeño de hogar. Evidenciamos que la especie tiene un rango extremadamente pequeño en comparación con otras especies de frugívoros neotropicales de tamaño corporal similar o más pequeño cuyos rangos de hogar han sido estimados por radiotelemetría, como el saltarín de corona blanca (*Pseudopipra pipra*, 1,19–5,73 ha;

Tori et al. 2016), el saltarín azul *Chiroxiphia caudata* (1,6–15,6 ha; Hansbauer et al. 2008), el saltarín cabecidorado *Ceratotipra erythrocephala* (3,0–14,4 ha), el saltarín frentiblanco *Lepidothrix serena* (2,8–13 ha), el saltarín de barba blanca *Manacus manacus* (2,1–14,1 ha), el saltarín gargantiblanco *Corapipo gutturalis* (2,0–10,0 ha; Théry 1992, pero ver Durães et al. 2007), el cortarramas peruano *Phytotoma raimondii* (0,68–3,44 ha; Rivas 2015) y la cotinga picoamarillo *Carpodectes antoniae* (3,1–9,2 ha; Leavelle et al. 2015). El hecho que algunos individuos de frutero verdinegro utilizaron el bosque en regeneración como parte de sus territorios (Figura 3G) y que la densidad de las poblaciones estuvo correlacionada negativamente con la cobertura del dosel, significa que puede usar y persistir en bosques con áreas abiertas (“canopy gaps”). Esto apoya la idea antes descrita de que la especie utiliza partes de bosques que están moderadamente perturbadas como los bordes (O’Dea & Whittaker 2007, Becker et al. 2008).

Durante este estudio no encontramos evidencias de movimientos de larga distancia para la especie como ha ocurrido con otros frugívoros neotropicales como el saltarín cabecirrojo *Ceratotipra mentalis*, el chipe grande *Icteria virens* y el zorzal pardo *Turdus grayi*, los cuales se desplazaron entre 0,5 y 2,0 km desde el lugar de anillamiento hasta otros fragmentos de bosque (Estrada et al. 1993, Díaz-Vélez et al. 2015). Otras especies de frugívoros de tamaño mediano, tales como la urraca turquesa *Cyanolyca turcosa*, la tångara montana encapuchada *Buthraupis montana* y la tångara de gorro blanco *Sericossypha albocristata*, han sido observados volando a través de brechas de 100 m en el bosque (Poulsen 1994). En nuestro estudio, todos los individuos de frutero verdinegro que seguimos se quedaron en sus parches y las recapturas de anillamiento indicaron que la especie tiene una alta tasa de fidelidad al sitio. La distancia máxima de recaptura fue 215 m, y tres recapturas de más de 2 años mostraron que los individuos se habían trasladado un máximo de 100 m. La fidelidad al sitio podría ser explicada por la ubicación y disponibilidad del alimento, que además condiciona la selección del hábitat (Rolando 2002). Toda esa evidencia apoya los datos de radiotelemetría y sugiere que la especie, no sólo tiene rangos pequeños de hogar, sino que tampoco se mueve distancias

grandes.

El hecho de que el frutero verdinegro posee rangos pequeños de hogar y la ausencia de evidencia de desplazamientos entre parches, sugiere que la especie podría verse afectada por la baja conectividad funcional entre parches. De hecho, la ocupación de la especie ha disminuido o se ha extinguido en fragmentos aislados de más de 50 años en tres lugares diferentes de Colombia (Rengifo 1999, Castaño-Villa & Patiño-Zabala 2008, Jones et al. 2021). Los parches estudiados en la región peruana de Amazonas han permanecido aislados del bosque contiguo desde hace 15 a 30 años y aún conservan poblaciones del frutero verdinegro. Es posible que las poblaciones en los fragmentos todavía tengan una deuda de extinción y la extinción local ocurrirá cuando transcurra un mayor tiempo de aislamiento como ha sido observado en los fragmentos de bosque de niebla de San Antonio en Colombia. En esa localidad, la comunidad de aves ha cambiado considerablemente a través de 100 años de aislamiento (Kattan et al. 1994, Tilman et al. 1994, Halley et al. 2016, Gómez et al. 2021). Sin embargo, la especie ha persistido con una tendencia de población estable durante 100 años en los fragmentos de San Antonio (área total = 700 ha), lo que sugiere que fragmentos con áreas suficientemente grandes pueden sustentar a la especie durante largos períodos de tiempo (Palacio et al. 2019).

La persistencia de algunas especies de grandes frugívoros en áreas de borde pueden resultar de su proximidad a bosques continuos o a la presencia de árboles remanentes (O'Dea & Whittaker 2007). Los bosques secundarios maduros también ofrecen flexibilidad para complementar áreas de bosque primario, porque proporcionan un hábitat suficiente para la persistencia de varias especies de aves (Gascon et al. 1999, Antongiovanni & Metzger 2005). La cantidad de hábitat disponible es importante, porque el área requerida para reproducirse exitosamente varía entre especies y las que necesitan áreas amplias son más sensibles a la fragmentación de los bosques (Bayard & Elphick 2010). En general, es más probable que las especies de aves tropicales persistan en fragmentos rodeados por una matriz de paisaje permeable, especialmente aquellas que contienen características estructurales que facilitan el movimiento de las aves entre parches de hábitat (Castellón & Sieving 2006, Gillies & St. Clair 2008). Por lo anterior, recomendamos el mantenimiento de bosques en regeneración u otras formas de hábitat sucesional para mejorar la conectividad poblacional y la persistencia del frutero verdinegro en fragmentos aislados.

Aunque nuestro estudio proporciona una primera estimación del área de distribución de la especie y su sensibilidad a la alteración del hábitat a través de un gradiente de cambio de uso de la tierra agrícola, quedan muchas preguntas con respecto a la historia natural de la especie. Primero, sólo pudimos estudiar aves durante la estación seca en el norte de Perú. Estudios que examinen los movimientos de la especie en diferentes regiones y durante todo el año proporcionarían información más detallada sobre la estacionalidad del tamaño y la ubicación del territorio. Además, sería recomendable aumentar la intensidad del muestreo, especialmente con transmisores de GPS automatizados, ya que proporcionarían

mejores estimaciones del tamaño del área de hogar y los comportamientos de movimiento a escala fina. Segundo, aún no comprendemos los mecanismos biológicos que impulsan el colapso de las poblaciones dentro de paisajes intensamente perturbados. Los estudios que contrastan la importancia relativa de los impulsores hipotéticos, como la disponibilidad de alimentos, la ecomorfología o la sensibilidad del comportamiento, proporcionarían información crítica para restaurar los paisajes propicios para el frutero verdinegro (e.g., Ausprey et al. 2022). Finalmente, no se han publicado estudios demográficos de la especie y se desconocen los factores ambientales que determinan la supervivencia y el reclutamiento. Dada su distribución amplia y abundante, y su tamaño corporal suficiente para transportar transmisores, recomendamos que los investigadores consideren al frutero verdinegro como una especie modelo para estudiar los impactos del cambio global en las comunidades de aves de los bosques montaños tropicales.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a todos los asistentes de campo por su colaboración durante cinco largas temporadas en los bosques montaños del norte de Perú y a todos los compañeros en las innumerables campamentos y madrugadas: M. Antezana Aponte, A.R. Antezana Ccencho, P.B. Ayala Nagao, E.V. Berrocal Rodríguez, J.F. Castro Ospina, J. Cereghetti, K.M. Chumpitaz Trujillo, D. Guevara Apaza, A.C. Felix Caballero, E. Flores Cabrejos, A.S. Herrera Reto, L.L. Horna Ordinola, R.A. Huayanca Munarriz, E.I. Nuñez Cortez, J.W. Ortiz Herrera, P.M. Ordoñez Buezo de Manzanedo, A.C. Paca Condori, N.J. Peña Girón, R.O. Pérez Purizaca, J.N. Pisconte Camargo, T.V. Poma Coyla, V. Rimarichín Cayatopa, M.C. Ríos Vásquez, V.E. Sánchez Cabrera, M.E. Seminario Rebolledo y W. Zhou. Agradecemos a las comunidades campesinas y dueños de las tierras donde trabajamos por permitirnos el acceso a sus terrenos y ayudarnos con la logística. Una lista completa está en el Material Suplementario. Agradecemos a las comunidades por los permisos para trabajar en sus bosques. Todos los métodos fueron realizados según el protocolo de IACUC #201508764 de la Universidad de la Florida (EEUU) y con permiso del Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR) de Perú (# 221-2016-SERFOR/DGGSPFFS). Recibimos fondos de: National Geographic Society (EC-50749R-18), el fondo de Katherine Ordway y el laboratorio de la Conservación de Ecosistemas del Museo de la Historia Natural de la Florida (FLMNH), el Programa de la Conservación y Desarrollo de los Trópicos de la Universidad de Florida (UF), la American Ornithological Society (Wetmore Memorial and Mewaldt-King Research Awards), la Wilson Ornithological Society (Paul Stewart Research Award), becas de viaje de FLMNH, la Facultad de Biología de UF (Michael May Research Grant), y becas de la UF Graduate School y el Instituto de la Biodiversidad de UF. Nuestro agradecimiento a la Editora Asociada, Adriana Rodríguez-Ferraro, y a los revisores del manuscrito por sus constructivas sugerencias.

REFERENCIAS

Antongiovanni, M & JP Metzger (2005) Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian Forest

- fragments. *Biological Conservation* 122: 441–451. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.09.005>
- Ausprey, IA, FL Newell & SK Robinson (2022) Functional response traits and altered ecological niches drive the disassembly of cloud forest bird communities in tropical montane countrysides. *Journal of Animal Ecology* 91: 2314–2328. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13816>
- Bayard, TS & CS Elphick (2010) How area sensitivity in birds is studied. *Conservation Biology* 24: 938–947. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01480.x>
- Becker, CD, TM Loughin & T Santander (2008) Identifying forest-obligate birds in tropical moist cloud forest of Andean Ecuador. *Journal of Field Ornithology* 79: 229–244. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2008.00184.x>
- Beyer, HL (2012) *Geospatial Modelling Environment*. Version 0.7.2.1. Disponible en <http://www.spatial ecology.com/gme> [Consultado el 24 de enero de 2020].
- BirdLife International. 2016. *Pipreola riefferii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22700782A93796258. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22700782A93796258.en> [Accessed 11 July 2023].
- Bregman TP, CH Sekercioglu & JA Tobias (2014a) Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: implications for ecosystem function and conservation. *Biological Conservation* 169: 372–383. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.024>
- Bregman, TP, AC Lees, N Seddon, HEA MacGregor, B Darski, A Aleixo, MB Bonsall & JA Tobias (2014b) Species interactions regulate the collapse of biodiversity and ecosystem function in tropical forest fragments. *Ecology* 96: 2692–2704. <https://doi.org/10.1890/14-1731.1>
- Calenge, C (2006) The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat uses by animals. *Ecological Modelling* 197: 516–519. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>
- Castaña-Villa, GJ & JC Patiño-Zabala (2008) Extinciones locales de aves en fragmentos de bosque en la región de Santa Elena, Andes Centrales, Colombia. *El Hornero* 23: 23–24. <https://doi.org/10.56178/eh.v23i1.746>
- Castellón TD & KE Sieving (2006) An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation Biology* 20: 135–145. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00332.x>
- Chumpitaz, K, FL Newell & IJ Ausprey (2018) Utilización de patrones de muda para determinar la edad de la Reinita de Corona Rojiza (*Myiothlypis coronata*). *Ornitología Neotropical* 29: S75–S81. <https://doi.org/10.58843/ornneo.v29i2.161>
- Curtis, PG, CM Slay, NL Harris, A Tyukavina & MC Hansen (2018) Classifying drivers of global forest loss. *Science* 361: 1108–1111. <https://doi.org/10.1126/science.aau3445>
- Daily, GC, PR Ehrlich & GA Sánchez-Azofeifa (2001) Countryside Biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11: 1–13. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0001:CBUOHD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0001:CBUOHD]2.0.CO;2)
- Díaz-Velez, MC, WR Silva, MA Pizo & L Galetto (2015) Movement patterns of frugivorous birds promote functional connectivity among Chaco Serrano woodland fragments in Argentina. *Biotropica* 47: 475–483. <https://doi.org/10.1111/btp.12233>
- Estrada, A, R Coates-Estrada, D Meritt, S Montiel & D Curiel (1993) Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. Pp. 245–257 en Fleming, TH & A Estrada (eds). *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Springer, Dordrecht, Bélgica.
- Fiske, I & R Chandler (2011) Unmarked: an R Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance. *Journal of Statistical Software* 43: 1–23. <https://doi.org/10.18637/jss.v04.3.110>
- Gascon C, TE Lovejoy, RO Bierregaard, JR Malcolm, PC Stouffer, HL Vasconcelos, WF Laurance, B Zimmerman, M Tocher & S Borges (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223–229. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00080-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00080-4)
- Gillies, CS & CC St. Clair (2008) Riparian corridors enhance movement of a forest specialist bird in fragmented tropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 19774–19779. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803530105>
- Giraud AR, SD Matteucci, J Alonso, J Herrera & RR Abramson (2008) Comparing bird assemblages in large and small fragments of the Atlantic Forest hotspots. *Biodiversity and Conservation* 17: 1251–1265. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9309-9>
- Global Forest Watch (2019) *Forest cover data*. Disponible en www.globalforestwatch.org [Consultado el 1 de mayo de 2019].
- Gomes, GLL, V. Oostra, V. Nijman, AM, Cleef & M. Kappelle (2008) Tolerance of frugivorous birds to habitat disturbance in a tropical cloud forest. *Biological Conservation* 141: 860–871. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.01.007>
- Gómez, C, EA Tenorio & CD Cadena (2021) Change in avian functional fingerprints of a Neotropical montane forest over 100 years as an indicator of ecosystem integrity. *Conservation Biology* 35: 1552–1563. <https://doi.org/10.1111/cobi.13714>
- Halley, JM, N Monokrousos, AD Mazaris, WD Newmark & D Vokou (2016) Dynamics of extinction debt across five taxonomic groups. *Nature Communications* 7: 1–6. <https://doi.org/10.1038/ncomms12283>
- Hanski, I (1999) Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamics landscapes. *Oikos* 87: 209–219.
- Hansbauer, MM, I Storch, S. Leu, JP Nieto-Holguin, RG Pimental, F Knauer & JPW Metzger (2008) Movements of neotropical understory passerines affected by anthropogenic forest edges in the Brazilian Atlantic rainforest. *Biological Conservation* 141:782–791.
- Hilty, SL. 2003. *Birds of Venezuela*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Horne, JS & GO Garton (2006) Likelihood cross-validation versus least squares cross-validation for choosing the smoothing parameter in kernel home-range analysis. *The Journal of Wildlife Management* 70: 641–648. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[641:LCVLS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[641:LCVLS]2.0.CO;2)
- Johnson, EI & JD Wolfe (2017) *Molt in Neotropical Birds: Life History and Aging Criteria*. CRC Press: Boca Raton, Florida, USA.
- Jones, HH, E Barreto, O Murillo & SK Robinson (2021) Turnover-driven loss of forest-dependent species changes avian species richness, functional diversity, and community composition in Andean forest fragments. *Global Ecology and Conservation* 32: e01922. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01922>
- Kattan, GH, H Alvarez-López & M Giraldo (1994) Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8: 138–146. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08010138.x>
- Kattan, GH & WH Beltran (2002) Rarity in antpittas: territory size and population density of five *Grallaria* spp. In a regenerating habitat mosaic in the Andes of Colombia. *Bird Conservation International* 12: 231–240. <https://doi.org/10.1017/S0959270902002149>
- Kranstauber, B, M Smolla & AK Scharf (2020) *Move: visualizing and analyzing animal track data*. R package version 3.3.0. Disponible en <https://CRAN.R-project.org/package=move> [Consultado el 24 de enero de 2020].
- Lair, H (1987) Estimating the location of the focal center in Red Squirrel home ranges. *Ecology* 68: 1092–1101. <https://doi.org/10.2307/1938381>
- Laurance, SGW, PC Stouffer, WF Laurance (2004) Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. *Conservation Biology* 18: 1099–1109. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00268.x>

- Leavelle, KM, LL Powell, GVN Powell & A Forsyth (2015) A radio-telemetry study of home range and habitat use of the endangered Yellow-billed Cotinga (*Carpodectes antoniae*) in Costa Rica. *The Wilson Journal of Ornithology* 127: 302–309. <https://doi.org/10.1676/wils-127-02-302-309.1>
- Lees, AC & CA Peres (2008) Avian life-history determinants of local extinction risk in a hyper-fragmented neotropical forest landscape. *Animal Conservation* 11: 128–137. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00162.x>
- Lees, AC & CA Peres (2009) Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos* 118: 280–290. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16842.x>
- Lima, J & E Guilherme (2021) Birds associated with treefall gaps in a lowland forest in southwestern Brazilian Amazonia. *Acta Amazonica*: 42–51. <https://doi.org/10.1590/1809-4392202002380>
- Martin, TE, C Paine, CJ Conway, WM Hochachka, P Allen & W Jenkins (1997) *BBIRD field protocol*. Biological Resources Division Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, Missoula, MT.
- Morante-Filho, JC, V Arroyo-Rodríguez, M de Souza Pessoa, E Cazetta & D Faria (2018) Direct and cascading effects of landscape structure on tropical forest and non-forest frugivorous birds. *Ecological Applications* 28: 2024–2032. <https://doi.org/10.1002/eap.1791>
- Newell, FL, IJ Ausprey & SK Robinson (2022) Spatiotemporal climate variability in the Andes of northern Peru: Evaluation of gridded datasets to describe cloud forest microclimate and local rainfall. *International Journal of Climatology* 42: 5892–5915. <https://doi.org/10.1002/joc.7567>
- North American Banding Council (NABC) (2003) *Guía de estudio del anillador de Norteamérica*. North American Banding Council Publication Committee, California, USA.
- O’Dea, N & RJ Whittaker (2007) How resilient are Andean montane forest bird communities to habitat degradation? *Biodiversity and Conservation* 16: 1131–1159. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9095-9>
- Palacio, RD, GH Kattan & SL Pimm (2019) Bird extirpations and community dynamics in an Andean cloud forest over 100 years of land-use change. *Conservation Biology* 34: 677–687. <https://doi.org/10.1111/cobi.13423>
- Poulsen, BO (1994) Movements of single birds and mixed-species flocks between isolated fragments of cloud forest in Ecuador. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 29: 149–160. <https://doi.org/10.1080/01650529409360927>
- R Core Team (2019) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en <https://www.R-project.org/> [Consultado el 24 de enero 2020].
- Ralph CJ, JR Sauer & S Droege (1995) Managing and monitoring birds using point counts: standards and applications. Pp. 161–168 en Ralph CJ, S Droege & JR Sauer (eds). *Monitoring bird populations by point counts*. General Technical Report PSW-GTR-149, U.S. Department of Agriculture, Pacific Southwest Research Station, Forest Service. Albany, California, USA.
- Ralph, CJ, GR Geupel, P Pyle, TE Martin, DF DeSante & B Milá (1996) *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. General Technical Report PSW-GTR159, U.S. Department of Agriculture, Pacific Southwest Research Station, Forest Service. Albany, California, USA.
- Renjifo, LM (1999) Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conservation Biology* 13: 1124–1139. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98311.x>
- Renjifo, LM (2001) Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of subandean bird species. *Ecological Applications* 11: 14–31. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0014:EONAAAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0014:EONAAAL]2.0.CO;2)
- Restrepo, CN, CN Gomez & S Heredia (1999) Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit–frugivore interactions in a neotropical montane forest. *Ecology* 80: 668–685. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[0668:AETGAF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[0668:AETGAF]2.0.CO;2)
- Reynolds RT, Scott JM & Nussbaum RA (1980) A variable circular plot method for estimating bird members. *Condor* 82: 309–313. <https://doi.org/10.2307/1367399>
- Rivas E (2015) Ámbito de hogar, fidelidad al sitio y selección de recursos de la Cortarrama Peruana (*Phytotoma raimondii*) en el bosque seco de talara, noroeste de Perú. *Ornitología Neotropical* 26: 179–191.
- Rolando, A (2002) On the ecology of home range in birds. *Revue d’Ecologie, Terre et Vie* 57: 53–73. <https://doi.org/10.3406/rev.2002.2381>
- Rueda-Hernandez, R, I MacGregor-Fors & K Renton (2015) Shifts in resident bird communities associated with cloud forest patch size in Central Veracruz, Mexico. *Avian Conservation and Ecology* 10: 2. <https://doi.org/10.5751/ACE-00751-100202>
- Seaman, DE & RA Powell (1996) An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* 77: 2075–2085. <https://doi.org/10.2307/2265701>
- Snow, D (2020) Green-and-black Fruiteater (*Pipreola riefferii*) en del Hoyo, J, A Elliott, J Sargatal, DA Christie & E de Juana (eds.) *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. Disponible en <https://www.hbw.com/node/57004> [Consultado el 24 febrero 2020]
- Sodhi, NS, LH Liow & FA Bazzaz (2004) Avian extinctions from tropical and subtropical forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 323–345. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130209>
- TeamQD (2016) QGIS geographic information system. Open-source geospatial foundation project. Disponible en <http://qgis.org> [Consultado el 1 de enero de 2020]
- Terborgh, J, SK Robinson, TA Parker III, CA Munn, N & Pierpont (1990) Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* 60: 213–238. <https://doi.org/10.2307/1943045>
- Théry, M (1992) The evolution of leks through female choice: Differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 227–237.
- Tilman, D, RM May, CL Lehman & MA Nowak (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- Tori, WP, KH Bodawatta, K Tanager, EL Lewis, DS Neumeister, & J Hogle (2016) White-crowned manakin (*Dixiphia pipra*) use of space in the Ecuadorian Amazon. *Ornitología Neotropical* 27: 145–154. <https://doi.org/10.58843/ornneo.v27i0.33>
- Walter, ST, L Browne, J Freile, J Olivo, Mónica González & J Karubian (2017) Landscape-level tree cover predicts species richness of large-bodied frugivorous birds in forest fragments. *Biotropica* 49: 838–847. <https://doi.org/10.1111/btp.12469>
- Welford, MR (2000) The importance of early successional habitats to rare, restricted-range, and endangered birds in the Ecuadorian Andes. *Bird Conservation International* 10: 351–359. <https://doi.org/10.1017/S0959270900000307>
- Woltmann, S, BR Kreiser, & TW Sherry (2012) Fine-scale genetic population structure of an understory rainforest bird in Costa Rica. *Conservation Genetics* 13: 925–935.