

Dinámica temporal y espacial de una comunidad de aves en un gradiente altitudinal de la Cordillera Volcánica Central de Costa Rica, vertiente Caribe

Temporal and spatial dynamics of a bird community along an altitudinal gradient on the Caribbean slope of the Cordillera Volcánica Central of Costa Rica

CAMILO LOAIZA-G.

Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Apartado 1350-3000, Heredia, Costa Rica. cloaiza_81@yahoo.com

RESUMEN

La conservación y manejo de la biodiversidad requieren evaluaciones precisas del número y dinámica de las especies en las comunidades. Se estimó la riqueza de aves a 100, 200, 400 y 500 m en el transecto Volcán Barva - La Selva, Cordillera Volcánica Central de Costa Rica, vertiente Caribe entre los años 2004 y 2009. Se comparó la riqueza entre las elevaciones 100 m y 500 m y se estimó la probabilidad de que especies de una elevación ocurran en otra. La mayor riqueza se da a los 500 m. La probabilidad de que especies de estrato de 100 m ocurran en el de 500 m es del 92% (IC95%: 78,56% - 100%) y de que especies de 500 m ocurran a 100 m es del 68% (IC95%: 56,35% - 82,53%). Además, se calcularon para 2005, 2006, 2007 y 2008, la riqueza, la probabilidad de extinción local y tasa de colonización local. La comunidad presenta incremento de la riqueza anual con un pico en el año 2007 seguido de un decrecimiento hasta el 2008. En el período 2005-2008 se da un equilibrio dinámico con una mayor proporción de extinciones locales (tasa de extinción local de 7%) que proporción de colonizaciones locales (tasa de colonización de 5%). La entrada y salida de migratorias latitudinales altera esta tendencia. A 500 m se espera mayor representatividad de grupos tróficos de aves al ser el más diverso, sin embargo, se debe proteger y mantener la integridad del gradiente para mantener la comunidad de aves.

Palabras clave. Ecología de comunidades, estación biológica La Selva, Parque Nacional Braulio Carrillo, riqueza de especies.

ABSTRACT

Conservation and management of biodiversity requires an accurate assessment of the dynamics and number of species in a given community. Between 2004 and 2009, bird richness was estimated along the Volcán Barva- La Selva transect on the Caribbean slope of the Cordillera Volcánica Central of Costa Rica at 100, 200, 400 and 500 m elevation. Species richness was compared between 100m and 500m and the probability that species from one altitude occurred at another was also estimated. The highest richness values were found at 500 m. The probability that a species that occurs at 100 m also occurs at 500 m was 92% (95% CI: 78.56% - 100%) and the probability that a species found at 500 m also occurs at 100 m was 68% (95% CI: 56.35% - 82.53%). Additionally, the richness and probabilities of local extinction and local colonization were estimated for the years 2005, 2006, 2007, and 2008. The community presented a trend towards increased annual richness with the highest point in 2007 followed by a decrease in 2008. During the period 2005-2008 the community experienced dynamic equilibrium with a higher proportion of local extinctions (local extinction rate of 7%) compared to local colonizations (local colonization rate of 5%).

Entry and exit of latitudinal migratory species altered this tendency. A greater representation of trophic groups of birds is expected at 500 m elevation; however, the ecological integrity of the gradient should be maintained to preserve the community of birds.

Key words. Communities ecology, La Selva biological station, Braulio Carrillo National Park, species richness.

INTRODUCCION

La conservación y el manejo de la biodiversidad requieren evaluaciones precisas del número y composición de especies en las comunidades biológicas (Colwell y Coddington 1994). Entre los principios usados actualmente para guiar la conservación y el manejo está el de la protección de áreas con alta riqueza de especies, pues esta es una manera efectiva de conservar la biodiversidad y sostener funciones ecológicas claves (Scott *et al.* 1987, Myers *et al.* 2000).

Históricamente, la diversidad ha sido medida por una amplia gama de índices que frecuentemente se componen de dos elementos, el número de especies y sus abundancias (Magurran 1988). Estos dos componentes se han medido separadamente, por lo que se ha hecho énfasis en la riqueza de especies (Colwell y Coddington 1994, Gaston 1996).

La riqueza de especies ha sido considerada como el número de especies contadas en una muestra; no obstante, recientemente se reconoce que no todas las especies son detectadas pues hay muchas especies raras, que temporalmente están ausentes de un área particular de muestreo, o porque el investigador no las ve o no las conoce bien (Kery y Royle 2008). Por ende, estos estimadores y sus tendencias deben ser aplicados teniendo en cuenta que la detectabilidad de las especies es generalmente imperfecta y heterogénea (Kery y Schmid 2004). Esto ha conducido a

usar estimadores probabilísticos de riqueza de especies (Solow 1993, Reed 1996). La estimación de riqueza de especies por medio del análisis Bayesiano es una solución, ya que considera la detección imperfecta de especies (Kery y Royle 2009).

La dinámica espacial de las comunidades de aves se puede analizar, teniendo una probabilidad de detección similar entre localidades por medio del análisis de diversidad beta o tasa de recambio de especies, concepto relevante en muchas investigaciones en biología de la conservación y la ecología de comunidades. Las comparaciones entre diferentes elevaciones podrían ser útiles entre otras cosas para el diseño de reservas pues permitirían detectar dónde hay más recambio de especies y así priorizar estas franjas del gradiente como núcleo o zona intangible (Scott *et al.* 1993, Conroy y Noon 1996, Nichols *et al.* 1998a). El análisis de dinámica espacial de la comunidad de aves puede ser enriquecido al evaluar la homogeneidad de los grupos tróficos entre las diferentes elevaciones de un gradiente, ya que la importancia de estos grupos cambia según la zona de vida y por ende según la elevación (Black y Loiselle 2000).

También, determinar la cantidad de especies migratorias altitudinales que ocurren en un gradiente altitudinal, puede generar información valiosa sobre la integridad ecológica del bosque, pues son aves que en su mayoría dependen de ciclos de floración y fructificación y que por ende contribuyen con procesos claves de este como la polinización

y dispersión de semillas ([Stiles 1985](#), [Young et al. 1998](#)).

La composición de especies de una comunidad local de aves es determinada por la adición de especies a través de colonización local exitosa, el establecimiento de poblaciones reproductoras y por la pérdida de especies por medio de la extinción local ([Wiens 1992](#)). Así, en términos de escala temporal, debe existir un estado de equilibrio dinámico con extinciones locales compensado por colonizaciones locales ([Nichols et al. 2006](#)), pero también debe darse un tiempo transicional durante el cual puede ocurrir un incremento o un decrecimiento en el número de especies ([Husté y Boulinier 2007](#)).

Muchas estrategias de conservación y manejo asumen de manera implícita que la riqueza de especies y las tasas de colonización y extinción son constantes. Sin embargo, estos parámetros constantes, es decir que en dos períodos de tiempo las tasas no cambien su valor, no implican la ausencia de colonización y extinción. Incluso con tasas constantes, los procesos ecológicos no son estáticos y existe un recambio en la composición de especies. Así, la variación temporal en las tasas de extinción y colonización representa una fuente adicional de variabilidad tanto en el valor de la riqueza de especies como en la composición de especies ([Fleishman et al. 2006](#)).

Las aves responden a variaciones ambientales en el tiempo y en el espacio cambiando su tamaño poblacional, expandiendo o contrayendo su ámbito de distribución o migrando hacia áreas con condiciones más tolerables y favorables. Por esto, la manera más apropiada y eficiente de discernir patrones y probar teorías es a través de comparaciones de diferentes situaciones en la naturaleza; como por

ejemplo un “experimento natural” definido por la comparación del número de especies presentes en diferentes zonas altitudinales ([Wiens 1992](#)) o diferencias de riqueza entre años o períodos de tiempo. En otras palabras, evaluando la dinámica espacio-temporal de la comunidad.

El trabajo sobre dinámica de aves realizado por [Kery y Schmid \(2006\)](#), incluye a las migratorias latitudinales en su análisis de riqueza de especies a lo largo del tiempo, ya que considera que su llegada durante el período de muestreo puede alterar el supuesto de comunidad cerrada y por lo tanto representar una fuente de sesgo para los estimados de los parámetros que describen su dinámica.

En este trabajo se analiza la riqueza, la probabilidad de extinción y colonización local y la proporción de especies de una comunidad de aves en diferentes secciones en el gradiente altitudinal de la Cordillera Volcánica Central de Costa Rica, vertiente Caribe con el fin de evaluar la efectividad de esta iniciativa de conservación para este grupo de vertebrados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se desarrolló en el TEAM Costa Rica (Tropical Ecology Assessment and Monitoring Network o Red de Evaluación y Monitoreo Ecológico Tropical), el cual abarca el complejo de la Estación Biológica La Selva y el Parque Nacional Braulio Carrillo (47000 ha) sobre la ladera del Volcán Barva. Juntos, La Selva y el parque se extienden sobre un gradiente altitudinal conocido como el Transecto Volcán Barva - La Selva, que consiste en una franja altitudinal de bosque primario protegido que va desde los 50 hasta cerca de los 3000 m ([TEAM 2011](#)).

La estación Biológica La Selva se encuentra ubicada al noreste de Costa Rica, es propiedad de la Organización de Estudios Tropicales (OET) y el Parque Nacional Braulio Carrillo pertenece administrativamente al Área de Conservación Cordillera Volcánica Central del gobierno de Costa Rica. Esta franja comprende 1611 hectáreas de bosque húmedo tropical premontano de tierras bajas en la vertiente Caribe de la cordillera central (Sigel *et al.* 2006).

La precipitación promedio anual en La Selva es de 3962 mm, y el promedio mensual de temperatura en enero es de 24.7°C y en agosto de 27.1°C, consistente con una zona de vida de Bosque húmedo Tropical (Holdridge 1967). La época seca es relativamente corta, va desde enero hasta abril o mayo, con una pequeña época seca menos pronunciada en septiembre y octubre, y la época lluviosa va desde junio hasta diciembre (Levey 1988, Blake y Loiselle 2000). El régimen de lluvias en el Parque Nacional Braulio Carrillo es similar al de La Selva, aunque la época seca es más corta y menos pronunciada (Blake y Loiselle 2000).

El 73% de la cobertura boscosa de La Selva y el 75% del corredor que conecta con el Parque Nacional Braulio Carrillo es bosque primario dominado por *Pentaclethra maculosa* (Willd.) Kuntze, que constituye aproximadamente el 40 % del volumen total de su madera. El resto lo comprende una variedad de hábitats incluyendo pastizales abiertos, bosque secundario, y plantaciones abandonadas (Blake y Loiselle 2000, TEAM 2011).

Muestreo de campo

El muestreo de aves se realizó sobre parcelas (AMI-Área de Monitoreo Integrado) de 100 hectáreas de extensión (1km²) ubicadas en bosque primario del transecto a las altitudes de: 100 m (AMI 1); (única parcela ubicada

dentro de la estación La Selva), 200 m (AMI 2), 400 m (AMI 4) y 500 m (AMI 3), la últimas tres ubicadas dentro del PN Braulio Carrillo. La selección de la ubicación de las AMI, consideró cuatro criterios: sólo bosque primario; evitar aguas estancadas y zonas de fuerte potencial de inundación, cercanía a áreas secundarias, idealmente lugares a una hora de caminata desde los campamentos y que constituyan representación altitudinal dentro del transecto de 35 a 2800 m (Fig. 1).

Para analizar una posible autocorrelación espacial entre las parcelas se realizó una prueba basada en el Índice de Moran (IM) por medio del software PAST (PAleontological STatistics. Version 3.15). Se consideraron las coordenadas de las esquinas más cercanas de las cuatro parcelas. $IM = -0.26 / P = 0.99 / \alpha = 0.05$. Resultado no significativo: los puntos de estas parcelas están en el espacio de una manera aleatoria, como lo afirma la hipótesis nula de esta prueba y por ende no hay autocorrelación espacial. Se hizo el análisis para todas las esquinas y el resultado fue no significativo también (Hammer *et al.* 2001).

A partir de la base de datos generada por TEAM en el transecto Volcán Barva-La Selva, Cordillera Volcánica Central Costa Rica (21.628 registros), los muestreos realizados entre el 2004 y 2009 fueron utilizados para el análisis de la dinámica temporal y espacial del ensamble de aves. La metodología utilizada por el equipo TEAM Costa Rica para coleccionar los datos de campo es un protocolo estandarizado utilizado en varios sitios del mundo (TEAM 2011).

Cada año tuvo cuatro períodos de muestreo; abril, junio, septiembre y diciembre. Las parcelas fueron divididas en puntos de conteo de 50 m de radio, separados entre sí por una distancia de 200 metros, para un total de 36 puntos por parcela. La detección en estos puntos fue visual y aural.

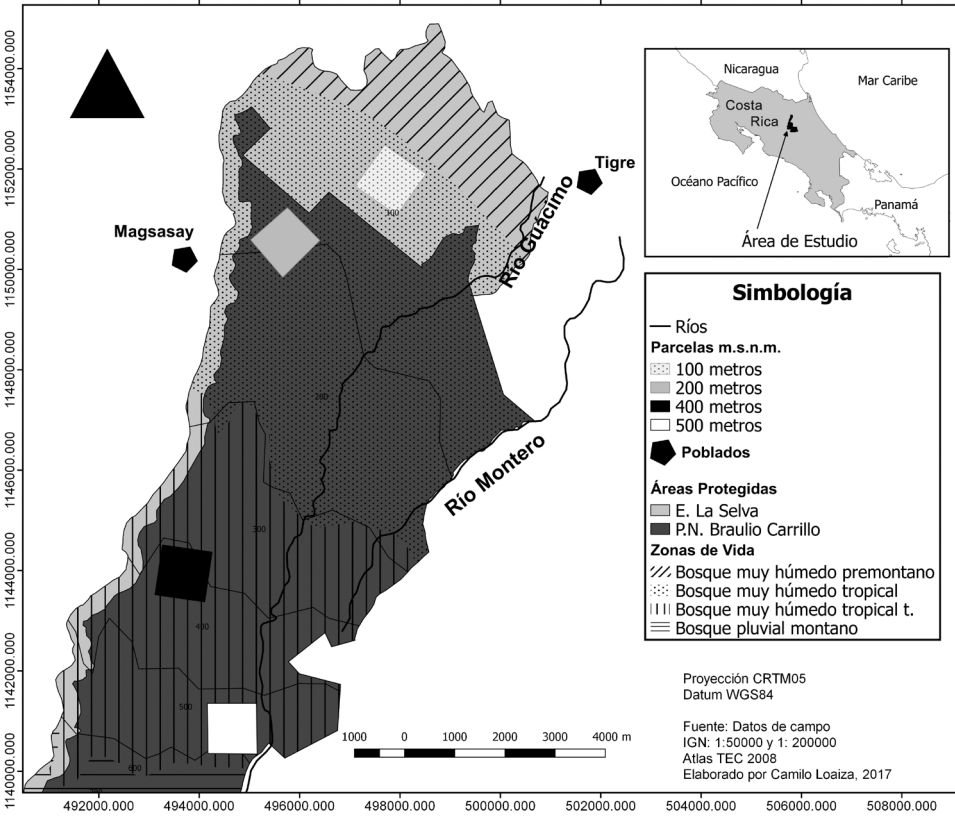


Figura 1. Ubicación de parcelas de muestreo de aves dentro del Transecto Volcán Barva - La Selva, en La Estación Biológica La Selva y El Parque Nacional Braulio Carrillo, para el período 2004 – 2009.

El investigador del equipo TEAM, quien fue el mismo para todos los años del presente estudio, muestreó durante 10 minutos cada punto de conteo en cada parcela, una vez por período de muestreo. El conteo comenzó a las 05:30 y finalizó a las 09:30. La detección aural se realizó en los mismos sitios y de manera simultánea a la visual con un segundo investigador que obtuvo grabaciones durante los mismos diez minutos por medio de un micrófono unidireccional (Micrófono direccional Sennheiser ME 66); una Grabadora Sony TCM 5000 de casete convencional y una Grabadora Marantz PMD 660 digital. TEAM construyó una sola base de datos con las detecciones en

cada punto de conteo, de la cual la mayoría de los ítems son detecciones visuales y aurales, seguida de aurales y por último unas pocas detecciones sólo visuales. Todos los datos obtenidos en campo de forma visual y/o aural, fueron complementados con el análisis de las grabaciones posterior al campo, lo cual incrementó enormemente la probabilidad de detección del muestreo.

Análisis de Datos

Las tendencias de la riqueza a nivel espacial, la comparación de riqueza entre años y entre elevaciones, la estimación de parámetros de dinámica espacial y temporal

y la comparación de las probabilidades de detección se realizó mediante la comparación gráfica de los intervalos de confianza de los estimados ([Cumming et al. 2007](#)). Estos autores aseguran que cuando las dos muestras son independientes, y dependiendo del tamaño de la muestra, mientras menor sea el traslape de las barras del intervalo, menor va a ser el valor de p y la evidencia de una verdadera diferencia entre los grupos comparados será más fuerte. En el caso de los estimados de riqueza calculados por medio del programa COMDYN para cada período o elevación, el sistema calcula un estadístico y por medio de remuestreo a partir de una sola muestra (Bootstrapping estadístico) genera pseudovalores para calcular el intervalo de confianza. Por lo anterior, no se realizan pruebas estadísticas para comparar esos estimados, pues la única manera de comparar este tipo de estadísticos sería generar pseudovalores a partir del estimado, generar una varianza y calcular un estadístico, comparar con un valor crítico teórico y obtener un valor de p que muestre significancia.

Estimación de la riqueza total y por elevación

Para estimar la riqueza total y por elevación es decir a la altitud en la cual se ubica el AMI o la parcela de muestreo, se utilizó una aproximación bayesiana a un modelo jerárquico cuya estructura conceptual jerárquica modela la ocurrencia de cada especie por separado evaluando su probabilidad de detección y su tasa de ocupación para llegar a conocer un fenómeno biológico de jerarquía superior que es la riqueza de la comunidad. Este modelo permite la detección imperfecta de las especies para comunidades espacialmente estructuradas, lo que es una ventaja sobre metodologías tradicionales que no incorporan ni la ocurrencia individual de cada especie ni su probabilidad de detección para estimar riqueza. Los supuestos de este modelo son:

a) La probabilidad de ocupación debe ser independiente para especies y unidades de muestreo, b) La detección es independiente entre especies y unidades de muestreo, c) Las detecciones son independientes a lo largo del tiempo en una misma unidad de muestreo, d) La distribución de los “logits” de la ocurrencia y la probabilidad de detección debe ser modelada adecuadamente y e) La metacomunidad es cerrada, constante a lo largo del tiempo ([Kery y Royle 2009](#)).

Este análisis se realizó para la comunidad de aves con las migratorias latitudinales y sin ellas, y se tuvieron en cuenta registros de todos los años incluidos en el muestreo, desde el 2004 hasta el 2009. Los modelos se ajustaron con los programas JAGS que permiten un análisis de modelos jerárquicos bayesianos usando la Cadena Markov Monte Carlo (MCMC) a través de los paquetes de R ([R Core Team 2012](#)) R2jags versión M. 20120.03-08 ([Yu y Yajima 2012](#)) y rjags versión 3-7 ([Plummer 2012](#)). Los estimados se graficaron por medio del paquete de R ([R Core Team 2012](#)) ggplot2 versión 0.9.2.1 ([Wickham 2009](#)).

Análisis de la Dinámica Espacial y Temporal de la comunidad

Para el análisis de la dinámica temporal y espacial del ensamble de aves se utilizó el software COMDYN4 ([Hines et al. 1999](#)). Este software se basa en el modelo presencia-ausencia de las especies, ajustando el modelo M_h de jackknife, que asume heterogeneidad en las probabilidades de detección entre especies. Todos los gráficos de esta sección se realizaron en el paquete ggplot2 versión 0.9.2.1 ([Wickham 2009](#)) del programa R versión 2.15.2 ([R Core Team 2012](#)).

Se estimaron los parámetros: probabilidad de que especies de 500 m ocurran en 100 m, probabilidad de que especies de 100 m

ocurran en 500 m y probabilidad de detección para cada elevación. Se escogieron las elevaciones extremas pues como lo sugiere [Nichols *et al.* \(1998a\)](#) al utilizar COMDYN se deben comparar parcelas o áreas que difieran significativamente en el factor de estudio que en nuestro caso es elevación. Además, se quiere analizar el recambio de especies a lo largo del gradiente y los dos extremos serán los que nos den mayor información al respecto. Finalmente, se evaluó la estructura de los grupos tróficos en el gradiente calculando el porcentaje de especies de cada grupo en los conjuntos de especies compartidas y exclusivas de las elevaciones 100 m y 500 m. Los grupos utilizados fueron: Frugívoro, Insectívoro, Omnívoro, Semillero, Carnívoro, Nectarívoro y Carroñero.

Para evaluar la dinámica temporal de la comunidad se compararon los períodos anuales 2005-2006, 2006-2007, 2007-2008 y 2005-2008 con el fin de detectar los cambios del ensamble ocurridos durante el período de muestreo. No se analizó la dinámica entre cada par de muestreos pues se quiere evaluar tendencias anuales para dar respuesta a necesidades de conservación. Los datos del año 2004 se excluyeron del análisis porque el esfuerzo de muestreo para este año fue menor; se incluyeron solo dos parcelas de las cuatro que se incluyeron en los años siguientes. También es importante tener en cuenta que para el año 2008 sólo se realizaron tres sesiones de muestreo, no hubo muestreo en diciembre, por lo que se incluyeron los datos de enero, el único muestreo realizado para el 2009 para equilibrar el esfuerzo de muestreo y aprovechar la información.

Para establecer la dinámica temporal entre los períodos de muestreo, que parte del estimado de riqueza, se calcularon los

estimados de los siguientes parámetros: riqueza y probabilidad de detección para cada año, probabilidad de extinción local y probabilidad de colonización local de especies. Estos parámetros se calculan contabilizando las proporciones de especies perdidas o ganadas al finalizar un período determinado ([Nichols *et al.* 1998b](#)). El único supuesto del programa COMDYN es la heterogeneidad en la detectabilidad de las especies. Los estimados de la dinámica espacial y temporal entre 2005-2008 se realizaron excluyendo las especies migratorias latitudinales para evaluar su incidencia en la dinámica comunitaria.

RESULTADOS

Descripción General

Se observaron un total de 241 especies de aves, pertenecientes a 40 familias y 16 ordenes. Dentro de estas se detectaron 28 especies migratorias latitudinales y 44 migratorias altitudinales, que corresponden a 21.628 observaciones desde enero de 2004 hasta enero de 2009 (Anexo A del Material Suplementario).

Estimación de la Riqueza total y rangos de elevación

La riqueza total estimada fue de 288 especies (IC95%: 272 - 293 especies). La altitud con mayor riqueza estimada fue 500 m con 247 especies (IC95%: 229 - 271 especies) y la de menor de 100 m con 235 (IC95%: 216 - 271 especies). Se observó una tendencia descendente desde 500 m hasta la altitud menor con una diferencia de 12 especies (Fig. 2a). Se da el mismo patrón al realizar el análisis excluyendo las especies migratorias latitudinales, con una riqueza total estimada de 251 especies (IC95%: 235 - 265 especies) (Fig. 2b).

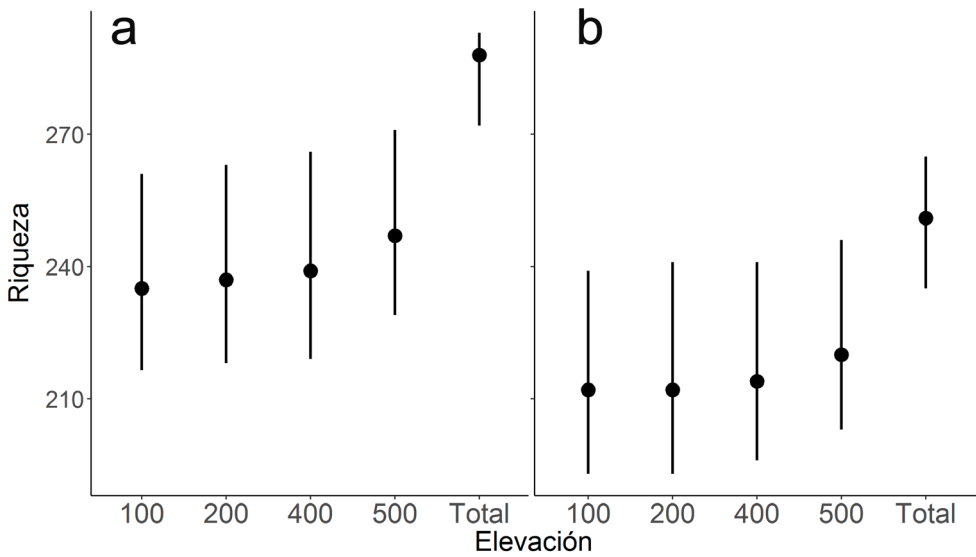


Figura. 2. Riqueza estimada total y por elevación (100, 200, 400 y 500 m) a partir del monitoreo realizado en los años 2004 a 2009 en el transecto Volcán Barva - La Selva, Cordillera Volcánica Central, Costa Rica con intervalos de confianza al 95%. **a.** incluyendo y **b.** excluyendo las especies migratorias latitudinales.

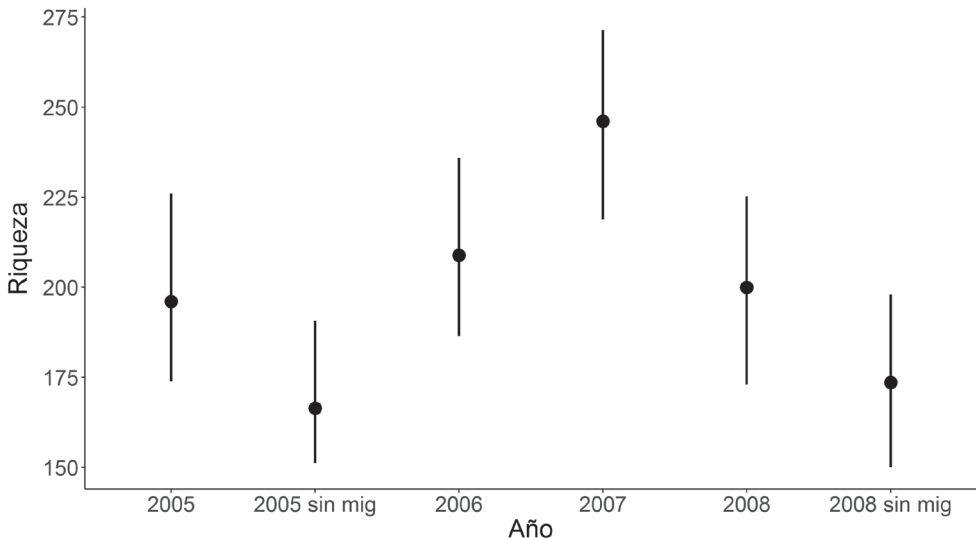


Figura. 3. Estimados de riqueza para los años 2005, 2006, 2007 y 2008 incluyendo y excluyendo especies migratorias para el 2005 y el 2008 en el transecto Volcán Barva - La Selva, Cordillera Volcánica Central, Costa Rica, con intervalos de confianza al 95%.

Análisis de la dinámica espacial de la comunidad

Para realizar el análisis de proporción de especies compartidas entre elevaciones se estimaron de nuevo los valores de riqueza para las elevaciones 100 m y 500 m aunque esta vez con el software COMDYN. De nuevo la altitud con mayor riqueza estimada fue 500 m. Al excluir las especies migratorias latitudinales la diferencia en los estimados se hace aún mayor (Tabla 1).

Los valores de la dinámica espacial (Tabla 1) evidencian que además de que la altitud 500 m es más rica que 100 m, 500 m presenta más especies exclusivas. Al excluir las especies migratorias de la elevación 100 m, hay una probabilidad de 100 % (aunque el intervalo baja hasta 77%) de que especies a 100 m ocurran a 500 m; en otras palabras, comparte el 100% de las especies presentes en la elevación 500 m, aunque no ocurra lo mismo en el caso contrario. Así, muchas de las especies que diferencian la elevación 100 m del 500 m son migratorias latitudinales.

Las especies compartidas y las especies exclusivas para cada elevación siguen una misma composición según el grupo trófico (Tabla 2).

También, se presentan registros de la representatividad de algunas familias en el transecto; por ejemplo, se registran 13 especies de grandes frugívoros (ocho Psittacidae y cinco Cotingidae) y 32 especies que dependen de una gran oferta de insectos grandes y hormigas (16 Thamnophilidae, cuatro Formicariidae y 12 Furnariidae, antes Dendrocolaptidae).

Análisis de la Dinámica Temporal de la comunidad

La riqueza anual presenta una tendencia al incremento y llega a un pico en el 2007 para después decrecer en el 2008. Para los años 2005 y 2008 se estimó la riqueza sin las especies migratorias por lo que los valores fueron más bajos. (Fig. 3).

Hay una probabilidad de extinción local de especies (proporción de especies perdidas) entre el año 2005 y 2006 de 6%

Tabla 1. Estimados de dinámica espacial de la comunidad de aves: Riqueza para cada elevación, probabilidad de que especies a 100 m ocurran a 500 m y probabilidad de que especies a 500 m ocurran a 100 m en el transecto Volcán Barva - La Selva, Cordillera Volcánica Central, Costa Rica, período 2005 -2008 con intervalos de confianza al 95%.

PARÁMETRO	ESTIMADO	IC95%-LI	IC95%-LS
Riqueza estimada COMDYN 100 (m)	165	139	186
Riqueza estimada COMDYN 500 (m)	222	192	248
Probabilidad de que especies de 100 m ocurran a 500 m	0,92	0,79	1,00
Probabilidad de que especies de 500 m ocurran a 100 m	0,69	0,56	0,83
Probabilidad de que especies de 100 m ocurran a 500 m sin migratorias	1,00	0,78	1,00
Probabilidad de que especies de 500 m ocurran a 100 m sin migratorias	0,72	0,59	0,87

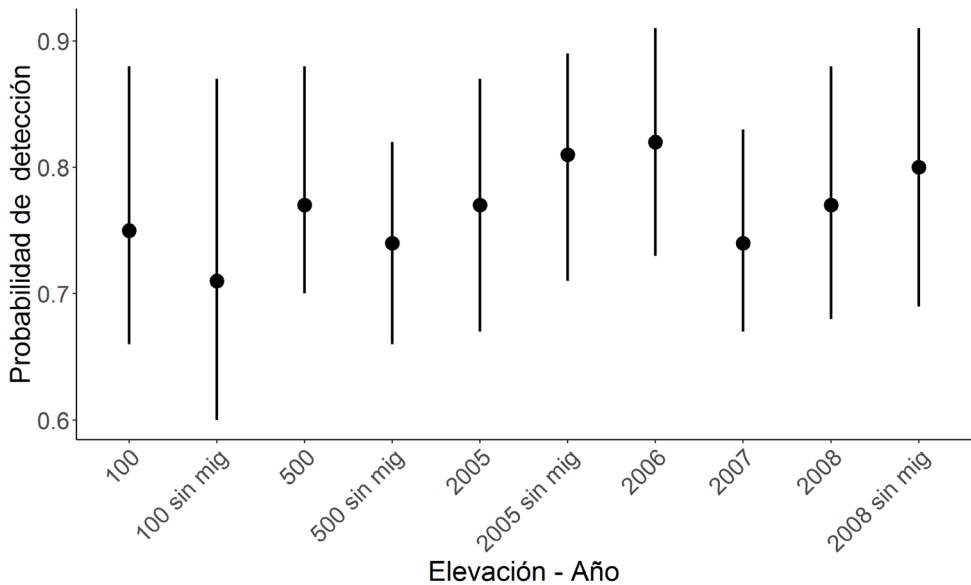


Figura 4. Estimados de la probabilidad de detección para las elevaciones y años evaluados en la dinámica temporal y espacial del transecto Volcán Barva - La Selva, Cordillera Volcánica Central, Costa Rica, período 2005-2008 con intervalos de confianza al 95%.

y una probabilidad de colonización local (proporción de especies ganadas) de especies de 6%, evidencia de un equilibrio entre la pérdida y colonización local de especies. Para el período 2006-2007 los valores respectivos fueron 8% y 15%, es decir que hubo una proporción de colonización excedente del 7%, aumentando el valor de la riqueza para 2007 (Fig. 3). Para el período 2007-2008 los valores fueron de 11% y 0,01%, es decir que hubo una proporción de extinción excedente de 10,99%. Finalmente, para el análisis global del período 2005-2008 los valores fueron de 7% y 5 %, es decir que hubo una proporción excedente del 2%. La tendencia global estaría afectada directamente por el período 2007-2008 que marcó una proporción muy alta de extinción local. Por lo tanto, existe evidencia de pérdida local de especies de la comunidad en el período evaluado. Al realizar el análisis 2005-2008 excluyendo las especies migratorias se tienen los valores respectivos de 8% y 8%,

es decir que se compensan los procesos de extinción y colonización. La entrada y salida de las migratorias de la comunidad altera esta dinámica, por lo que se podría pensar que muchas de estas especies harían parte del conjunto de especies que el modelo contabiliza como extinciones locales al migrar (Tabla 3).

Los estimados de probabilidad de detección para los diferentes estimados de riqueza analizados sobrepasan el 70%, lo cual robustece las inferencias realizadas en este trabajo.

Migratorias altitudinales

Finalmente, de las 44 especies migratorias altitudinales detectadas, el 46% (IC95%: 30 – 61) se detectaron en las cuatro elevaciones, el 14% (IC95%: 5 – 27) en tres elevaciones, el 20% (IC95%: 10 – 35) en dos elevaciones y el 20% (IC95%: 10 – 35) en una (Anexo A).

Tabla 2. Porcentaje de especies compartidas y exclusivas en las elevaciones 100 m y 500 m según la dietas o grupo trófico para las m transecto Volcán Barva - La Selva, Cordillera Volcánica Central, Costa Rica, periodo 2005 -2008 con intervalos de confianza al 95%.

DIETA O GRUPO TRÓFICO	% Especies compartidas (IC95%)	% Exclusivas 100 (IC95%)	%Exclusivas 500 IC(95%)
Insectívoro	44 (28-63)	45 (28-63)	39 (26-53)
Frugívoro	25 (17-34)	17 (6-33)	16 (7-28)
Insectívoro/Frugívoro	10 (5-17)	6 (0,6-19)	12 (5-24)
Nectarívoro	9,4 (5-16)	8,5 (2-23)	7 (2-17)
Carnívoro	4,3(1,4-9,7)	17 (6-33)	18 (9-30)
Omnívoro	5,17(1,9-10)	6 (6-33)	7 (2-17)
Otros	7,6 (6-18)	0	0

DISCUSIÓN

La mayor riqueza se encontró a los 500 m, lo cual coincide con lo que encontraron [Blake y Loiselle \(2000\)](#). Si se tiene en cuenta que las elevaciones más distantes comparten aproximadamente un 68% del total de las especies presentes a 500m y que las especies exclusivas para cada una de ellas se presentan en proporciones similares según sus grupos tróficos, es un hallazgo similar a lo encontrado por [Blake y Loiselle \(2000\)](#), quienes aseguran que la diversidad de la comunidad del transecto Volcán Barva - La Selva cambia poco entre los 50 m y los 1000 m y que a los 50 m y 500 m las comunidades son más similares en diversidad y composición de especies. Los cambios en composición a lo largo del transecto reflejan patrones de distribución de las especies que están siendo condicionados por varios factores. Entre ellos están el tipo de recursos presentes y los patrones

históricos de diversificación de las familias de aves ([Blake y Loiselle 2000](#)). Por ejemplo, las aves nectarívoras, con 9 % del total de las especies compartidas, están más representadas en elevaciones altas ([Terborgh 1971](#), [Stiles 1985](#)). Los grandes frugívoros son más comunes en elevaciones bajas ([Blake y Loiselle 2000](#)).

Por otro lado, [Rahbek \(1997\)](#) y [Patterson et al. \(1998\)](#), desarrollaron investigaciones de la estructura espacial de comunidades de aves neotropicales en gradientes altitudinales de los Andes suramericanos y sostienen que dentro de las zonas más diversas están las que se denominan “comunidades aves de tierras bajas” las cuales se ubican en zonas boscosas que van desde el nivel del mar hasta los 1500 m de altura. [Rahbek \(1997\)](#), afirma que dentro de esta “Gran comunidad” la diversidad debe ser muy homogénea y por ende se debería mantener la composición de especies entre elevaciones. En ese

Tabla 3. Estimados de los parámetros de la dinámica temporal de la comunidad de aves en el transecto Volcán Barva - La Selva, Cordillera Volcánica Central, Costa Rica, período 2005 -2008 con intervalos de confianza al 95%.

Años comparados	PARÁMETRO	ESTIMADO	IC95%-LI	IC95%-LS	Sin complemento
2005 - 2006	Probabilidad de Extinción local (Complemento)	0,94	0,83	1	6%
	Probabilidad de colonización local de especies (Complemento)	0,94	0,82	1	6%
2006 - 2007	Probabilidad de Extinción local (Complemento)	0,92	0,81	1	8%
	Probabilidad de colonización local de especies (Complemento)	0,85	0,76	0,96	15%
2007 - 2008	Probabilidad de Extinción local (Complemento)	0,89	0,77	1	11%
	Probabilidad de colonización local de especies (Complemento)	0,999	0,91	1	0,01%
2005 - 2008	Probabilidad de Extinción local (Complemento)	0,93	0,82	1	7%
	Probabilidad de colonización local de especies (Complemento)	0,95	0,81	1	5%
2005 - 2008 (Sin migratorias)	Probabilidad de Extinción local	0,91	0,79	1	8%
	Probabilidad de colonización local de especies	0,91	0,78	1	%

sentido, es bastante predecible que en esta investigación la elevación de 100 m y la de 500 m compartan gran porcentaje de especies.

Es necesario entender que existe una fuerte asociación entre grupos de aves y tipos de vegetación como bosque húmedo de tierras bajas, bosque húmedo montano, bosque nuboso, bosque enano donde cada grupo presenta diferentes ensambles de especies a lo largo del gradiente (Terborgh 1971, Patterson, *et al.* 1998). El área de estudio abarca dos tipos de biomas; tropical húmedo (50 m), y tropical húmedo en transición (500 m), una de las razones por las cuales se

presenta una diversidad de aves homogénea a lo largo del gradiente. Esto en términos ecológicos estaría relacionado con que las zonas de vida reflejan patrones de humedad que determinan la distribución de las plantas y a su vez estas determinan la distribución del recurso de la avifauna como insectos, frutos y semillas (Hartshorn 1983).

Nullet y Juvik (1994) defienden a la productividad como el factor más determinante en los patrones de distribución de la riqueza de aves en gradientes altitudinales del neotrópico, pues aseguran que presenta una fuerte correlación con la temperatura, precipitación y regímenes de

evaporación. Así, en un gradiente altitudinal probablemente estos factores abióticos varían de tal forma que la productividad, y por ende la diversidad de especies de aves, debería tener un pico hacia los límites inferiores del gradiente (Patterson *et al.* 1998). Así, si el intervalo de altitud del transecto Volcán Barva – La Selva se considerara de 0 m hasta los 3000 m como se debería evaluar, aunque en el muestreo de aves de TEAM no se haya incluido arriba de los 500 m, su pico o mayor valor de riqueza se podría dar hacia sus límites inferiores o a los 500 m.

Adicionalmente, para Rahbek (1997) quien trabajó con aves en un gradiente altitudinal de los Andes suramericanos; la mayor riqueza se da en una elevación con alta productividad y ciertas condiciones climáticas cerca al extremo inferior del gradiente altitudinal donde la riqueza aumenta desde el nivel del mar hasta un pico y luego decrece hasta su extremo superior. Para él, este pico de riqueza se presenta en la zona que abarca desde los 500 a los 1000 msnm.

Colwell y Lees (2000) plantean la teoría del “mid-domain effect” en la cual afirman que, para la mayoría de comunidades de especies, el solapamiento de sus intervalos de distribución se incrementa hacia el medio de los límites de estos y por ende los picos de riqueza ocurren en los niveles medios de este dominio o extensión, todo esto sin considerar que existe un gradiente ambiental que los condicione.

El resultado principal del análisis temporal comunitario es que la estructura de la comunidad de aves del transecto tuvo cambios en su composición durante el período evaluado y que los períodos menos estables fueron 2006-2007 y 2007-2008. Además, el balance global es de una mayor

proporción de especies extintas localmente que especies colonizando, aunque no se puede hablar de un fenómeno muy marcado sino más bien una tendencia leve. Autores como Nichols *et al.* (2006) y Husté y Boulínier (2007) plantean que en la escala temporal debe existir un estado de equilibrio dinámico que se da por la compensación de extinciones locales y colonizaciones locales. En este caso las tasas de colonización y extinción local no fueron similares, y la riqueza sufrió cambios leves en el tiempo; lo cual significa que existen procesos de extinción y colonización que como todos los procesos ecológicos no son estáticos, que cambian en el tiempo y que siempre hay un recambio en la composición de especies (Fleishman *et al.* 2006). Además, según los resultados, cuando no hay una compensación entre estos procesos, la riqueza comunitaria cambia su valor.

Al revisar los valores estimados de tasa de extinción local y probabilidad de extinción local se encontró una tendencia clara que respalda la afirmación de que la entrada y salida de migratorias latitudinales afectan la dinámica general de la comunidad pues se tienen en cuenta como extinciones o colonizaciones locales.

Es de resaltar que el estimado de riqueza de este estudio resulta de cuatro años de muestreo y es posible que logre eliminar el sesgo que generalmente tiene este tipo de parámetros hacia especies abundantes y ampliamente distribuidas (Zipkin *et al.* 2009).

Además, los valores de probabilidad de detección comunitarios en este trabajo son altos (>70%), si se comparan con estudios realizados en zonas templadas, donde se deben detectar menos especies y en general se trata de condiciones logísticas mucho más asequibles. Por ejemplo, el análisis con los

datos del BBS (Breeding Bird Survey) en Estados Unidos reporta una probabilidad de detección para la comunidad de estudio de 75% y el MHB (Monitoring Häufige Brutvögel) en Suiza, reporta una probabilidad de detección de 85% (Pimm *et al.* 1995; Boulinier *et al.* 1998). Además, los valores de probabilidades de detección en este trabajo son homogéneos (sus intervalos se solapan) entre elevaciones y entre años, lo cual es fundamental para realizar inferencias robustas de la dinámica comunitaria (Pimm *et al.* 1995, Kery *et al.* 2009).

Finalmente, se detectó un alto porcentaje de especies migratorias altitudinales (18%, 44 especies), lo cual resulta de vital importancia, pues la mayoría de estas especies residen en la zona o llegan hasta la zona muestreada donde completan su ciclo de alimentación. En ese sentido la protección de esta porción del gradiente altitudinal 100m – 500 m cumple entre otros propósitos con el de proporcionar hábitat a estas especies de aves y demuestra lo indispensable de proteger reservas que incluyan gradientes continuos de bosque tropical o en otras palabras que preserven la conectividad altitudinal (Stiles 1985, Young *et al.* 1998).

Como conclusión general del trabajo se podría decir que la elevación de mayor riqueza de la comunidad de aves del transecto Volcán Barva – La Selva de aves se da a los 500 m y la sección del gradiente evaluado es bastante homogénea en su composición. Que la distribución de especies a lo largo del gradiente se puede relacionar con patrones de productividad, solapamiento de ámbitos de distribución de especies y zonas de vida o tipos de vegetación. También que la comunidad presenta una tendencia de cambio en la riqueza a través del período evaluado, con períodos de predominio de procesos de extinción local sobre procesos

de colonización local y períodos con predominio de procesos de colonización local sobre procesos de extinción local para un balance global de estabilidad con leve predominio de procesos de extinción local. Por último, que la migración latitudinal es un fenómeno determinante en los parámetros de dinámica temporal encontrados, pero no altera los patrones asociados a la dinámica espacial de la comunidad de aves.

CONFLICTO DE INTERESES

El autor declara que no tiene conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi tutor Manuel Spínola por la sugerencia de tema de tesis, su constante apoyo y enseñanza en todas las fases de este trabajo, su ejemplo como académico comprometido con la enseñanza y por brindarme su amistad sincera. A Johana Hurtado y Joel Alvarado del Proyecto TEAM - Volcan Barva-Costa Rica, sitio de Tropical Ecology Assessment and Monitoring Network (www.teamnetwork.org) y a Johel Chaves por sus correcciones y sugerencias.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

El anexo A se presenta como material suplementario bajo el doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldas.v39n2.68649>

LITERATURA CITADA

- Blake JG, Loiselle B.A. 2000. Diversity of birds along an elevational gradient in the cordillera central, Costa Rica. *Auk* 117(3):663–686.
- Boulinier T, Nichols JD, Sauer JR, J.E. Hines JE, Pollock KH. 1998. Estimating Species Richness: The Importance of Heterogeneity in Species Detectability. *Ecology* 79(3):1018–1028.

- Colwell RK, Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 345(1311):101–118.
- Collwell RK, Lees DC. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends Ecol. Evol.* 15(2):70–76.
- Conroy MJ, Noon BR. 1996. Mapping of species richness for conservation of biological diversity: conceptual and methodological issues. *Ecol. Appl.* 6:763–773.
- Cumming G, Fidler F, Vaux DL. 2007. Error bars in experimental biology. *J Cell. Biol.* 177(1):7–11. doi: 10.1083/jcb.200611141
- Fleishman E, Noss R, Noon BR. 2006. Utility and limitations of species richness metrics for conservation planning. *Ecol. Indic.* 6:543–553. doi: 10.1016/j.ecolind.2005.07.005.
- Gaston KJ. 1996. *Biodiversity: a biology by numbers and difference.* Oxford, UK: Blackwell Science. Species richness: measure and measurement. p. 77–113.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):9.
- Hartshorn GS. 1983. Plants. En: Janzen DH, editor. *Costa Rica natural history.* Chicago: University of Chicago Press. p. 118–157.
- Hines JE, Boulinier T, Nichols JD, Sauer JR, Pollock KH. 1999. COMDYN: Software to study the dynamics of animal communities using a capture-recapture approach. *Bird Study.* 46:209–217.
- Holdridge LR. 1967. *Life zone ecology.* Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Huste A, Boulinier T. 2007. Determinants of local extinction and turnover rates in urban bird communities. *Ecol. Appl.* 17(1):168–180.
- Kery M, Schmid H. 2004. Monitoring programs need to take into account imperfect species detectability. *Basic. Appl. Ecol.* 5:65–73.
- Kery M, Schmid H. 2006. Estimating species richness: calibrating a large avian monitoring program. *J. Appl. Ecol.* 43(1):101–110. doi: 10.1111/j.1365-2664.2005.01111.x.
- Kery M, Royle JA. 2008. Hierarchical Bayes estimation of species richness and occupancy in spatially replicated surveys. *J. Appl. Ecol.* 45(2):589–598. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01441.x.
- Kery M, Royle JA. 2009. Inference about species richness and community structure using species-specific occupancy models in the national Swiss breeding bird survey MHB. En: Thomson DL, Gooch EG, Conroy MJ. editores. *Modeling demographic processes in marked populations.* Series: Environmental and Ecological Statistics. Volume 3. New York, USA: Springer. p. 639–656.
- Kery M, Royle JA, Plattner M, Dorazio RM. 2009. Species richness and occupancy estimation in communities subject to temporary emigration. *Ecology.* 90(5): 1279–1290.
- Levey DJ. 1988. Spatial and temporal variation in costa rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecol. Monogr.* 58(4): 251–269.
- Magurran AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement.* New Jersey, USA: Princeton University Press.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Dafonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature.* 403:853–858. doi: 10.1038/35002501.
- Nichols JD, Boulinier T, Hines JE, Pollock KH, Sauer JR. 1998a. Inference methods for Spatial Variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Conserv. Biol.* 12(6):1390–1398.
- Nichols JD, Boulinier T, Hines JE, Pollock KH, Sauer JR. 1998b. Estimating Rates of Local Species Extinction, Colonization, and Turnover in Animal Communities. *Ecol. Appl.* 8(4): 1213–1225.
- Nichols JD, Hines JE, Sauer JR, Boulinier T, Cam E. 2006. Intra-guild compensation regulates species richness in desert rodents: comment. *Ecology.* 87:2118–2121
- Nullet D, Juvik JO. 1994. Generalized mountain evaporation profiles for tropical and subtropical latitudes. *Singapore J. Trop. Geo.* 15:17–24. doi: 10.1111/j.1467-9493.1994.tb00242.x
- Patterson BD, Stotz DF, Solari S, Fitzpatrick JW, Pacheco V. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *J. Biogeogr.* 25(3):593–607.
- Pimm SL, Rusell GJ, Gittleman JL, Brooks TM. 1995. The future of biodiversity. *SCIENCE.* 269:347–350.
- Plummer M. 2012. rjags: Bayesian graphical models using MCMC. R package version 3-7. [Revisada en: Ago 2012]. <http://CRAN.R-project.org/package=rjags>

- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [Revisada en: Ago 2012]. <http://www.R-project.org/>
- Rahbek C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *Am. Nat.* 149 (5):875–902.
- Reed JM. 1996. Using statistical probability to increase confidence of inferring species extinction. *Conserv. Biol.* 10:1283–1285.
- Scott JM, Csuti B, Jacobi JD, Estes JE. 1987. Species richness. *Bioscience.* 37:782–788.
- Scott JM, Davis F, Csuti B, Noss R, Butler B, Groves C, Anderson H, Caicco S, D'archita F, Edwards TC, Yulliman J, Wright RG. 1993. Gap analysis: a geographical approach to the protection of biological diversity. *Wildlife Monogr.* 123:1–4.
- Sigel BJ, Sherry TW, Young BE. 2006. Avian community response to lowland tropical rainforest isolation: 40 years of change at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Conserv. Biol.* 20(1):111–121. doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00293.x
- Solow AR. 1993. Inferring extinction from sighting data. *Ecology.* 74:962–964.
- Stiles FG. 1985. Conservation of forest birds in Costa Rica: problems and perspectives. En: Diamond AW, Lovejoy TE, editores. *Conservation of tropical forest birds.* Cambridge, UK: International council for bird preservation. p. 141–168.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on elevational gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology.* 52:23–40.
- [TEAM] Tropical Ecology Assessment & Monitoring Network). 2011. TEAM Homepage. [Revisada en: Ago 2012]. <http://www.teamnetwork.org>
- Wiens JA. 1992. *The Ecology of Bird Communities. Volume 1 (Foundations and Patterns).* Cambridge, Great Britain: Cambridge University Press.
- Wickham H. 2009. *ggplot2: elegant graphics for data analysis.* New York: Springer
- Young BE, Derosier D, poweil GVN. 1998. Diversity and conservation of understory birds in the Tilarán mountains, Costa Rica. *Auk.* 115(4):998–1016.
- Yu YS, Yajima M. 2012. R2jags: A Package for Running jags from R. R package version 0.03-08. [Revisada en: Ago 2012]. <http://CRAN.R-project.org/package=R2jags>
- Zipkin E, Dewan A, Royle A. 2009. Impacts of forest fragmentation on species richness: a hierarchical approach to community modeling. *J. Appl. Ecol.* 46:815–882. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01664.x.

Recibido: 24/10/2016

Aceptado: 30/06/2017