Universidade de São Paulo

Instituto de Biociências

Laura Riba Hernández

Composición y abundancia de aves
rapaces nocturnas en bosques
secundarios a lo largo de un gradiente
altitudinal de la Vertiente Pacífica
de Costa Rica

(Versão corrigida, original encontra-se
disponível no Instituto de Biociências da USP)

São Paulo

2011

Laura Riba Hernández

Composición y abundancia de aves
rapaces nocturnas en bosques
secundarios a lo largo de un gradiente
altitudinal de la Vertiente Pacífica
de Costa Rica

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo, para
a obtenção de Título de Mestre
em Ciências, na Área de
Ecologia.

Orientador: Jose Carlos Motta-
Junior

(Versão corrigida)

São Paulo

2011

Autorizo la reproducción y divulgación total o parcial de este trabajo,
por cualquier medio convencional o electrónico, para fines de
estudio e investigación, siempre y cuando sea citada su fuente.

Catálogo de Publicación

Servicio de Documentación

Instituto de Biociências de la Universidade de Sao Paulo

Ficha Catalográfica

Riba-Hernández, Laura

Composición y abundancia de aves rapaces
nocturnas en bosques secundarios a lo largo de
un gradiente altitudinal de la Vertiente Pacífica de
Costa Rica

Número de páginas: 60

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Ecologia.

1. Bosques tropicales secundarios 2.
Lechuzas 3. Riqueza de especies I.
Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Ecologia.

Nombre: RIBA-HERNÁNDEZ, Laura

Título: Composición y abundancia de aves rapaces nocturnas en bosques secundarios a lo largo de un gradiente altitudinal de la Vertiente Pacífica de Costa Rica

Disertación presentada al Instituto de Biociências de la Universidade de Sao Paulo para la obtención del título de Máster en Ecología

Aprobada en:

Comisión Juzgadora:

Prof.^a Dra. Paula Enríquez Rocha

Prof.^a Dra. Marisa Dantas Bitencourt

Prof. Dr. Jose Carlos Motta Junior

Orientador

Dedicatoria

*A la memoria de los seres queridos
que partieron en los últimos meses:
mi padre Jorge,
mi padrino Luis,
y mi Tía Ligia,
pilares fundamentales de este y
futuros proyectos de vida.*

Agradecimientos

Agradezco muchísimo a las personas que motivaron en los últimos años mi trabajo de maestría, y mi interés por el estudio de campo, la biología y la conservación de las aves rapaces, especialmente a Ursula Valdez, David Johnson y Paula Enríquez.

Este trabajo y mis estudios en Brasil fueron posibles gracias al Programa Convenio de Pos-graduação (PEC-PG) de Brasil por medio de la beca de estudios concedida por el Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). Agradezco al Ministerio de Ciencia y Tecnología de Costa Rica, que a través del Fondo de Incentivos apoyó mis estudios en Brasil; al Hawk Mountain Sanctuary de Pennsylvania, y al Peregrine Fund por su aporte con las becas de investigación que recibí para realizar mi trabajo de campo en Costa Rica.

Gracias también al Ministerio de Ambiente y Energía de Costa Rica, especialmente al encargado del Programa de Investigación del Parque Internacional La Amistad, Fabricio Carbonell, por su ayuda para acceder a las áreas de estudio en La Zona Protectora Las Tablas. También las gracias especiales a la Asociación de Desarrollo del Territorio Indígena Guaymí por permitirme trabajar en los bosques del Territorio, y a la familia Sandí-Hartman por hospedarme como un miembro más de la familia en su hermosa finca.

El apoyo incondicional de mi familia fue fundamental desde el comienzo de este trabajo, siempre acompañándome en las alegrías y las tristezas, mucho de cada uno y cada una está impreso en este documento.

Gracias a los amigos y amigas de siempre, de aquí y allá que me acompañaron en esta aventura y estuvieron siempre presentes, cada uno y cada una a su manera, Andrea, Wendy, Dayana, Danielle, Açaí, María Aparecida, Helbert, Bicho, Virna, Lindinha y Juanita. A los incansables compañeros de campo que trasnocharon conmigo para perturbar un poco a las lechuzas, Agustín, Bernis, Federico y Alejandro. Y a los compañeros de laboratorio, especialmente a mi colega y amiga Kika, y a mi orientador Jose Carlos Motta-Junior por sus siempre prontas observaciones, muchísimas gracias.

¡Salud!

Índice

	Página
Resumen	9
<i>Abstract</i>	10
1. Introducción	12
2. Materiales y métodos	15
2.1. Área de Estudio	15
2.2. Muestreo de Aves	23
2.3. Análisis de Datos	28
3. Resultados	29
4. Discusión	47
5. Conclusiones	52
6. Referencias Bibliográficas	53

Resumen

Durante la época lluviosa de 2010 y la época seca de 2011 se estudió la composición de especies de lechuzas en un gradiente altitudinal en la Vertiente Pacífica de Costa Rica. Se utilizó el método de estimulación con vocalizaciones coespecíficas para estimar la composición, frecuencia de detección y abundancia relativa de especies de ensamblajes de búhos y lechuzas en tres núcleos de bosque tropical secundario distribuidos en un rango de 0 m hasta 2100 m. El núcleo de bosque de tierras bajas se ubica en el Parque Nacional Piedras Blancas, el núcleo de tierras intermedias en el Territorio Indígena Guaymí, y el de tierras altas en la Zona Protectora Las Tablas. El estudio se basó en la clasificación de zonas de vida desarrollado por Holdridge. Se colocaron 16 puntos de muestreo distanciados 400m uno de otro, en dos senderos de cada núcleo de bosque, ocho puntos por sendero. Se registraron un total de ocho especies de aves rapaces nocturnas (*Megascops guatemalae*, *M. clarkii*, *Glaucidium costaricanum*, *Lophostrix cristata*, *Strix virgata*, *S. nigrolineata* y *Aegolius ridgwayi*). Los tres sitios variaron en cuanto a la riqueza de especies detectadas y esperadas. Las diferencias en la abundancia no fueron significativas para todas las especies detectadas entre los núcleos durante la época lluviosa, sin embargo, para *Strix virgata* si hubieron diferencias significativas en la abundancia entre los tres niveles altitudinales estudiados durante la época seca ($H = 78,03$; $P < 2,2e-16$). La similitud de especies fue mayor entre los núcleos de bosque en tierras bajas y tierras intermedias, y fue más baja entre el bosque de tierras bajas y el bosque de tierras altas. La frecuencia de detección varió entre especies y entre los niveles altitudinales, siendo *Strix virgata* la lechuza con mayor frecuencia de detección

en tierras bajas e intermedias, y mayor abundancia en los tres niveles. Por el contrario *Lophostrix cristata* tuvo menor frecuencia de detección y menor abundancia en dos de los tres núcleos de bosque estudiados durante la época lluviosa, no así en la época seca, cuando hubo un aumento significativo en la abundancia encontrada para esta especie en el Parque Nacional Piedras Blancas ($U = 5089$; $P = 0,005$). *Pulsatrix perspicillata* se registró fuera de los puntos de muestreo durante la época lluviosa. No se encontró una variación en la riqueza de especies con respecto a la altura, pero si hubo una variación en cuanto a la composición entre los tres niveles altitudinales estudiados. Los bosques tropicales secundarios ofrecen hábitat, tanto en la época lluviosa como en la época seca, para las especies de aves rapaces nocturnas.

Palabras clave: bosques secundarios húmedos tropicales, lechuzas, abundancia, riqueza de especies, variación altitudinal.

Abstract

During the rainy season of 2010 and the dry season of 2011, we examined the composition of owl species in an altitudinal gradient within in the Pacific Slope of Costa Rica. We employed the playback survey method using conspecific vocalizations of owl species to estimate their composition, frequency of detection and relative abundance of owl species in three secondary tropical stands of forest distributed from sea level to 2100m. The first stand of forest in lowland areas is in the Piedras Blancas National Park, the stand of forest at mid elevations is in the Guyamí Indigenous Territory, and the thirsd stand at high elevations is in Las Tablas Protected Zone. The study was based on the

classification of life zones developed by Holdridge. We set up 16 points in two trails at each forest fragment, eight points per trail, and each point 400m apart to each other. We detected eight species total (*Megascops guatemalae*, *M. clarkii*, *Glaucidium costaricanum*, *Lophotrix cristata*, *Strix virgata*, *S. nigrolineata* y *Aegolius ridgwayi*). The detected and expected species richness was different at the three forest fragments. While differences in species abundance were not significant in the rainy season, there were differences in the dry season for the abundance of *Strix virgata* ($H = 78.0326$, $P < 2.2e-16$) between the three elevations. There is a greater overlap of owl species among the middle/lower forest areas, and lower among the lowland forest and upland forest. The detection rate varied between species and between forest stands, with *Strix virgata* detected most frequently in the lowlands and intermediate lands, and with higher abundance than other owls in the three stands of forest. By contrast, *Lophotrix cristata* had lower frequency of detection and lower abundance in two of the three studied forests during the rainy season, nevertheless during the dry season the abundance of this specie increased significantly in the Parque Nacional Piedras Blancas ($U = 5089$, $P = 0.005591$). There were records of *Pulsatrix perspicillata* outside the sample areas in the rainy season. There is no variation of the number of species in relation with the elevation, but there was variation in the species composition between the three altitudinal levels. The tropical secondary forest is an important habitat for owls during rainy and dry season.

Key words: tropical wet - secondary forests, owls, abundance, species richness, altitudinal variation.

1. Introducción

Los patrones de riqueza de especies han sido de gran interés para los biólogos, y entre los más estudiados esta la relación entre las especies y el área (Rosenzweig, 1995), el aumento de la riqueza de especies desde los polos hasta el ecuador (Rahbek y Graves, 2001; Hawkins y Diniz-Filho, 2004). Un tercer gradiente ambiental, la elevación, ha sido relacionado al gradiente latitudinal (Colwell 1994; Colwell *et al.* 2004b)

Terborgh (1971, 1977, 1985), Terborgh y Weske (1975) fueron los pioneros en la investigación de los patrones de distribución de aves en el Neotropico, enfocada principalmente en tres aspectos: la variación de la riqueza con la altura, los tamaños de los rangos de distribución y las tasas de remplazo de las especies. A ellos les siguieron otros trabajos que documentan la distribución altitudinal de aves en el neotropico (Rahbek 1997, Patterson *et al.* 1998, Stotz 1998, Blake y Loiselle 2000). La mayoría de estos estudios han mostrado un patrón general, la riqueza de las especies disminuye con el incremento de la altitud (MacArthur 1972, Patterson *et al.* 1996, Patterson *et al.* 1998, Bachman *et al.* 2004).

Se ha demostrado que la riqueza de especies y la elevación muestran relaciones complejas (Rahbek 1995, 1997; Lomolino 2001), dependiendo del grupo taxonómico y el gradiente considerado (Rahbek 1997; Kessler 2002). Sorprendente es que la relación general entre elevación y riqueza de especies no esta bien establecida. Algunos autores han sugerido que la riqueza de especies generalmente disminuye con el aumento de la elevación y la disminución de la productividad, aduciendo al gradiente de diversidad latitudinal

(MacArthur 1972; Stevens 1992). Sin embargo, numerosos estudios han demostrado recientemente que muchos grupos taxonómicos tienen su riqueza de especies más alta en elevaciones intermedias, incluyendo anfibios, aves, mamíferos y plantas (Rahbek 1995; McCain 2005; Oomen y Shanker 2005).

Patrones complejos de cambios en la avifauna fueron también encontrados por Terborgh (1971), y Terborgh y Weske (1975) a lo largo de un transecto altitudinal en los Andes. Ellos concluyeron que varios factores, notablemente competencia interespecífica, fueron importantes en limitar la distribución altitudinal de las aves.

Algunos patrones de reemplazo de congéneres en la avifauna de Costa Rica también sugieren competencia, pero falta evidencia directa de esto. En otros casos (*Tangara* spp.), varias especies parecen estar respondiendo de forma similar, quizás al variar de forma discontinua los parámetros del hábitat. La franja de elevación en la vertiente Caribe 600m-1400m es notable por el número de especies restringidas a esta. El bosque nuboso mas húmedo se encuentra en esta elevación, y esta vegetación también tiene una notable riqueza de aves en los Andes (Terborgh 1977).

En Costa Rica es difícil definir fajas altitudinales o zonas para la avifauna en general. Según Stiles (1991) los patrones de reemplazo altitudinal de congéneres varía entre géneros y a menudo no coincide; esta incertidumbre refleja que los diferentes grupos responden a diferentes aspectos del hábitat, lo cual puede cambiar a diferentes tasas o en diferentes lugares a lo largo de un transecto altitudinal. Por ejemplo, conforme se sube la Cordillera de Talamanca en Costa Rica, los estratos altos del bosque son dominados por *Quercus* sp. (Robles) y los estratos bajos por el bambú *Chusquea* sp., pero estos cambios

pueden ocurrir gradualmente o ligeramente, o a diferentes elevaciones o vertientes expuestas. *Catharus frantzii* es reemplazada por *C. gracilirostris* conforme el sotobosque es dominado por dicho bambú. Sin embargo, *Henicorhina leucophrys* se distribuye abundantemente desde elevaciones medias hasta las zonas con bambú, siendo reemplazada únicamente por *Thryorchilus browni* en las elevaciones más altas (Stiles 1991). Algunas especies del dosel son afectadas por otros parámetros del hábitat, tales como el volumen y el tipo de crecimiento de epifitas, ejemplo de esto son muchas aves de la familia Furnariidae (Stiles 1991).

Los estudios de distribución de especies en gradientes altitudinales son esenciales para comprender los principios de organización de las comunidades, así como para conservar especies en regiones montañosas (Raman *et al.* 2005). Las causas de los patrones de elevación de la riqueza de especies se mantienen poco estudiadas para las regiones tropicales (Rahbeck 1995; Brown y Lomolino 1998), y son pocos los estudios ecológicos específicos para aves rapaces en gradientes altitudinales de la región (Thiollay 1991; 1996). En algunos casos se incluyen las especies diurnas y nocturnas como parte del ensamblaje general (Navarro 1992; Bencke y Kindel 1999; Goerck 1999; Melo-Júnior *et al.* 2001). Hasta la fecha no se han realizado estudios específicos sobre ensamblajes de Strigiformes en gradientes altitudinales en el Neotropico (Enríquez 2006).

Un bosque secundarios se define como la vegetación leñosa que se desarrolla en tierras que son abandonadas después de que su vegetación original, o *bosque primario*, es destruida por la actividad humana (Fienegan 1992). En las regiones tropicales, los bosques secundarios son importantes

para el mantenimiento de las especies de bosque maduro que han sido modificadas por los seres humanos. Sin embargo estos bosques han sido poco estudiados, y solo algunos estudios a menudo son de larga duración (Feeley 2010). Los bosques secundarios podrían ser de gran importancia para la conservación de la biodiversidad, particularmente en áreas con bosques maduros adyacentes (Dent y Wright 2009, Chazdon *et al.* 2009, Dent 2010). Así ha sido indicado por Feeley (2010) específicamente para las especies de búhos y lechuzas en estudios específicos elaborados en bosques secundarios y bosques maduros de la región (Sberze *et al.* 2009, Barros y Cintra 2009).

El objetivo de este estudio fue cuantificar la variación altitudinal de la riqueza de especies, abundancia y composición de aves rapaces nocturnas en bosques tropicales secundarios. Los sitios estudiados fueron seleccionados con el propósito de cubrir un rango altitudinal amplio (de 0m hasta 2100 m) y representar la diversidad de tres zonas de vida. Se desconoce si las abundancias y frecuencias de detección de búhos y lechuzas en bosques húmedos neotropicales varían con la altura y la zona de vida. Para responder estas preguntas, se examinaron los efectos de la altura y zona de vida sobre la riqueza, abundancia y composición de especies de aves rapaces nocturnas.

2. Materiales y Métodos

2.1. Área de estudio

El estudio se realizó en tres sitios que varían en altitud en la Vertiente Pacífica de Costa Rica (Figura 1). En cada sitio se utilizaron áreas con bosque

secundario, la distancia entre cada área de estudio es de aproximadamente 20 km. Si se trazara una línea desde el área de altitud menor hasta el área de altitud mayor, el perfil tipo del relieve del área de estudio se representaría a modo groso como aparece en la figura 2. Todos los sitios fueron muestreados en la época lluviosa del 2010, entre los meses de abril y junio, y durante la época seca del 2011 entre los meses de enero a marzo.

Los tres sitios se describen a continuación:

Parque Nacional Piedras Blancas (PNPB): Posee 140,4 km² de extensión, la vegetación se compone principalmente por bosque tropical húmedo de tierras bajas según la clasificación de Holdridge *et al.* (1971). El rango de precipitación media anual oscila entre 1800 y más de 4000 mm. En esta zona de vida la estación seca varía de un lugar a otro, siendo entre 0 a 5 meses de duración, y la temperatura promedio anual es de 27°C (Bolaños *et al.* 2005). Este bosque se distribuye desde el nivel del mar hasta los 500 msnm. En esta zona se utilizaron los senderos disponibles en el bosque cercanos a la Estación Tropical La Gamba (Figura 3 y 4). Los muestreos en esta zona se realizaron en abril, junio y julio. No fue posible ingresar en mayo por causa de las inundaciones.

Territorio Indígena Guaymí (TIG): Posee 7354 ha de extensión (INBIO 2006) y se encuentra entre 700-1300msnm. La zona de vida representativa del TIG es el bosque tropical húmedo premontano (Holdridge *et al.* 1971) (Figura 5 y 6). Esta zona de vida posee un rango de precipitación amplio entre 2000 y 4000 mm como promedio anual, se presenta un periodo efectivo seco de 3,5 a 5 meses, y la temperatura promedio anual va de los 18 °C a los 24 °C (Bolaños

et al. 2005). En el TIG se utilizaron los senderos disponibles en el bosque cercano a la comunidad conocida como La Casona.

Zona Protectora Las Tablas (ZPT): es un componente de la Reserva de la Biosfera La Amistad, la cual posee 19921 ha de extensión (INBIO 2006). El rango altitudinal de esta área va de 1900m hasta 2100m. Esta finca se ubica 40 km al noroeste de San Vito dentro de la Zona Protectora Las Tablas en la Cordillera de Talamanca, la zona de vida representativa pertenece al bosque tropical húmedo montano bajo (Holdridge *et al.* 1971). (Figura 7 y 8). La temperatura promedio anual es de 15°C y el promedio de precipitación es aproximadamente 3500 mm (Lips *et al.* 2003). Presenta un periodo efectivamente seco moderado entre 2 a 4 meses secos (Bolaños *et al.* 2005). En esta zona se utilizaron los senderos disponibles en el bosque secundario cercanos a la Finca Jaguar, los cuales van de 1900 msnm hasta 2100 msnm.

Figura 1. Sitios de estudio, se denotan con puntos rojos (Céspedes-Aguero 2006).

Figura 2. Perfil del relieve de la región de estudio

Figura 3. Bosque secundario encontrado en el Parque Nacional Piedras Blancas, Provincia de Puntarenas. (Foto: Laura Riba Hernández, marzo 2010).

Figura 4. Perfil esquemático de los bosques secundarios húmedos de las tierras bajas. Reproducido de Weissenhofer (2005).

Figura 5. Bosque secundario encontrado en el Territorio Indígena Guaymí, Provincia de Puntarenas. (Foto: Laura Riba Hernández, abril 2010).

Figura 6. Perfil esquemático de los bosques húmedos premontanos. Reproducido de: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO).

Figura 7. Bosque secundario encontrado en la Zona Protectora Las Tablas, Provincia de Puntarenas (Foto: Laura Riba Hernández, marzo 2011).

Figura 8. Perfil esquemático de los bosques húmedos montanos bajos. Reproducido de: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO).

2.2. Muestreo de Aves

Se utilizó la técnica de conteo por puntos con ancho fijo utilizada para la mayoría de aves rapaces diurnas (Fuller y Mosher 1987), la cual ha sido previamente usada en las regiones tropicales tanto para aves de presa diurnas (Thiollay 1989; Whitacre y Turley 1990; Whitacre *et al.* 1992) como nocturnas (Springer 1978, Enríquez y Rangel-Salazar 2001).

Se recorrieron los senderos disponibles en los tres sitios de estudio, al menos dos senderos por sitio fueron seleccionados. Los senderos estuvieron distanciados entre si por al menos 1km, y se ubicaron ocho puntos en cada uno. Para reducir la posibilidad de detectar el mismo individuo en dos puntos contiguos colocamos los puntos a una distancia mínima de 400m (Sberze *et al.* 2010). Aun así no existe seguridad de que el rango de casa de dos o más individuos se traslapen. En algunas ocasiones se realizaron triangulaciones para descartar sobreconteo de individuos, esto cuando en dos puntos contiguos y en una misma noche se escucharon individuos de la misma especie (Enríquez y Rangel-Salazar 2001). En total se establecieron 16 puntos en cada sitio de muestreo, para un total de 48 puntos en tres pisos altitudinales.

Los registros de las especies de Strigiformes se hicieron a partir del estímulo con grabaciones de cantos de individuos coespecíficos tomados de Hardy *et al.* (1999). Este método ha sido utilizado anteriormente en áreas boscosas (Gerhardt 1991, Enríquez 1995) y sabanas (Braga y Motta-Junior 2009) en el Neotropico, y en otras regiones (McGarigal y Fraser 1985, Ganey 1990, Mosher *et al.* 1990) en las cuales ha demostrado ser un método que incrementa la detectabilidad de las especies de aves rapaces nocturnas. Se

realizaron dos muestreos por punto cada mes entre abril y junio del 2010, época lluviosa; y entre enero y marzo del 2011, época seca, entre las 18:00 h a 23:00 h y en condiciones favorables de tiempo, sin lluvia ni viento fuerte.

Durante el recorrido y en cada punto de conteo se realizaron los muestreos de la siguiente manera: al llegar a cada punto y posterior a 5 min de silencio se procedió con el estímulo a partir de una serie de grabaciones coespecíficas de las especies de la familia Strigidae esperadas (según Stiles y Skutch 1989; Garrigues y Dean 2007), para cada vegetación boscosa y altitud en cada una de las tres áreas de estudio (Cuadro 1). Estas especies se dividieron en dos series y cada serie fue reproducida según la siguiente secuencia, una a la vez por día: Serie 1: *Glaucidium costaricanum*, *Megascops guatemalae*, *Strix virgata* y *Lophotrix cristata*; Serie 2: *Aegolius ridgwayi*, *Megascops clarkii*, *Strix nigrolineata*, y *Pulsatrix perspicillata*. La duración de cada serie fue de 10 min, y durante ese tiempo la vocalización de cada especie se reprodujo dos veces consecutivamente, cada una de 15s seguidos de 45s de silencio. Al terminar esta secuencia se esperó 7 min en silencio para detectar alguna respuesta a las grabaciones, para un total de 20 min en cada punto de conteo.

Cada noche se muestreo un sendero con ocho puntos en direcciones inversas, es decir, una noche desde el punto uno al ocho y la segunda noche en el sentido contrario, esto para recorrer los puntos en diferentes horas de la noche, sin embargo debido a este protocolo los puntos cuatro y cinco fueron muestreados en las mismas horas cada vez. En total, cada sendero o grupo de ocho puntos se recorrió dos veces por mes para cada serie de cantos, es decir seis veces en la época lluviosa y seis veces en la época seca.

Se estimó la abundancia relativa como el número de individuos detectados por el número de puntos muestreados por sitio, 16 puntos en total, adaptado de Enríquez (1995). Y la frecuencia de detección se estimó como la razón entre el número de individuos detectados para cada especie por el número de veces que se visitaron los 16 puntos, es decir 48 veces, adaptado de O'Donnell *et al.* (2007).

Para cada individuo detectado, se registró el día, la hora, la especie, el nombre del trayecto, el número de punto y la dirección de procedencia de la vocalización con una brújula, esto desde el punto de conteo y desde un punto adicional a 50m al mismo tiempo, para discriminar posteriormente si hubo conteo de un mismo individuo en puntos contiguos (Enríquez 1995).

Cuadro 1. Distribución, morfología, hábitat utilizado, dieta y reproducción de las especies detectadas en las áreas de estudio. Tomado de Stiles y Skutch (1989), König *et al.* (1999), Del Hoyo *et al.* (1999), Garrigues y Dean (2007).

Especie	Distribución	Peso y tamaño (pico a cola)	Hábitat	Dieta	Reproducción
<i>Megascops guatemalae</i>	Desde el noroeste y este de México hasta el norte de Venezuela, oeste de Ecuador y Bolivia. Desde el nivel del mar hasta 1500m.	100-150gr 20-23cm	Bosque húmedo de tierras bajas, bosque semiárido, semi deciduo y espinoso, crecimiento secundario y plantaciones	Insectos, ranas, reptiles y peces, algunas veces roedores	Anida entre marzo-abril, en cavidades de árboles. En promedio 3 huevos (2-5).
<i>Megascops clarkii</i>	Desde Costa Rica hasta el extremo noroeste de Colombia. Entre 900m a 2350m	125-180gr 20-25cm	Bosques montanos densos, bordes de bosque y en ocasiones entresacados.	Insectos grandes (escarabajos, ortópteros), arañas, musarañas y roedores pequeños	Se conoce poco, deposita los huevos entre febrero a mayo, se han observado juveniles entre mayo y agosto.
<i>Lophotrix cristata</i>	Desde el sur de México hasta Bolivia y la parte central de Brasil. Desde el nivel del mar hasta los 1900m.	400-600gr 36-43cm	Bosque húmedo, crecimiento secundario maduro, bosques de galería y bosque denso.	Principalmente insectos (escarabajos, ortópteros, cucarachas, orugas), probablemente pequeños vertebrados	Huevos entre febrero a mayo, durante la época seca e inicio de la época lluviosa. Anida en cavidades de árboles.
<i>Glaucidium costaricanum</i>	Desde Costa Rica hasta el oeste de Venezuela, Perú y Bolivia. Desde 900m hasta el límite superior de la existencia de árboles.	65g 16cm	Bosques húmedos de montaña y sitios adyacentes parcialmente talados, como potreros.	Insectos, lagartijas y aves.	Depositan huevos en marzo, en cavidades de árboles, con frecuencia en nidos viejos de carpinteros (Picidae).

Especie	Distribución	Peso y tamaño (pico a cola)	Hábitat	Dieta	Reproducción
<i>Strix virgata</i>	Desde el norte de México hasta el oeste de Ecuador, Bolivia y el norte de Argentina. Desde el nivel de mar hasta 2500m.	175-320g 29-38cm	Interior y bordes de bosques, bosque tropical lluvioso, bosque seco de tierra bajas, bosques de robles, bosques secundarios maduros, plantaciones de café y cacao con árboles para sombra, áreas semi abiertas, bosques riparios.	Insectos grandes como escarabajos, cucarachas; pequeños mamíferos, murciélagos, reptiles pequeños, serpientes, salamandras, lagartijas, ranas y probablemente aves pequeñas.	Deposita los huevos entre febrero y abril en América Central, entre septiembre y noviembre al límite sur de su distribución. Anida en cavidades de árboles o palmas. Uno o dos huevos.
<i>Strix nigrolineata</i>	Desde el sur de México hasta el noroeste de Venezuela y el noroeste de Perú. Desde el nivel del mar hasta 2400m.	435g machos 535g hembras 33-45cm	Bosque húmedo, semideciduo y deciduo, bordes y claros de bosque, bosques de galería, manglares, plantaciones, algunas veces cerca de asentamientos humanos	Insectos grandes como escarabajos y ortóptero; pequeños vertebrados, incluyendo murciélagos, roedores y posiblemente aves.	Huevos entre marzo a mayo, durante la época seca. Anida en cavidades de árboles, a veces entre epífitas u orquídeas. De uno a dos huevos.
<i>Aegolius ridgwayi</i>	Desde el sur de México hasta el oeste de Panamá. Entre 1300m a 3000m.	80g 18-21cm	Bosques de roble y pino de las tierras altas y bosques nubosos. En ocasiones en los bordes y claros del bosque con pocos árboles altos.	Principalmente pequeños mamíferos, como roedores y musarañas; murciélagos y aves pequeñas; quizás insectos y ranas ocasionalmente	Huevos durante marzo, de cinco a seis huevos. El nido no ha sido descrito.

2.3. Análisis de datos

Para comparar la riqueza de las especies entre las tres sitios de muestreo, primero se analizó si el esfuerzo de muestreo fue suficiente para representar la riqueza de cada sitio muestreado. Para esto, se elaboró una curva acumulada de especies como medida del esfuerzo de muestreo (Gotelli y Entsminger 2001).

Para analizar los datos sobre la riqueza de especies se utilizó el programa EstimateS (R.K. Colwell: ESTIMATES 7.5, <http://77viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>). Para las curvas de acumulación de especies se utilizó el número de especies esperadas para un número dado de detecciones, calculado a partir de las detecciones en cada sitio (Colwell *et al.* 2004a). Se extrapoló la riqueza de especies en cada sitio basado en el Abundance Coverage Estimator (ACE; Chao *et al.* 2005). Se utilizó el índice de Jaccard basado en la abundancia de Chao para estimar el grado de especies compartidas entre sitios. Para cada par de sitios, el índice Chao-Jaccard calcula la probabilidad de que dos detecciones escogidas al azar, una de cada sitio, pertenezca a una especie compartida entre los dos sitios (Chao *et al.* 2005).

También se realizó un análisis de comparación de medias (Mann-Whitney-Wilcoxon, U) para cada especie de lechuga que se encontró solamente en dos de los sitios de muestreo, y un análisis de Kruskal-Wallis (H) para las especies que se encontraron en las tres sitios de muestreo. También para evaluar las especies que difieren en cuanto a la abundancia entre zonas de vida, y dentro de cada zona de vida, dentro de cada época (lluviosa y seca) y entre épocas. Estas pruebas se elaboraron en el programa R versión 2.14.0.

Los pruebas fueron consideradas estadísticamente significativas cuando la probabilidad de ocurrencia de la hipótesis nula fuera menor que 0,05.

3. Resultados

Durante la época lluviosa fueron detectadas siete especies (Cuadro 2), de las cuales se obtuvieron 63 contactos (62 vocales y uno visual) durante 288 muestreos realizados en los 48 puntos de conteo, es decir para toda la región de estudio. En total fueron usadas 96h para todo el muestreo en toda la región durante la época lluviosa, 32h en cada sitio de estudio.

Para la época seca se utilizaron las mismas secuencias de cantos, con las cuales se detectaron siete especies (Cuadro 3) y se obtuvieron 90 contactos (88 auditivos y dos visuales) durante 288 visitas a los 48 puntos de conteo. Al igual que en la época lluviosa, el esfuerzo por hora fue de 96 h en los tres sitios, para un total de 32 h en cada sitio de muestreo.

En la zona de vida de tierras bajas (PNPB, 0msnm-400msnm) fueron detectadas cuatro especies (27 contactos), tres en el sitio de tierras intermedias (TIG) (16 contactos), y cuatro en el sitio de tierras altas (ZPT) (20 contactos). Esto durante la época lluviosa, de abril a junio. *Pulsatrix perspicillata* no fue detectada dentro de los muestreos por puntos, pero se registró espontáneamente en dos ocasiones en plantaciones de cacao y pastizales adyacentes a las áreas utilizadas para el estudio en PNPB. De enero a marzo del 2011, época seca, fueron identificadas cinco especies (35 contactos) en el PNPB, a diferencia de la época lluviosa, *Pulsatrix perspicillata* si fue detectado dentro de los puntos de muestreo.

En el Territorio Indígena Guaymí (TIG) y la Zona Protectora Las Tablas (ZPT) fueron detectadas cuatro especies en cada sitio, tanto en la época seca, como en la época lluviosa (Cuadro 2 y 3). Sin embargo, *Glaucidium costaricanum* no fue detectada en la época seca en la ZPT.

Solamente *Strix virgata* se distribuyó en los tres sitios y presentó los mayores índices de abundancia, tanto en la época seca como en la lluviosa (Cuadros 2 y 3). Esta misma especie presentó una alta frecuencia de detección en los tres sitios (Figuras 9, 10 y 11). Posteriormente las especies con más detecciones durante la época lluviosa en el PNPB fueron *Strix nigrolineata* y *Megascops guatemalae* (Cuadro 2), sin embargo no fueron detectadas en la zona alta de montaña, solamente en las zonas medias y bajas. En el TIG la especie más abundante después de *S. virgata* fue *S. nigrolineata*, y en la ZPT fue *Megascops clarkii* (Cuadro 2).

A diferencia de la época lluviosa, durante la época seca en el PNPB la especie con mayores índices de abundancia fue *Lophotrix cristata* (Cuadro 3). Esta misma especie presentó una diferencia significativa en la abundancia ($U = 5089$, $P = 0.005$), entre la época seca y la época lluviosa solamente en el PNPB (Cuadro 4).

En el Territorio Indígena Guaymí la especie con mayor abundancia fue *Strix virgata*, seguida de *Strix nigrolineata* y *L. cristata* (Cuadro 3). En la ZPT, durante la época seca, *S. virgata* fue la especie más abundante seguida de *Megascops guatemalae* (Cuadro 3).

Los tres núcleos de bosque secundario no difieren significativamente en la proporción de individuos encontrados por especie durante la época lluviosa (Cuadro 2). En esta misma época *Strix virgata* fue la especie con mayor

frecuencia de detección de individuos y *Lophotrix cristata* la menor (Figura 9, 10,11). Sin embargo cuando se compara la frecuencia de detección entre época seca y época lluviosa se observa una diferencia para *Lophotrix cristata*. Durante la época seca, solamente *S. virgata* presentó una diferencia significativa en la abundancia entre los tres sitios de muestreo ($H = 78,03$; $P < 2,2e-16$) (Cuadro 3).

Coincidentemente con la frecuencia de detección, hubo un aumento en las abundancias de la época lluviosa a la época seca en las especies detectadas en las zonas bajas e intermedias. Sin embargo, lo contrario sucedió en las zonas altas, donde la abundancia de *Megascops clarkii* y *Aegolius ridgwayi* disminuyó de la época lluviosa a la época seca y aumentó solo para *Strix virgata*. Para *Glaucidium costaricanum* no se obtuvo respuesta en la época seca (Cuadro 3).

Las Figuras 12, 13, 14, 15 y 16 muestran las abundancias para las especies con mayor número de detecciones, comparadas por sitio de muestreo y por época seca. En los Cuadros 4, 5 y 6, se puede observar con mayor detalle esta información para cada núcleo sitio.

Las curvas de acumulación de especies evidencian el acercamiento a una asíntota en cada sitio (Figura 17), indicando que el número de especies podría no aumentar con el número de muestras. Las curvas de acumulación de especies raras registradas en cada sitio (Figura 18) muestran que el número de especies disminuye con el número de muestreos indicando la posibilidad de que el protocolo utilizado no fue suficientemente efectivo para detectar especies raras. Las especies raras catalogadas para este análisis fueron *L.*

cristata y *A. ridwayi*, con menos de 10% de frecuencia de detección (Figura 17,18).

Los índices estimados de especies compartidas fueron mayores entre los sitios de zonas bajas e intermedia (PNPB y TIG), y por el contrario fueron menores entre las zonas bajas y altas (PNPB y ZPT) (Cuadro 7). Dos especies, *S. nigrolineata* y *L. perspicillata*, fueron compartidas entre dos sitios (PNPB y ZPT), y solamente una especie, *S. virgata*, fue compartida en los tres sitios estudiados.

Figura 9. Frecuencias de detección de cada especie para el bosque tropical humedo del Parque Nacional Piedras Blancas (0msnm-400msnm). La frecuencia de detección es fue el número de individuos detectados de cada especie por el esfuerzo total de puntos de muestreo (48 puntos).

Figura 10. Frecuencias de detección de cada especie para el bosque premontano del Territorio Indígena Guaymí (950msnm-1100msnm). La frecuencia de detección es la razón entre el número de individuos detectados de cada especie por el esfuerzo total de puntos de muestreo (48 puntos).

Figura 11. Frecuencias de detección de cada especie para el bosque montano de la Zona Protectora Las Tablas (1900msn-2100msnm). La frecuencia de detección es la razón entre el número de individuos detectados de cada especie por el esfuerzo total de puntos de muestreo (48 puntos).

Figura 12. Abundancia relativa (ind/No. de puntos de muestreo) para *Megascops guatemalae* en 2010-2011, en el Parque Nacional Piedras Blancas (PNPB), Costa Rica.

Figura 13. Abundancia relativa (ind/No. de puntos de muestreo) para *Megascops clarkii* en 2010-2011, en la Zona Protectora Las Tablas (ZPT), Costa Rica.

Figura 14. Abundancia relativa (ind/No. de puntos de muestreo) para *Lophostrix cristata* en 2010-2011, el Parque Nacional Piedras Blancas (PNPB) y el Territorio Indígena Guaymí (TIG), Costa Rica.

Figura 15. Abundancia relativa (ind/No. de puntos de muestreo) de *Strix virgata* en 2010-2011, el Parque Nacional Piedras Blancas (PNPB), el Territorio Indígena Guaymí (TIG), y Zona Protectora Las Tablas (ZPT), Costa Rica.

Figura 16. Abundancia relativa (ind/No. de puntos de muestreo) *Strix nigrolineata* en 2010-2011, el Parque Nacional Piedras Blancas (PNPB), el Territorio Indígena Guaymí (TIG), Costa Rica.

Cuadro 2. Riqueza de especies, y abundancia relativa en cada núcleo de bosque durante la época lluviosa, 2010. **PNPB**: Parque Nacional Piedras Blancas (bosque tropical húmedo de tierras bajas), **TIG**: Territorio Indígena Guaymí (bosque tropical húmedo premontano), **ZPT**: Zona Protectora Las Tablas (bosque tropical húmedo montano bajo).

Especie	Número total de individuos detectados en 48 muestreos			Índice de abundancia relativa: razón entre el número de individuos detectados por el número de puntos (16 puntos) $\pm$ DE			Prueba U de Mann-Whitney-Wilcoxon	Prueba de Kruskal Wallis
	PNPB	TIG	ZPT	PNPB	TIG	ZPT		
<i>Megascops guatemalae</i>	7	0	0	0,44 $\pm$ 0,51			-	-
<i>Megascops clarkii</i>	0	0	6			0,37 $\pm$ 0,62	-	-
<i>Lophotrix cristata</i>	2	3	0	0,12 $\pm$ 0,34	0,19 $\pm$ 0,40		$U = 4560$; $P = 0,6547$	
<i>Glaucidium costaricanum</i>	0	0	5			0,31 $\pm$ 0,70	-	-
<i>Strix virgata</i>	13	8	6	0,81 $\pm$ 0,98	0,5 $\pm$ 0,73	0,37 $\pm$ 0,70	-	$H = 0,008$; $P = 0,9287$
<i>Strix nigrolineata</i>	5	5	0	0,31 $\pm$ 0,48	0,31 $\pm$ 0,60		$U = 4656$; $P = 0,7592$	
<i>Aegolius ridgwayi</i>	0	0	3			0,19 $\pm$ 0,40	-	-

NS: no significativo, - no analizado.

Cuadro 3. Riqueza de especies, y abundancia relativa en cada núcleo de bosque durante la época seca, 2011. **PNPB**: Parque Nacional Piedras Blancas (bosque tropical húmedo de tierras bajas), **TIG**: Territorio Indígena Guaymí (bosque tropical húmedo premontano), **ZPT**: Zona Protectora Las Tablas (bosque tropical húmedo montano bajo).

Especie	Número total de individuos detectados en 48 muestreos			Abundancia relativa: razón entre el número de individuos detectados por el número de puntos (16 puntos) $\pm$ DE			Prueba U de Mann-Whitney-Wilcoxon	Prueba de Kruskal Wallis
	PNPB	TIG	ZPT	PNPB	TIG	ZPT		
<i>Megascops guatemalae</i>	7	0	0	0,37 $\pm$ 0,31			-	-
<i>Megascops clarkii</i>	0	0	3			0,18 $\pm$ 0,17	-	-
<i>Lophotrix cristata</i>	13	12	0	0,81 $\pm$ 0,37	0,81 $\pm$ 0,44		U = 4744,0; P = 0,5154	-
<i>Glaucidium costaricanum</i>	0	0	0				-	-
<i>Strix virgata</i>	10	14	8	0,62 $\pm$ 0,31	0,87 $\pm$ 0,41	0,5 $\pm$ 0,34	-	H = 78,0326; P < 2,2e-16
<i>Strix nigrolineata</i>	4	13	0	0,25 $\pm$ 0,22	0,81 $\pm$ 0,42		U = 4360,5; P = 0,1678	-
<i>Aegolius ridgwayi</i>	0	0	2			0,12 $\pm$ 0,14	-	-
<i>Pulsatrix perspicillata</i>	3	3	0	0,18 $\pm$ 0,22	0,18 $\pm$ 0,17		-	-

- no analizado.

Cuadro 4. Abundancia relativa de especies en el Parque Nacional Piedras Blancas (PNPB) durante la época seca y la época lluviosa.

Espece	Abundancia relativa: razón entre el número de individuos detectados por el número de puntos (16 puntos) $\pm$ DE Época lluviosa	Abundancia relativa: razón entre el número de individuos detectados por el número de puntos (16 puntos) $\pm$ DE Época Seca	Prueba U de Mann-Whitney- Wilcoxon
<i>Megascops guatemalae</i>	0,44 $\pm$ 0,51	0,37 $\pm$ 0,31	$U = 4471$; $P = 0,3786$
<i>Lophotrix cristata</i>	0,12 $\pm$ 0,34	0,81 $\pm$ 0,37	$U = 5089$; $P = 0,005591$
<i>Strix virgata</i>	0,81 $\pm$ 0,98	0,62 $\pm$ 0,31	$U = 4752$; $P = 0,5075$
<i>Strix nigrolineata</i>	0,31 $\pm$ 0,48	0,25 $\pm$ 0,22	$U = 4656$; $P = 0,7592$
<i>Pulsatrix perspicillata</i>	ND	0,18 $\pm$ 0,22	-

DE= Desviación estandar, ND= no se detectó, - no analizado

Cuadro 5. Abundancia relativa de especies en el Territorio Indígena Guaymí (TIG) durante la época seca y la época lluviosa.

Espece	Abundancia relativa: razón entre el número de individuos detectados por el número de puntos (16 puntos) $\pm$ DE Época Lluviosa	Abundancia relativa: razón entre el número de individuos detectados por el número de puntos (16 puntos) $\pm$ DE Época Seca	Prueba U de Mann-Whitney- Wilcoxon
<i>Lophotrix cristata</i>	0,19 $\pm$ 0,40	0,81 $\pm$ 0,44	$U = 4899$; $P = 0,07199$
<i>Strix virgata</i>	0,5 $\pm$ 0,73	0,87 $\pm$ 0,41	$U = 4408$; $P = 0,3277$
<i>Strix nigrolineata</i>	0,31 $\pm$ 0,60	0,81 $\pm$ 0,42	$U = 4360,5$; $P = 0,1678$
<i>Pulsatrix perspicillata</i>	ND	0,18 $\pm$ 0,17	-

DE= Desviación estándar, ND= no se detectó, -no analizado

Cuadro 6. Abundancia relativa de especies en la Zona Protectora Las Tablas (ZPT) durante la época seca y la época lluviosa.

Especie	Abundancia relativa: razón entre el número de individuos detectados por el número de puntos (16 puntos) $\pm$ DE Época lluviosa	Abundancia relativa: razón entre el número de individuos detectados por el número de puntos (16 puntos) $\pm$ DE Época Seca	Prueba U de Mann-Whitney- Wilcoxon
<i>Megascops clarkii</i>	0,37 $\pm$ 0,62	0,18 $\pm$ 0,17	-
<i>Glaucidium costaricanum</i>	0,31 $\pm$ 0,70	ND	-
<i>Strix virgata</i>	0,37 $\pm$ 0,70	0,5 $\pm$ 0,34	$U = 4602$; $P = 0,9728$
<i>Aegolius ridgwayi</i>	0,19 $\pm$ 0,40	0,12 $\pm$ 0,14	-
DE= Desviación estándar, ND= no se detectó, - no analizado			

Cuadro 7. Tasa de especies compartidas, observadas y estimadas, (diversidad beta) entre sitios para las especies detectadas.

PNPB: Parque Nacional Piedras Blancas (bosque tropical húmedo de tierras bajas), **TIG:** Territorio Indígena Guaymí (bosque tropical húmedo premontano), **ZPT:** Zona Protectora Las Tablas (bosque tropical húmedo montano bajo).

Sitio 1 (No. de especies observadas)	Sitio 2 (No. de especies observadas)	Número de especies compartidas	Número estimado Chao de especies compartidas	Estimación Chao- Jaccard basada en la abundancia	Estimación Chao- Sorensen basada en la abundancia
PNPB (4)	TIG (3)	3	3	0,741	0,851
PNPB (4)	ZPLT (4)	1	0	0,227	0,37
TIG (3)	ZPLT (4)	1	1	0,231	0,375

Figura 17. Curvas de acumulación de especies detectadas en cada sitio de muestreo efectuadas con EstimateS7.5. Cada unidad de esfuerzo de muestreo consistió en la estimulación por medio de cantos coespecíficos durante 20 minutos en un punto. **PNPB:** Parque Nacional Piedras Blancas (bosque tropical húmedo de tierras bajas), **TIG:** Territorio Indígena Guaymí (bosque tropical húmedo premontano), **ZPT:** Zona Protectora Las Tablas (bosque tropical húmedo montano bajo).

Figura 18. Curvas de acumulación de especies raras en cada sitio de muestreo efectuadas con EstimateS7.5. **PNPB:** Parque Nacional Piedras Blancas (bosque tropical húmedo de tierras bajas), **TIG:** Territorio Indígena Guaymí (bosque tropical húmedo premontano), **ZPT:** Zona Protectora Las Tablas (bosque tropical húmedo montano bajo).

4. Discusión

Los estudios sobre abundancias de especies con ensambles de Strigiformes han sido realizados, en su mayoría, en bosques de tierras bajas en diferentes regiones neotropicales (Enríquez y Rangel-Salazar 2001, Borges *et al.* 2004, Barros y Cintra 2009, Sberze *et al.* 2010). Por tanto, no existen reportes de las abundancias de las especies de este estudio en gradientes altitudinales que puedan ser comparables con este estudio.

Sin embargo los datos obtenidos en este estudio demuestran que la composición de especies, como medida de la riqueza de rapaces nocturnas, no varía mucho entre las zonas bajas y las zonas intermedias en bosques secundarios. Pero cualitativamente, la composición de especies compartidas entre los bosques secundarios, si es diferente. Existe una variación entre los bosques de tierras bajas/intermedias y los bosques de las tierras altas relacionada a procesos de especiación y diversificación ya conocidos para Costa Rica (Barrantes 2009), este es el caso de especies restringidas a zonas altas como *Glaucidium costaricanum*, *Megascops clarkii* y *Aegolius ridwayi*.

Aunque el presente estudio no se realizó en un rango altitudinal continuo, y las diferencias en las abundancias entre zonas de vida no fueron significativas para todas las especies, solo lo fue para *Strix virgata* y *Lophostrix cristata*, en términos de especies los resultados se contraponen al patrón de distribución altitudinal descrito por MacArthur (1972) y Stevens (1992), el cual implica una disminución en la riqueza de especies con el aumento de la altitud. Para *S. virgata*, única especie encontrada en los tres niveles altitudinales, los resultados coinciden con dicho patrón en términos de abundancia, la cual

disminuyó con el aumento del nivel altitudinal durante la época lluviosa. Y se contraponen durante la época seca, cuando la abundancia aumentó en el núcleo de bosque intermedio.

Margalef (1977) señala que el incremento de la abundancia en relación a la altitud tiene que ver principalmente con los niveles de competencia. La competencia está dada principalmente en los pisos más bajos, por la gran diversidad existente y el solapamiento de nichos. Mientras que en los pisos más altos la competencia es baja y la presión de selección más importante es la rigurosidad ambiental. Thienemann (1950) señala que si el número de especies es bajo, el número de individuos de cada especie se incrementa en ambientes que se apartan de condiciones estables o que son fluctuantes y por ellos rigurosos, como sucede en los pisos más altos.

Siguiendo las distribuciones atribuidas en Costa Rica por Stiles y Skutch (1989) y Garrigues (2007) para las especies detectadas en este estudio, solamente una de ellas, *M. guatemalae*, la cual se esperaba encontrar en la zona de vida bosque tropical húmedo premontado, no fue detectada para dicha zona.

Sberze *et al.* (2010) no encontró evidencia de una mayor detectabilidad de las especies entre estaciones (lluviosa-seca). Al contrario, en este estudio la detectabilidad aumentó para varias especies en la época seca, por ejemplo *Lophotrix cristata*, la cual presentó un aumento significativo durante la época seca en el PNPB.

Es difícil hacer inferencias sobre algunas especies de este estudio, como *Lophotrix cristata*, *Glaucidium costaricanum*, *Aegolius ridgwayi* y *Megascops clarkii*, pues el número de detecciones obtenidas fueron muy bajas. Estas

especies se encuentran restringidas a las zonas altas de las montañas donde las condiciones climáticas son extremas, ejemplo de ello son los fuertes vientos que se presentaron durante la época seca del 2011 en ZPT. Algunas especies se podrían mover a otras localidades cuando las condiciones son limitadas (Barros y Cintra 2009). Por ejemplo *Megascops asio* presenta estacionalidad de habitat relacionada a variables en la estructura de la vegetación que influyen directamente en el número de presas disponibles (Sparks *et al.* 1994).

Aegolius ridwayi, *Strix nigrolineata* y *Lophostrix cristata*, han sido también registradas como poco comunes o raras por Stiles y Skutch (1989), Garrigues y Dean (2007), y Enríquez y Rangel-Salazar (2001) en los bosques de Costa Rica.

Según Sberze *et al.* (2010) *Lophostrix cristata* tuvo una alta tasa de ocupación en bosques secundarios amazónicos, contrario a lo observado en este estudio, exceptuando para la época seca en el PNPB. Así mismo, Barros y Cintra (2009) reportan a *Lophostrix cristata* como la más abundante en bosques bajos amazónicos, y mencionan que esta especie fue significativamente afectada por algunos componentes de la estructura del bosque.

Para *P. perspicillata*, de la cual no se obtuvo respuesta a las grabaciones en la época lluviosa, Enríquez y Rangel-Salazar (2001) mencionan que presenta variaciones significativas en la respuesta a las vocalizaciones entre temporadas, y que esas diferencias podrían estar relacionadas a su fenología reproductiva. Borges *et al.* (2004) encontraron a *P. perspicillata* como una de las especies más abundantes en los bosques bajos amazónicos. Hume (1991) mencionó que *P. perspicillata* depende de un tamaño de bosque específico

para tener éxito reproductivo. Esta especie es tolerante a la deforestación ya que fue registrada en áreas de pastizal durante el estudio, sin embargo, depende de áreas boscosas grandes para anidar (Stiles y Skutch 1989).

No es fácil de explicar el porque las especies de rapaces nocturnas presentan diferencias en la ocupación de los bosques secundarios en un gradiente altitudinal. Sberze *et al.* (2010) describen a las rapaces nocturnas como indiferentes en sus respuestas al bosque secundario.

Las causas en las diferencias de las abundancias para algunas de las especies en este estudio, *Strix virgata* y *Lophotrix cristata*, pueden estar relacionadas a las diferencias en la estructura del bosque y las interacciones intra e interespecíficas (Borges *et al.* 2004). No hubo evidencia de segregación en este estudio, pues el diseño no se prestó para valorar esta incógnita.

La variación temporal y espacial de los recursos influye grandemente en la composición de las especies y afecta los patrones de distribución a lo largo de gradientes altitudinales (Blake y Loiselle 2000). Barros y Cintra (2009) reportan que la abundancia de *Glaucidium hardy* y *Megascops watsonii* está relacionada con la estructura del bosque. Enríquez y Rangel-Salazar (2001) también encontraron que algunas variables de la estructura de la vegetación afectan la abundancia de las aves rapaces nocturnas. La heterogeneidad ambiental de los bosques a través de la estructura de sus componentes a nivel local y regional son determinantes para explicar la abundancia de las especies de lechuzas en una región específica (Barros y Cintra 2009).

Se sabe que las aves rapaces nocturnas presentan diferentes respuestas a las grabaciones y esto también podría afectar los resultados. Sin embargo, se

ha mencionado que las vocalizaciones de Strigiformes mayores no inhibe las vocalizaciones de las de menor tamaño (Borges *et al.* 2004).

Poco se sabe sobre las poblaciones de aves rapaces nocturnas en los tres sitios de bosque estudiados, y podrían ocurrir cambios drásticos en algunas de ellas, ya que una gran cantidad de bosque se ha extraído recientemente en los alrededores.

Quizás la conclusión más importante de este estudio sea que el bosque secundario provee habitat para las especies de rapaces nocturnas. Sin embargo hace falta información más detallada sobre la historia natural de las especies de rapaces nocturnas en los neotropicos para definir patrones ecológicos en este grupo trófico tan importante (Konig *et al.* 1999, Enríquez *et al.* 2006). Por ejemplo las especies de Strigiformes presentes en un núcleo de bosque determinado y sus abundancias relativas, pueden tener consecuencias dramáticas, por sus efectos como depredadores superiores, sobre las comunidades de presas presentes en los bosques tropicales (O'Donnell *et al.* 2007). Así mismo, las fluctuaciones estacionales y anuales de las poblaciones de presas podrían diferir entre las zonas de vida y con la altitud, tales variaciones podrían contribuir enormemente en la presencia ausencia, abundancia y frecuencia de las especies de aves de presa nocturnas encontradas en los bosques secundarios.

Aumentar el conocimiento sobre este tema y otros relacionados con la dinámica espacial y temporal de las especies de rapaces nocturnas en gradientes altitudinales y bosques tropicales húmedos secundarios podría mejorar nuestro entendimiento sobre la ecología de este grupo taxonómico y su ecosistema en las regiones neotropicales.

5. Conclusiones

1) No hubo variación en el número de especies en relación a la altitud, aunque si existe una sobreposición de especies entre las tierras bajas y las tierras intermedias en la región de estudio. Sin embargo, partiendo de la composición de especies presentes en cada banda altitudinal, si existe una variación entre las tierras bajas/intermedias y las tierras altas. Esta variación esta relacionada a procesos de especiación propios de esta región biogeográfica particular, por ejemplo *Glaucidium costaricanum*, *Megascops clarkii*, *Aegolius ridgwayi*.

2) Los bosques secundarios de la región de estudio ofrecen habitat para las poblaciones de aves nocturnas incluidas en este estudio, sustentando cualquier esfuerzo direccionado hacia su conservación.

3) No queda claro si las diferencias encontradas, entre época seca y época lluviosa, con respecto a la abundancia de algunas especie, están relacionadas al comportamiento de cada especie particular o es un aumento real en el número de individuos en la población. Es importante realizar más estudios de Strigiformes en la región neotropical para lograr entender estos aspectos ecológicos.

Referencias bibliográficas

- BACHMAN, S., W.J. BAKER, N. BRUMMITT, J. DRANSFIELD & J. MOAT. 2004. Altitudinal gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. *Ecography* 27: 299-310.
- BARRANTES, G. 2009. The role of historical and local factors in determining species composition of the highland avifauna of Costa Rica and Western Panamá. *Revista de Biología Tropical* 57 (1):333-349.
- BARROS, O. G. & R. CINTRA. 2009. The effects of forest structure on occurrence and abundance of three owl species (Aves: Strigidae) in the Central Amazon forest. *Zoologia* 26 (1): 85-96.
- BENCKE, G. A. & A. KINDEL. 1999. Bird counts along an altitudinal gradient of Atlantic forest in northeastern Rio Grande do Sul, Brazil. *Ararajuba* 7(2):91-107.
- BLAKE, J.G. & B.A. LOISELLE 2000. Diversity of birds along an altitudinal gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *Auk* 117: 663-686.
- BOLAÑOS, R.; WATSON, V., Y TOSI, J. 2005. *Mapa ecológico de Costa Rica (Zonas de Vida), según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge*, Escala 1:750 000. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- BORGES, S.H.; L. M. HENRIQUES & A. CARVALHES. 2004. Density and habitat use by owls in two Amazonian forest types. *J. Field Ornithol.* 75 (2):176-182.

- BRAGA, A.C.R. & MOTTA-JUNIOR, J.C. 2009. Weather conditions and moon phase influence on Tropical Screech Owl and Burrowing Owl detection by playback in southeast Brazil. *Ardea* 97 (4): 395-401.
- BROWN, J. H., & M.V. LOMOLINO. 1998. *Biogeography*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- CESPEDES-AGUERO, M. V. 2006. *Diseño de una red ecológica de conservación entre la Reserva de Biosfera La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa, Costa Rica*. Tesis Mag..Sc. CATIE, Turrialba, CR. 121p.
- CHAO, A., R. L. CHAZDON, R. K. COLWELL, and T.-J. SHEN. 2005. A new statistical approach for assessing compositional similarity based on incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:148-159.
- CHAZDON, R.L.; C. A. PERES, D. DENT, D. SHEIL, A. E. LUGO, D. LAMB, N. E. STORK & S. MILLER. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology* 142:2833-2843.
- COLWELL R.K., HURTT G.C. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Raopport effect. *Am. Nat.* 144:570-595.
- COLWELL, R.K., MAO, C.X. & CHANG, J. 2004a. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85, 2717–2727.
- COLWELL R.K., RAHBEK C, GOTELLI NJ. 2004b. The mid-domain effect and species richness patterns: what we have learned so far? *Am. Nat.* 163:1-23
- DEL HOYO, ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds.) 1999. *Handbook of Birds of the World*, Volume 5, Barn-Owls to Hummingbirds.. Barcelona: Lynx Editions.

- DENT, D.H. 2010. Defining the conservation value of secondary tropical forests. *Animal Conservation* 13:14-15.
- DENT, D.H. & WRIGHT, S. J. 2009. The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation* 142:2833-2843.
- ENRÍQUEZ, P. L. 1995. *Abundancia relativa, uso de hábitat y conocimiento popular de los Strigiformes en un bosque húmedo tropical en Costa Rica*. Heredia. Costa Rica: Universidad Nacional. 81p. M.Sc. dissertation.
- ENRÍQUEZ, P.L. & J.L. RANGEL-SALAZAR. 2001. Owl occurrence and calling behaviour in a tropical rain forest. *Journal of Raptor Research* 35:107-114.
- ENRÍQUEZ, P.L. JOHNSON, D. H. & RANGEL-SALAZAR, J.L. 2006. Taxonomy, distribution and conservation of owls in the neotropics: a review. In: Rodriguez-Estrella, R. (ed.) *Current Raptor Studies in Mexico*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste y CONABIO. México. pp. 254-307.
- FEELEY, K.J. 2010. The conservation value of secondary forests for tropical nocturnal bird species. *Animal Conservation* 13:16-18.
- FIENEGAN, B. 1992. *El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas*. Col. Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales N°5. CATIE, Turrialba, C.R. 29p.
- FULLER, M. & MOSHER, J. A. 1987. Raptor survey techniques. In: Pendleton, B. A. G.; Millsap, B. A.; Kline, K. W. and Bird, D. M. (Eds.). *Raptor management techniques manual*. Washington, DC: National Wildlife Federation. pp. 37-66.
- GARRIGUES, R. & DEAN, R.. 2007. *The Birds of Costa Rica: a field guide*. Cornell University Press. Ithaca, New York.

- GANEY, J. 1990. Calling behavior of Spotted Owls in Northern Arizona. *Condor* 92: 485-490.
- GOERCK, J. M. 1999. Distribution of birds along an elevational gradient in the Atlantic forest of Brazil: implications for the conservation of endemic and endangered species. *Bird Conservation International* 9:235-253.
- GOTELLI, N.J., ENTSMINGER, G.L. 2001., *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 6.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- HARDY, J.W.; B.B. COFFEY, Jr., and G.B. REYNARD. 1999. Voices of the New World Owls (Strigiformes: Tytonidae, Strigidae). Revised Edition. ARA Records, Gainesville, Florida.
- HAWKINS, B.A. & DINIZ-FILHO, J.A.F. 2002. The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds. *Global Ecology and Biogeography*, 11, 419–426.
- HOLDRIDGE, L.R. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.
- HUME, R. 1991. *Owls of the World*. Running Press Book Publishers. 192pp.
- INBIO (INSTITUTO NACIONAL DE BIODIVERSIDAD). 2006. *Evaluación de la situación actual de la biodiversidad y la sostenibilidad/representatividad ecológica del Sistema de Áreas Silvestres Protegidas: informe final*. INBIO. Heredia, Costa Rica. 146p.
- KESSLER, M. 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography*, 29, 1159–1165.

- KONIG, C.; WEICK, F. & BECKING, J. 1999. *Owls: A Guide to the Owls of the World*. Details. 462 pages. Pica Press & Yale University Press 1999.
- LIPS, K. R.; J. D. REEVE, & L. R. WITTERS. 2003. Ecological traits predicting amphibian population declines in Central America. *Conservation Biology* 17(4):1078-1088.
- LOMOLINO, M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 3–13.
- MACARTHUR, R.H. 1972. *Geographical ecology*. Harper and Row, New York.
- MARGALEF, R. 1977. *La diversidad*. Ecología. Ed. OMEGA. Barcelona. 359-381.
- MCCAIN, C.M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86:366-372.
- McGARIGAL, K. & FRASER, J.D. 1985. Barred Owl responses to recorded vocalizations. *Condor* 87: 552-553.
- MELO-JÚNIOR, T. A.; M. F. VASCONCELOS, G. W. FERNANDEZ & M. A. MARINI. 2001. Bird species distribution and conservation in Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Bird Conservation International* 11:189-204.
- MOSHER, J., A.; FULLER, M.R.; & KOPENY, M. 1990. Surveying woodland raptors by broadcast of conspecific vocalizations. *Journal of Field Ornithology* 61 (4): 453-561.
- NAVARRO, ADOLFO G. 1992. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico. *Condor* 92: 29-39.
- O'DONNELL, S.; J. LATKE; S. POWELL & M. KASPARI. 2007. Army ants in four forests: geographic variation raid rates and species composition. *Journal of Animal Ecology*. 76:580-589.

- OOMEN, M.A., & K. SHANKER. 2005. Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in Himalayan woody plants. *Ecology* 86:3039-3047.
- PATTERSON, B.D., V. PACHECO & S. SOLARI. 1996. Distribution of bats along an altitudinal gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology* 240: 637-658.
- PATTERSON, B.D., D.F. STOTZ, S. SOLARI & J.W. FITZPATRICK. 1998. Contrasting patterns of altitudinal zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography* 25: 693-607.
- RAHBEK, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18, 200–205.
- RAHBEK, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *American Naturalist*, 149, 875–902.
- RAHBEK, C. & GRAVES, G.R. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Science*, 98, 4534–4539.
- RAMAN, T.R.; SHANKAR, N. V.; & JOSHI, E R. SUKUMAR. 2005. Tropical rainforest bird community structure in relation to altitude, tree species composition, and null models in the Western Ghats, India. Centre for Ecological Sciences, Indian Institute of Science, Bangalore, India. <http://arxiv.org/ftp/q-bio/papers/0510/0510033.pdf>.
- ROSENZWEIG, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

- SBERZE, M.; M. COHN-HAFT & G. FERRAZ. 2010. Old growth and secondary forest site occupancy by nocturnal birds in a neotropical landscape. *Animal Conservation* 13: 3-11.
- SPARKS, E.J.; J.R. BELTHOFF & G. RITCHISON. 1994. Habitat use by eastern Screech Owl in central Kentucky. *Journal of Field Ornithology* 65: 83-95.
- SPRINGER, M.A. 1978. Foot surveys versus owl calling surveys: a comparative study of two Great Horned Owl censuring techniques. *Inland Bird Banding News* 50:83-93.
- STEVENS, G. C. 1992. The elevational gradient in geographical range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.* 140:893– 911.
- STILES, F. G. 1991. Aves. Capítulo 10 en D. H. Janzen, ed. *Historia natural de Costa Rica*. San José: Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- STILES, F. GARY Y A. F. SKUTCH. 1989. *Guía de Aves de Costa Rica*. 2ª ed. Instituto Nacional de Biodiversidad. Heredia, Costa Rica.
- STOTZ, D.F. 1998. Endemism and species turnover with altitude in montane avifaunas in the neotropics: implications for conservation. In: *Conservation in a changing world* (Eds: Mace, G., A. Balmford & R. Joshua). Pp. 161-186. Cambridge University Press, Cambridge.
- TERBORGH, J.W. 1971. Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- TERBORG, J.W. 1977. Bird species diversity along an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007-19.

- TERBORGH, J. 1985. The role of ecotones in the distribution of Andean birds. *Ecology* 66:1237-1246.
- TERBORGH, J. & J.S. WESKE. 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56: 562-576.
- THIENEMANN, A. 1950. Distribución e historia de la fauna de agua dulce de Europa. *Binnengewässer* 18: 1-809.
- THIOLLAY, J.-M. 1989. Censusing of diurnal raptors in a primary rain forest: comparative methods and species detectability. *Journal of Raptor Research* 23:72-84.
- WEISSENHOFER, A. 2005. Structure and vegetation dynamics of four selected one hectare forest plots in the lowland rain forests of the Piedras Blancas National Park ("Regenwald der Osterreicher"), Costa Rica, with notes on the vegetation diversity of the Golfo Dulce region. Universitat Wien. Ph.D. dissertation. 199p.
- WHITACRE, D. F., & C. W. TURLEY. 1990. Further comparisons of tropical forest raptor census techniques. pp. 71-92 in W. A. Burnham, D. F. Whitacre, and J. P. Jenny, Eds., *Maya Project Progress Report III*, 1990. The Peregrine Fund, Boise, Idaho.
- WHITACRE, D. F., L. E. JONES, & J. SUTTER. 1992. Censusing raptors and other birds in tropical forest: further refinements of methodology. pp. 39-52 in D. F. Whitacre and R. K. Thorstrom, eds., *Maya Project Progress Report V*, 1992. The Peregrine Fund, Boise, Idaho.