

**Informe Final Proyecto No: 111-A3-024**

**Título: "Variabilidad genética de la avifauna de las tierras altas de Costa Rica: consecuencias del calentamiento global"**

**Cuadro 1. Información solicitada en el informe final**

<b>Aspectos</b>	<b>Contenidos</b>
1. Antecedentes	<ol style="list-style-type: none"><li>1. Objetivos del Proyecto</li><li>2. Duración original del proyecto</li><li>3. Periodos de ampliación de vigencia en caso de que los hubiera</li><li>4. Investigadores y carga académica</li></ol>
2. ¿Cómo se hizo y qué se hizo para ejecutar el proyecto?	<ol style="list-style-type: none"><li>5. Las actividades que se desarrollaron para la consecución de las metas y el porcentaje de logro total al concluir la investigación</li><li>6. Los métodos o los procedimientos utilizados</li><li>7. Las dificultades y la manera de confrontarlas</li></ol>
4. Resultados	<ol style="list-style-type: none"><li>8. Los logros o resultados más relevantes</li><li>9. Trabajos de graduación y presentaciones hechas en congresos o seminarios, en el caso de que los hubiera.</li><li>10. Las observaciones o recomendaciones</li><li>11. <b>PUBLICACIONES: TODO PROYECTO DEBE CONCLUIR CON UNA PUBLICACIÓN CIENTÍFICA.</b></li></ol>
5. Informe Financiero	<ol style="list-style-type: none"><li>12. Debe adjuntar un estado financiero total del proyecto tanto de los recursos aportados por la Vicerrectoría como los aportados por entes externos. En caso de los fondos aportados por entes externos, se debe seguir el formato establecido por el <b>inciso 5</b> de los Lineamientos para la Vinculación Remunerada de la Universidad de Costa Rica con el Sector Externo.</li></ol>

## 1. ANTECEDENTES

**Investigador principal:** Gilbert Barrantes Montero

**Investigador Asociado:** Gustavo Gutiérrez Espeleta

**Carga académica:** Para este proyecto se solicitó una carga académica de 10 horas para el investigador principal y 10 horas para Gustavo Gutiérrez Ezpeleta, durante los dos primeros años para Gustavo Gutiérrez. Además, 10 horas para un asistente de laboratorio durante dos años.

**Unidad académica:** Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Este informe está basado en el cumplimiento de los objetivos planteados en la ampliación del proyecto solicitada y aprobada en el segundo semestre del 2006. Sin embargo, se hará referencia a los objetivos originales planteados cuando sea necesario. La cotejación de los objetivos se hará exclusivamente con los objetivos replanteados en la extensión del proyecto aprobada.

Este proyecto fue originalmente planteado por dos años (2004 y 2005) y a partir del último año se solicitó la ampliación del mismo por un año más (2006). Junto con esta ampliación también se solicitó la modificación de algunos objetivos, estos fueron aprobados por la comisión de investigación de la Escuela de Biología así como por la Vicerrectoría de investigación.

**Objetivos propuestos:** Estos fueron los dos objetivos modificados y planteados durante la última fase del proyecto.

1. Determinar la variabilidad genética y el flujo génico entre poblaciones de *Chlorospingus pileatus* (Thraupidae) considerando la distancia y el grado de aislamiento entre poblaciones.
2. Determinar la variación geográfica en el canto de cortejo *Catharus gracilirostris* (Turdidae).

3. Estudiar la variación intra-poblacional de machos de la especie de colibrí, *Colibri thalassinus*.

3. Estimar el tamaño de población de las especie de aves de zonas altas, endémicas y no-endémicas.

**Duración del proyecto:** Este proyecto fue inicialmente planteado para llevarse a cabo en dos años (2004 y 2005). Sin embargo, por dificultades en la captura de las aves fue solicitada una prórroga la cual fue otorgada por un año más (2006).

## 2. EJECUCION DEL PROYECTO

**Actividades desarrolladas:** para alcanzar las metas de este proyecto se realizaron 26 giras de campo y el trabajo de laboratorio se llevó a cabo en el Laboratorio de Genética de la Conservación en la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

### Giras de campo

Las giras de campo se realizaron a los siguientes lugares:

**Estación Biológica Cerro de la Muerte:** siete giras

**Volcán Barva:** cinco giras

**Monteverde:** cuatro giras

**Volcán Irazú:** cinco giras

**Volcan Poás:** cinco giras

**Estimación del tamaño de poblaciones:** En cada una de estas giras se estimó el tamaño de población de *Chlorospingus pileatus* así como de las otras especies endémicas residentes de las zonas altas del país y de las especies residentes no-endémicas. Para estimar el tamaño de las poblaciones de estas aves se llevaron a cabo censos en cada una de las giras realizadas. Adicionalmente se pusieron redes para capturar principalmente *Chlorospingus pileatus* para obtener tejido y sangre para el análisis molecular.

**Grabaciones de cantos:** Durante cada una de las giras se grabaron cantos de una de las especies endémicas, *Catharus gracilirostris*. Además se estudió la variación intra-poblacional en el canto de los machos del colibrí *Colibri thalassinus*. La obtención de estas grabaciones permitió analizar la variación geográfica en el canto de esta especie.

**Trabajo de laboratorio:** El análisis genético se llevo a cabo en el laboratorio de Genética de la Conservación de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica Durante el 2005 se extrajo ADN de *Chlorospingus pileatus*. Luego se utilizaron tres iniciadores para microsatélites (Esmu1, Esmu4 y Esmu6) originalmente aislados para *Emberiza schoeniclus* (Emberizidae), una especie aparentemente emparentada a *C. pileatus*. Estos iniciadores resultaron ser altamente polimórficos por lo que permitieron un análisis apropiado de la variación genética entre las poblaciones de esta especie aisladas en los diferentes picos montañosos del país.

**Dificultades durante el desarrollo del proyecto:** El problema mas serio que se debió afrontar durante el proyecto fue lo poco predecible del tiempo. La realización de cada gira dependió de que personas en cada localidad nos avisaran que había buen tiempo. Aun con estas previsiones muchas veces llegábamos al lugar y era imposible trabajar debido al cambio súbito del tiempo. Como consecuencia no se pudo utilizar el transporte que originalmente se había solicitado a la Universidad, por lo que el costo del transporte y alojamiento corrió por mi cuenta. Esto porque en la mayoría de los casos nos avisaban con uno o dos días de anticipación.

### 3. RESULTADOS DEL PROYECTO

Los resultados mas relevantes que se obtuvieron en este proyecto fueron: estimación del tamaño de población de muchas de las especies de las zonas altas del país, evaluación del efecto del posible aislamiento geográfico sobre la estructura genética de *Chlorospingus pileatus*, evaluación del efecto del aislamiento geográfico sobre la estructura del canto de *Catharus gracilirostris*, y la descripción de la variación intra-poblacional del canto de los machos de *Colibri thalassinus*.

### **Estudiantes involucrados**

Como parte del desarrollo del proyecto se involucraron a dos estudiantes: César Sánchez Morales y Tania Chavarría Pizarro. César analizó la variación geográfica del canto de *Catharus gracilirostris* como parte de su tesis de licenciatura. Tania por su parte analizó el efecto del aislamiento geográfico sobre la estructura genética de *Chlorospingus pileatus* y además describió el tamaño de las poblaciones para las especies endémicas de las zonas altas del país como parte de su tesis de maestría.

### **Trabajos de graduación**

Tesis de Licenciatura: Diciembre 2005

César Sánchez Morales: **“Influencia del habitat y del aislamiento geografico en la estructura del canto y morfología de cinco especies del genero Catharus (Turdidae)”**

Tesis de Maestría: Diciembre 2006

Tania Chavarría Pizarro: **“Influencia del aislamiento geográfico en las poblaciones de las especies de aves que habitan en las tierras altas de Costa Rica”.**

### **Publicaciones**

Barrantes, G. 2005. Historia natural de las aves del páramo costarricense. Pp. 521-532.

*In*, M. Kappelle & S. Horn (eds.). Páramos de Costa Rica. Editorial INBio.

Sánchez, J. E., G. Barrantes, and F. Durán. 2004. Distribución, ecología y conservación de las aves de la cuenca del río Savegre, Costa Rica. *Brenesia* 61: 63 – 93.

### **Publicaciones en revisión**

Barrantes, G., C. Sanchez, B. Hilje, and R. Jaffe. Male song variation of Green Violet-Ear (*Colibri thalassinus*, Trochilidae, Aves) in the Talamanca mountain range, Costa Rica. *Wilson Bulletin*

### **Publicaciones en preparación**

Effect of the geographical isolation on the song structure of the endemic thrush *Catharus gracilirostris* (Aves: Turdidae) in the highlands of Costa Rica. *Condor*

Influence of the geographic isolation on the genetic structure of the endemic tanager *Chlorospingus pileatus* (Aves, Thraupidae) in the highlands of Costa Rica. Bird Life Conservation

**Informe Financiero**

	Alimentacion*	Transporte*	Reactivos*	Tiempo asignado
Por gira	10000/gira	7000/gira		
Total (26 giras)	260000	182000	170000	1000000
Total	1612000			

\*Los recursos utilizados en estos rubros corrieron por mi cuenta y de mis estudiantes.

## Distribución, ecología y conservación de la avifauna de la cuenca del río Savegre, Costa Rica

Julio E. Sánchez<sup>1</sup>, Gilbert Barrantes<sup>2</sup> & Francisco Durán<sup>1</sup>

1. Departamento de Historia Natural, Museo Nacional de Costa Rica, San José, Costa Rica. Apdo 749-1000. museohn@racsa.co.cr  
2. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. gbarrantes@biologia.ucr.ac.cr

**Key words:** species richness, patterns of endemism, threaten species, Savegre river watershed, Costa Rica

(Recibido: 23 de noviembre del 2003)

### ABSTRACT

We present here information on richness, distribution, and endemism patterns on the avifauna from the watershed of the río Savegre. Additionally, we include general information on diet, migratory and resident status, and threaten species. The study was conducted on an area of 540 km<sup>2</sup>, over an altitudinal range from sea level to 3 400 masl in elevation, from September 2001 to december 2002. Along the altitudinal range five monitoring stations were established at different elevations and forest types: basal, premontane, low montane, high montane, and subalpine-alpine. Each monitoring station was visited at least four times during the study period, and birds were surveyed, using point counts and mist-nets. We recorded 508 species along the elevational gradient, 429 resident and 79 migratory. The species richness (353 species at the basal forest) decreased as elevation increased (82 species at subalpine-alpine forest). The whole watershed included 53 of the 75 Costa Rican endemic species, most of which (about 30 species) inhabit exclusively the high montane and subalpine-alpine forests. The vast majority of birds ingest insects as part of their diet, followed by fruits, vertebrates, seeds, and nectar. Other items, e.g., leaves, are rarely used by birds. Finally, 40 out of the 114 bird species with some potential risk of extinction that occurred in Costa Rica are present on the study region.

### RESUMEN

Presentamos en este trabajo información sobre la riqueza, distribución y patrones de endemismo de la cuenca del río Savegre. Adicionalmente, incluimos información general sobre la dieta, condición (ej., residente o migratoria) de las aves presentes en la cuenca, así como sobre especies amenazadas. Este estudio abarcó un área de 540 km<sup>2</sup>, en un gradiente altitudinal desde el nivel del mar hasta 3 400 m.s.n.m., y se llevó a cabo entre setiembre del 2001 a diciembre del 2002. Dentro del área de estudio se establecieron cinco estaciones de monitoreo a diferentes elevaciones y tipos de bosque: basal, premontano, montano bajo, montano alto y subalpino-alpino. Cada estación fue visitada al menos en cuatro ocasiones durante el período de estudio. Las aves fueron registradas en cada visita usando el método de puntos de conteo y redes de niebla. Registramos en total 508 especies, 429 residentes y 79 migratorias. La riqueza de especies disminuyó (353 especies en el bosque basal) al aumentar en elevación (82 especies en el bosque subalpino-alpino). La cuenca en su totalidad incluye 53 de las 75 especies endémicas de Costa Rica, la mayoría de las cuales (cerca de 30 especies) habitan exclusivamente los bosques montano alto y subalpino-alpino. La gran mayoría de las aves consumen insectos como parte de su dieta, seguido por frutos, vertebrados, semillas y néctar. Otros recursos (ej., hojas) son raramente usados por las aves. Finalmente, 40 de las 114 especies de aves con algún riesgo potencial de extinción en Costa Rica están presentes en la región estudiada.

La alta riqueza avifaunística del país es el resultado de la combinación de factores históricos y ecológicos (Haffer 1974, Gómez 1986). Dentro de los factores históricos que mayor influencia han tenido en la conformación de la avifauna costarricense están los cambios climáticos que se dieron durante el Pleistoceno (Haffer 1974, Stiles 1983, 1985a, Barrantes & Sánchez 2000). Estos cambios promovieron la dispersión de grupos o poblaciones ancestrales, principalmente desde Suramérica (ej., especies de zonas altas durante los

períodos glaciales) y el aislamiento de esas poblaciones cuando las condiciones climáticas tomaron diferente rumbo (ej., especies de zonas altas aisladas en picos montañosos). Adicionalmente, la gran heterogeneidad ambiental y climática, debido a la accidentada topografía, se menciona como uno de los factores ecológicos que ha tenido mayor influencia en determinar la riqueza avifaunística del país (Gómez 1986).

La avifauna terrestre de Costa Rica es predominantemente de origen neotropical, con una

amplia representación de familias de origen suramericano que alcanza su mayor diversidad en los bosques húmedos de tierras bajas y alturas medias (Slud 1964). Otro contingente importante de especies se originó en la parte norte de Centroamérica, como los momotos (Momotidae), reinitas del nuevo mundo (Parulidae), o bien de grupos cuyo centro de radiación se localizó allí, entre éstos los trogones (Trogonidae) y urracas (Corvidae) (Stiles 1983). Un tercer grupo más pequeño de origen Neártico, está representado por familias como Picidae (carpinteros) y Vireonidae (vireos) (Stiles 1983). La mayoría de las especies son residentes (aproximadamente 650 especies), mientras que el resto de las 858 especies de aves registradas para el país son migratorias, o tienen poblaciones residentes y migratorias (Barrantes *et al.* 2002).

En su mayoría las especies migratorias se reproducen en Norteamérica, entre las que se destacan por su número, las reinitas (Parulidae) y los mosqueros (Tyrannidae), que utilizan el sector Caribe como corredor migratorio (Fitzpatrick 1980, Keast 1980, Stiles 1983, Rappole *et al.* 1993). Algunas especies de aves terrestres migran a lo largo de la costa Pacífica como el tordo arrocero (*Dolichonyx oryzivorus*), el ampelis (*Bombycilla cedrorum*) y el sabanero arrocero (*Spiza americana*). Un grupo pequeño de estas aves migratorias se reproducen en Costa Rica, principalmente en la vertiente Pacífica, y luego migran a Suramérica (Stiles & Skutch 1989). Además, un grupo considerable de especies migra altitudinalmente en el país.

Debido a su gran diversidad y por las interacciones mutualistas que tienen con las plantas (ej. polinizadores y dispersores de semillas), las aves juegan un papel muy relevante en el mantenimiento de la composición y la dinámica de las poblaciones de plantas de nuestros bosques (Stiles 1989, Herrera 2002). Además, por sus características (ej., colores de su plumaje), las aves son el elemento faunístico que recibe mayor atención por turistas (Stiles & Skutch 1989). Por lo tanto, desde el punto de vista de conservación, las aves deben considerarse desde dos perspectivas diferentes: (a) como un componente evolutivo y ecológico de los bosques; y (b) como un

recurso potencialmente explotable por las comunidades locales.

Este estudio de la avifauna en la cuenca del río Savegre intenta llenar parte del vacío de información existente acerca de la distribución, la riqueza de especies, el endemismo y la importancia ecológica de este grupo. Además, se brinda información sobre el potencial uso de las aves como un recurso que podría explotarse con muy bajo impacto sobre los bosques de esta región del país.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Sitios de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la cuenca hidrográfica del río Savegre, durante el período comprendido entre setiembre del 2001 hasta diciembre del 2002. Se seleccionaron cinco áreas de estudio distribuidas en los diferentes pisos altitudinales que incluye la cuenca del río Savegre: basal, premontano, montano bajo, montano, subalpino y alpino (Hartshorn 1983). Debido a la similitud en la composición avifaunística, los pisos subalpino y alpino se combinaron para fines de muestreo. En cada sitio de estudio se escogieron áreas con bosque primario o ligeramente intervenido, con extensiones cercanas a las 500 ha o mayores, y conectadas con otras áreas forestales de mayor superficie.

**Piso Basal:** La Finca Rafiki, Aguirre, Puntarenas (9° 27' N y 83° 59' W), está situada dentro del bosque tropical basal, con una elevación de aproximadamente 500 m.s.n.m. La precipitación promedio oscila entre 3 000 a 4 000 mm anuales y la temperatura de 28°C. Dentro de la cuenca, este es el bosque que ha sufrido un mayor impacto por la intervención humana. El área de muestreo se caracteriza por tener cerros de relieve accidentado cubierta de bosque primario o poco intervenido. En las áreas de bosque menos alterado especies arbóreas como *Brosimum utile*, *Calophyllum brasiliense*, *Carapa guianensis*, *Virola koschnyi* y *Hyeronima alchorneoides* alcanzan hasta 40 m de altura. En el sotobosque predominan especies arbustivas de los



géneros *Piper*, *Psychotria*, *Miconia* y las palmas *Chamaedorea* y *Asterogyne*. Además, incluye áreas de crecimiento secundario joven (15 años) donde abundan *Cecropia* spp., *Conostegia* spp. y asteráceas.

**Piso Premontano:** El cerro Jilguero, Pérez Zeledón, San José (9° 28' N, 83° 52' W), se encuentra en el bosque premontano. En este tipo de bosque se estableció el área de estudio en un ámbito de alturas entre 1 300 y 1 450 m.s.n.m. La precipitación en el lugar promedia los 3 000 mm anuales y la temperatura los 22°C. El área se caracteriza por ser de relieve quebrado a plano ondulado en las filas, cubierta por bosque maduro y secundario. En el dosel de estos bosques son comunes los árboles de *Ficus* spp., *Inga* spp. y aguacatillos (*Ocotea* spp. y *Nectandra* spp.), mientras que en el sotobosque predominan las rubiáceas (*Psychotria* spp.) y piperáceas (*Piper* spp.). Los bosques a esta elevación son ricos en epífitas, como bromelias y orquídeas.

**Piso Montano Bajo:** El sitio escogido para establecer un área de estudio en el bosque montano bajo, se ubicó en Zapotal, Dota, San José (9° 31' N y 83° 50' W), con una altitud de 1 763 m.s.n.m. La precipitación anual en el área promedia los 3 000 mm y la temperatura promedia los 18°C. El lugar se caracteriza por ser de terreno quebrado, dominado por un bosque con árboles muy altos, diverso y poco alterado. Entre los árboles más comunes están los robles (*Quercus* spp.), *Billia hippocastanarum*, *Ocotea* sp. y *Magnolia poasana*. En el sotobosque predominan plantas como los candelos *Piper* spp. y los helechos. El área se encuentra rodeada de bosque primario y al ascender aparecen los robles *Quercus* spp. y el sotobosque dominado por el bambú *Chusquea* sp.

**Piso Montano Alto:** el sitio de estudio se estableció cerca de la localidad conocida como San Gerardo de Dota, a 1 km al este del Albergue de Montaña Savegre (Cabinas Chacón) en el cantón de Pérez Zeledón, San José (9° 23' N, 83° 40' W), a una altitud de 2 450 m.s.n.m. En este bosque la precipitación promedia los 2700 mm anuales y la temperatura 15°C. Este sitio se encuentra en un bosque primario en el cual el dosel es dominado principalmente por robles (*Quercus* spp.), mientras que el sotobosque es dominado por varias especies de *Chusquea*.

**Piso Subalpino-Alpino:** El sitio de estudio en este piso altitudinal fue Villa Mills, Pérez Zeledón, San José (9° 23' N, 83° 43' W), localizado a una elevación de 3 100 m.s.n.m. La precipitación promedia anualmente los 2 500 mm mientras que la temperatura promedio anual es de 12°C. El área incluye una parte de páramo, dominado por *Chusquea subtesellata*, asteráceas y ericáceas (*Comarostaphylis arbutoides*, *Vaccinium consanguineum* y *Pernettya coriacea*) y de bosque nuboso alterado y dominado por *Quercus* spp.

#### Muestreo y Análisis de Datos de las Aves Terrestres:

En cada uno de los sitios seleccionados se utilizó el método de conteo por puntos a lo largo de senderos preexistentes de 2 km, donde se establecieron puntos de conteo cada 200 m. En cada punto se registraron las especies y el número de individuos detectados auditiva y visualmente durante 10 minutos. El recorrido de un punto a otro se realizó en cuatro minutos, registrándose las aves detectadas en una faja de 50 m a cada lado del sendero. Estos conteos se realizaron por dos días seguidos, 4 veces en el período de estudio, de los cuáles dos ocasiones fueron durante el período seco y dos en el período lluvioso. La hora de inicio de los conteos fue a las 6:00 a. m. y se finalizó a las 10 a. m. Se utilizó una grabadora Sony Tc-D5-Pro II y una parábola Telinga Pro II, para detectar aves a mayor distancia. La composición en términos de riqueza de especies fue comparada entre sitios utilizando el índice de Sorensen. Este índice nos da el porcentaje de similitud en la riqueza de especies entre pares de sitios (Magurran 1988).

En cada una de las áreas de estudio se colocaron 8 redes de niebla de 12 m de largo por 2 m de alto, para capturar aves que difícilmente se detectan durante los censos. Cada ave capturada se identificó y luego fue liberada. Además, en cada una de las cinco localidades se realizaron caminatas a diferentes horas del día para detectar aves diurnas y nocturnas en diferentes tipos de hábitat: bosques primarios, y en diferentes estados sucesionales, campos de cultivo y bordes de río. Se incluyó, además, en el muestreo a las aves acuáticas observadas en los sitios estudiados. Los resultados de los diferentes métodos empleados se combinaron

para estimar la riqueza y abundancia de las especies en cada lugar.

Para facilitar el análisis de la condición (ej. residentes, migratorias) de las aves terrestres, las especies fueron divididas en las seis categorías mostradas en el Cuadro 1. De igual manera, las aves se agruparon por categoría de abundancia (Cuadro 2) de acuerdo con el número de observaciones por visita o durante el periodo de estudio. Para analizar las aves en función de la dieta se utilizó el siguiente método: a) se determinaron los recursos principales en la dieta de cada ave (insectos, frutos, semillas, néctar, carne, carroña); b) en cada localidad se anotaron el número de especies que utiliza cada uno de estos componentes. Por lo tanto una especie puede estar en más de una categoría. Consideramos este método

más apropiado que combinar las especies en una categoría única (grupos tróficos; Root 1967) o sumar el porcentaje de cada recurso en la dieta de cada ave y luego asumir que cada 100% que resulta de la suma del porcentaje de ingestión de un recurso dado es equivalente a una especie (Stiles & Rosselli 1998). Con el método que estamos usando queremos dar a conocer cuantas especies utilizan un recurso particular y no asumir que todas las especies en una categoría dada son equivalentes.

Adicionalmente, se identificaron aquellas especies endémicas de Costa Rica, presentes en la cuenca. En esta categoría se incluyen las aves endémicas presentes en Costa Rica y oeste de Panamá y las especies endémicas únicamente de Costa Rica.

**Cuadro 1.** Condición de permanencia de las aves terrestres observadas en la cuenca del río Savegre.

Categoría		Definición
Residente	R	residente reproductivo en el país
Migratoria latitudinal	M	migratorio latitudinal que se reproduce en Norteamérica
Migratoria altitudinal	R•	residente que realiza migración altitudinal
Migratoria-residente	RM	con poblaciones residentes y migratorias latitudinales
Migratoria reproductiva	ReM	se reproduce en Costa Rica y migra a Suramérica
Movimientos diarios	R*	residente que realiza movimientos altitudinales diarios fuera del periodo reproductivo

**Cuadro 2.** Categorías de abundancia de las aves terrestres observadas en la cuenca del río Savegre; siguiendo la clasificación de Stiles & Skutch (1989) con ligeras modificaciones.

Categoría	Definición
Rara	máximo 5 individuos observados por día de muestreo
Poco común	de 6 a 14 individuos observados por día de muestreo
Común	de 15 a 99 individuos observados por día de muestreo
Abundante	más de 100 individuos observados por día de muestreo
Ocasional*	uno o pocos individuos observados en un año
Accidental	un individuo observado fuera de su ámbito de distribución normal

\* esta categoría fue posible definirla porque J. Sánchez ha visitado el área regularmente durante los últimos 10 años

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Riqueza de Aves Terrestres en la Cuenca del río Savegre

La riqueza de especies de aves encontrada en la cuenca del río Savegre es muy alta. Se registraron 508 especies pertenecientes a 59 familias, lo que representa un 59% de la avifauna costarricense en un área de solo 540 km<sup>2</sup>, un 1.05% del territorio nacional (INBio-MNCR 2001) (Fig. 1, Anexo 1). La familia predominante en todos los sitios, excepto en el piso subalpino-alpino, es Tyrannidae (los mosqueros) con 44 especies en el piso basal (13% de la avifauna en ese lugar), 42 especies en el premontano (14%), 25 en el montano bajo (14%) y 21 en el montano alto (15%). En el piso subalpino-alpino el grupo dominante son las reinitas (Parulidae) con 8 especies (10%), las cuales, además, son la segunda familia en cuanto a número de especies en los pisos premontano (26 especies), montano bajo (18) y montano alto (13).

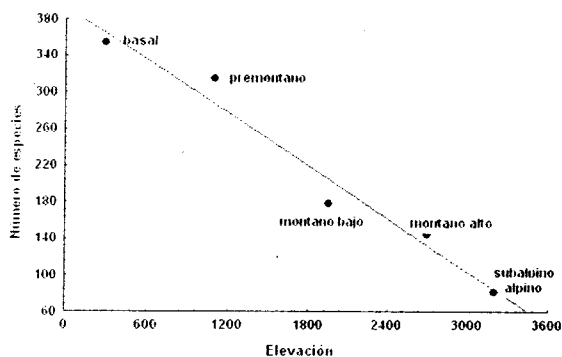


Figura 1. Número de especies de aves registradas en cada piso altitudinal y su disminución con la altura.

Otros grupos con alta diversidad son las tangaras (Thraupidae), con 23 especies en el piso basal, 26 en el premontano, 13 en el montano bajo, 10 en el montano alto y 6 especies en el subalpino-alpino. Los colibríes tienen una representación un poco menor, con 18 especies en los pisos basal y premontano, y 16 especies en el piso montano bajo, disminuyendo su número en los pisos montano alto y

subalpino-alpino (10 y 6 especies respectivamente). Los gavilanes (Accipitridae) están presentes con 20 especies en el piso basal, 15 en el premontano, 10 en el montano bajo, 8 en el montano alto y 6 en el subalpino-alpino. Las otras familias tienen una menor representación en la cuenca (Anexo 1).

Varios factores explican esta alta diversidad avifaunística. En primer lugar un gradiente altitudinal amplio que va desde el nivel del mar hasta los 3 491 m.s.n.m de altitud. Esto permite la existencia de una gran variedad de ambientes, con diferentes condiciones de temperatura y humedad, que han permitido el desarrollo de bosques de una gran diversidad estructural y florística (Kappelle 1996). Otro factor que influye en la alta riqueza de especies en el área es su posición geográfica. La cuenca del río Savegre incluye parte de dos zonas avifaunísticas muy diversas y diferentes entre sí (Slud 1964), el bosque tropical húmedo y tierras altas (bosques tropicales basales y montanos respectivamente).

Las grandes masas boscosas así como el bajo grado de fragmentación en muchos de los bosques a lo largo de la cuenca son factores que también han favorecido la alta riqueza de aves en la región (Stiles 1985b, INBio-MNCR 2001). En general, es todavía posible encontrar en la cuenca, grandes bloques de bosques poco alterados, los cuales representan un 63% del área total. Además, un 82% de este bosque es continuo o conectado entre sí. Los bosques en los pisos basal y premontano son los que presentan un mayor grado de alteración y destrucción en la cuenca, mientras que el bosque denso mejor representado está entre los 500 y los 3 100 m.s.n.m, con una extensión de 31 283.4 has (INBio-MNCR 2001).

Además, los ecosistemas seminaturales (matorrales, bosque alterados) ocupan un 11.9% del área total. Estas áreas en diferentes estados sucesionales funcionan, en muchos casos, como corredores biológicos que comunican las áreas boscosas mayores. Muchos de estos corredores se encuentran a lo largo de ríos y proporcionan hábitat a un buen número de especies residentes como los pinzones *Arremon aurantirostris*, *Lysurus crassirostris*, los soterrés *Henicorhina leucoprphys* y *Microcerculus marginatus*, el pinzón *Buarremon*

*torquatus*, la reinita *Phaeothlypis fulvicauda* y migratorias como las reinitas guardaribera *Seiurus motacilla*, *Seiurus noveboracensis*, el zorzal *Hylocichla mustelina* y las reinitas *Wilsonia pusilla*, *Oporornis formosus* y *Protonotaria citrea*. Estos corredores ribereños son también muy importantes para muchas especies residentes que realizan migraciones altitudinales, entre estos el colibrí *Selasphorus scintilla*, el barbudo cabecirrojo *Eubucco bourcierii*, la cocora *Semnornis frantzi*, el tucancillo verde *Aulacorhynchus prasinus*, el batarito *Dysithamnus mentalis*, el saltarín *Corapipo altera*, el jilguero *Myadestes melanops*, las tangaras *Tangara icterocephala*, *Tangara dowii*, *Tangara gyrola* y la oropéndola *Psarocolius wagleri*.

Dentro de esta heterogeneidad ambiental los cultivos y herbazales representan un 25% del área de la cuenca. Estos hábitats son utilizados por especies

que se caracterizan por tener un ámbito altitudinal muy amplio como el comemaíz *Zonotrichia capensis*, el yigüirro *Turdus grayi* y la viuda azul *Thraupis episcopus*.

En general, la riqueza de especies en los bosques siempre verdes tropicales está inversamente relacionada con la altura (Keast 1980, Stiles 1985b). En este caso también, la mayor diversidad de especies se encontró en las partes bajas de la cuenca, en el bosque tropical húmedo (piso basal), con 353 especies y el piso premontano, con 312 especies ( $F_{1,3} = 91.15$ ,  $p = 0.002$ ;  $R^2 = 0.96$ ; Fig. 1). Si se consideran únicamente las aves terrestres, la riqueza de especies es similar entre los dos sitios de menor elevación. Asimismo, el menor número de especies se encontró en el piso subalpino-alpino, descendiendo a 82 especies (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Riqueza de especies de aves acuáticas y terrestres en cinco localidades de la cuenca del río Savegre.

Piso altitudinal	Acuáticas	Terrestres	Total
Basal	43	310	353
Premontano	5	307	312
Montano bajo	1	177	178
Montano alto	2	142	144
Subalpino-alpino	-	82	82

La composición de la avifauna cambia mucho a lo largo del gradiente altitudinal que cubre la cuenca. El porcentaje de especies en común es relativamente alto en pisos sucesivos, y los pisos que comparten el mayor número de especies son los pisos montano bajo y montano alto (Cuadro 4). Por el contrario, la mayor diferencia se da entre las avifaunas del piso basal y el subalpino-alpino. En las zonas más altas, la baja cantidad de especies y el alto endemismo son factores que influyen en la baja

similitud entre la avifauna de esta elevación y aquellas presentes en los otros pisos altitudinales. Esta diferencia es acentuada por la presencia de grupos como los formicáridos (hormigueros), los tamnofílidos (hormigueros) y troquílicos (colibríes) en los bosques basales y premontano. En tanto que los bosques montanos presentan una mayor diversidad en grupos como los fumáridos (chupa musgos), túrdidos (yigüirros), parúlidos (reinitas), y emberízidos (pinzones) (Anexo 1).

**Cuadro 4.** Similitud (porcentaje) entre la composición de especies de aves terrestres entre los diferentes pisos altitudinales. Se calculó utilizando el índice de Sorensen.

	Premontano	Montano Bajo	Montano Alto	Subalpino-alpino
Montano Alto				68
Montano Bajo			77	51
Premontano		65	54	27
Basal	68	25	22	4

Un patrón general que se encontró en la avifauna terrestre de la cuenca del río Savegre es que, en cada una de las áreas de estudio, las especies con poblaciones muy pequeñas (raras, poco comunes) constituyen más del 50% de la avifauna (Cuadro 5).

Esto indica que la diversidad de las aves neotropicales está compuesta por especies con poblaciones pequeñas, lo que hace a estas especies mucho más susceptibles a alteraciones de sus hábitats (Primack 1998).

**Cuadro 5.** Abundancia de las aves por piso altitudinal en la cuenca del río Savegre.

Piso altitudinal	Abundante	Común	Poco Común	Rara	Ocasional	Total
Basal	1	123	108	116	5	353
Premontano	1	93	91	122	5	312
Montano bajo	1	64	50	56	7	178
Montano alto	0	61	25	44	14	144
Subalpino-alpino	0	26	20	30	6	82
Total	3	367	294	368	37	

#### Condición de la Avifauna Terrestre de la Cuenca del Río Savegre

La avifauna de la cuenca del río Savegre está compuesta por 429 especies residentes y 79 migratorias latitudinales (Cuadro 6). La gran mayoría de las especies migratorias latitudinales (M) se reproducen en Norteamérica y migran a los trópicos durante el invierno norteamericano, donde utilizan principalmente bosques secundarios y áreas en regeneración (Blake *et al.* 1990, Blake & Louiselle 1992). Algunas de estas especies viajan hasta Sudamérica, otras permanecen en Costa Rica entre 6 y 8 meses (Stiles 1983). Un grupo menor de especies migratorias latitudinales (RM), constituido principalmente por garzas (Ardeidae), tienen también

pequeñas poblaciones residentes en el país (Cuadro 6). Un grupo aun menor, constituido de 6 especies (ej., *Legatus leucophaius* y *Elanoides forficatus*), se reproducen en Costa Rica y migran posteriormente a Suramérica (ReM).

Las especies residentes incluyen todas aquellas aves que se reproducen en el país, y se han clasificado en varias categorías: las residentes permanentes (R), con un total de 346, que se mantienen en o cerca del área reproductiva; los residentes que realizan migraciones altitudinales (R\*), son especies, en su mayoría dependientes de bosque, que posteriormente al período reproductivo se desplazan a otras elevaciones. En la cuenca se registraron 31 especies que realizan migración altitudinal, aunque es posible que con estudios más

prolongados éste número aumente. En esta categoría hay especies como el quetzal *Pharomachrus mocinno*, el campanero *Procnias tricarunculata*, el rualdo *Chlorophonia callophrys*, el jilguero *Myadestes melanops*, la pava negra *Chamaepetes unicolor*. También hay especies residentes (R\*) que fuera del período reproductivo realizan movimientos altitudinales diarios como es el caso de la paloma collaraja *Columba fasciata*, el periquito listado *Bolborhynchus lineola*, el perico aliamarillo *Pyrrhura hoffmanni*, y el capulinero colilargo *Ptilinopus caudatus*.

El número de especies migratorias latitudinales es mayor en las partes bajas de la cuenca (72 especies), mientras que en el páramo sólo se registraron 11 especies. El mismo patrón de distribución lo presentan las especies que se reproducen en el país y luego migran a Suramérica (ReM). Las aves residentes que realizan movimientos altitudinales (R•) muestran un patrón diferente, en este caso el mayor número de especies se encuentra en alturas medias y altas (Cuadro 6).

**Cuadro 6.** Condición de la avifauna de la cuenca del río Savegre: (R: Residente, M: Migratorio latitudinal que se reproduce en Norteamérica, R•: Residente que realiza migración altitudinal, RM: Con poblaciones residentes y migratorias, ReM: Se reproduce en Costa Rica y migra al sur, R\*: Residente que realiza movimientos altitudinales diarios fuera del período reproductivo).

Condición	Basal	Premontano	Montano Bajo	Montano Alto	Subalpino-alpino
R	251	221	118	86	47
M	72	45	29	30	11
R•	12	31	25	21	17
RM	9	1	2	2	2
ReM	6	5	2	1	1
R*	1	4	4	4	4
Tota.	351	307	180	144	83

#### Dieta de las Aves Terrestres

La mayoría de las especies en los diferentes pisos altitudinales fueron aves insectívoras (Cuadro 7), lo cual es un reflejo de la predominancia de algunas familias como Tyrannidae, Parulidae, Vireonidae y Troglodytidae en la región estudiada (Anexo 1). Dentro de las aves que utilizan insectos en su dieta, la proporción de especies que aprovechan insectos grandes (> 2 cm de largo), como Trogonidae, Bucconidae y Formicariidae, disminuye abruptamente con la altura (Stiles 1983). Sin embargo, esto no sucede para las aves insectívoras pequeñas (ej. Parulidae, reinitas), las cuales siguen siendo abundantes aún en las partes más altas de la cuenca. Los insectos grandes como esperanzas y saltamontes son comunes en los bosques basales y montanos. Sin embargo, parece que las temperaturas bajas afectan la

reproducción de estos animales por lo que su abundancia disminuye rápidamente con la altura.

Las aves que utilizan frutos constituyen el segundo grupo con mayor número de especies en las diferentes áreas de estudio, aunque es en los dos sitios de menor elevación donde alcanza el mayor número de especies (Cuadro 7). Las aves carnívoras constituyen el tercer grupo en cuanto a riqueza de especies, y su número también disminuye con la altura. El mayor número de especies de éste grupo se encuentra en el bosque tropical húmedo basal, como resultado de la mayor abundancia de especies de las familias Accipitridae (gavilanes) y Falconidae (halcones).

Las aves nectarívoras, donde se ubican los colibríes, tienen una mayor representación en los bosques de elevación baja y media, disminuyendo considerablemente en el bosque montano alto y

subalpino-alpino (Cuadro 7). La cantidad de especies granívoras decrece gradualmente con la altura. Este patrón es causado principalmente por la disminución en el número de palomas (Columbidae), loras (Psittacidae) y algunos grupos de pinzones (Emberizidae) como los setilleros (*Sporophila* spp.). El número de aves pertenecientes al resto de los grupos tróficos es bajo y mantienen una cantidad similar de especies en las diferentes áreas de estudio.

**Cuadro 7.** Número de especies que utilizan diferentes elementos alimenticios en cada piso altitudinal en la cuenca del río Savegre,

Piso altitudinal	Insectos	Frutos	Carne	Néctar	Semillas	Carroña	Follaje	Omnívoro
Basal	179	61	82	22	27	4	2	25
Premontano	193	75	32	23	25	2	0	27
Montano Bajo	118	40	14	20	12	2	0	16
Montano Alto	85	35	17	13	13	2	0	13
Subalpino-alpino	44	25	8	7	7	2	0	8

### Interacciones Tróficas

Las aves mantienen numerosas interacciones con las plantas y otros animales, particularmente en los bosques tropicales (Howe & Westley 1988). Como consumidores secundarios, las aves desempeñan un papel importante, controlando las poblaciones de insectos folívoros (Marquis & Whelan 1994). El efecto de las aves insectívoras sobre las poblaciones de insectos es posiblemente muy alto en los bosques estudiados, especialmente, cuando se considera que en todos los pisos altitudinales estas aves fueron las más numerosas (Cuadro 7). Sin embargo, mediciones detalladas del impacto de las aves sobre las poblaciones de insectos son difíciles de obtener (Holmes 1990).

Muchas aves en ambientes forestales son consumidores primarios, al alimentarse de brotes, semillas, frutos y néctar (Stiles 1980, Loiselle & Blake 1991, Hulme & Benkman 2002). Algunas pocas especies, como *Saltador maximus* y *Atlapetes albinucha*, se alimentan de brotes en los bosques secundarios, potreros, charrales y áreas abiertas y únicamente la pava negra *Chamaepetes unicolor* lo hace ocasionalmente en bosques maduros o primarios. Un porcentaje muy bajo de aves en la cuenca del río Savegre son granívoras, desempeñando así el papel de depredadores de

semillas, como las palomas (Columbidae) y los loros (Psittacidae). En las áreas abiertas, potreros, plantaciones y a lo largo de caminos, donde dominan principalmente las hierbas y zacates, habitan varias especies de aves granívoras que mantienen poblaciones altas como consecuencia de la abundancia del recurso alimentario. En este grupo cabe mencionar a especies como el setillero *Sporophila americana*, el semillero *Volatinia jacarina* y la tortolita rojiza *Columbina talpacoti*.

La gran movilidad de las aves las convierte en efectivos agentes de dispersión de semillas y polen (Schatz 1990, Barrantes & Pereira 2002). Stiles (1988), en un trabajo comparativo sobre el papel de las aves como dispersores en bosques húmedos a lo largo de un amplio gradiente altitudinal, encontró que las aves dispersan una proporción mayor de frutos (semillas) de árboles y arbustos del sotobosque, que de árboles del dosel. Además, la proporción de especies de árboles y arbustos dispersados por aves aumenta con la altitud. La importancia de las aves es evidente en la región estudiada al considerar que cerca del 50% de la flora de la cuenca del río Savegre esta constituida por árboles (521 especies) y arbustos (417 especies) (INBio-MNCR 2001), de los cuales la mayoría dependen de las aves como agentes de dispersión.

La abundancia de plantas dispersadas por aves en elevaciones medias y altas de la cuenca está dada por la gran riqueza de especies de algunas familias como Rubiaceae (97 especies), Melastomataceae (94), Piperaceae (63). Es también aquí donde frugívoros generalistas alcanzan su mayor diversidad, como es el caso de las tangaras (Thraupidae). El bosque húmedo tropical basal y premontano de la cuenca del río Savegre es el que presenta el mayor número de especies del género *Euphonia* en todo el país, las cuales son grandes dispersores de plantas de la familia Loranthaceae y Viscaceae (los matapalos). En los bosques montanos, dos especies: *Euphonia elegantissima* (veranero) y *Chlorophonia callophrys* (rualdo), son agentes dispersores especialistas de los matapalos. En los bosques montanos, un ave de otra familia: el quetzal *Pharomachrus mocinno*, es dispersor especialista de árboles de la familia Lauraceae (aguacatillos) (Wheelwright 1983).

La mayoría de las plantas polinizadas por aves son características de los bosques húmedos de tierras bajas y alturas medias (Stiles 1985c). En las tierras bajas las plantas de los géneros *Heliconia* y *Costus* son polinizadas por colibríes de la subfamilia Phaethorninae (Stiles 1975). En las elevaciones medias y altas, colibríes de la subfamilia Trochilinae polinizan arbustos de la familia Rubiaceae y epífitas de las familias Gesneriaceae y Ericaceae. A mayor altura, en el páramo y bosques aledaños, varias especies de colibríes polinizan las hierbas del género *Centropogon*, epífitas como las bromelias (Bromeliaceae), arbustos de la familia Onagraceae y los arrayanes (Ericaceae) (Wolf *et al.* 1976). Así las aves, como dispersores y polinizadores, juegan un papel muy importante en el mantenimiento de la diversidad y complejidad de los bosques de la cuenca del río Savegre.

### Especies Endémicas

La cuenca del río Savegre incluye 53 de las 75 especies endémicas de aves terrestres del país (Fig. 2, Cuadro 8). El alto endemismo se debe a que esta

cuenca abarca parte de las dos áreas de mayor endemismo del país, las zonas altas de la cordillera de Talamanca y oeste de Panamá y la región de los bosques basales del Pacífico Sur de Costa Rica (Haffer 1974).

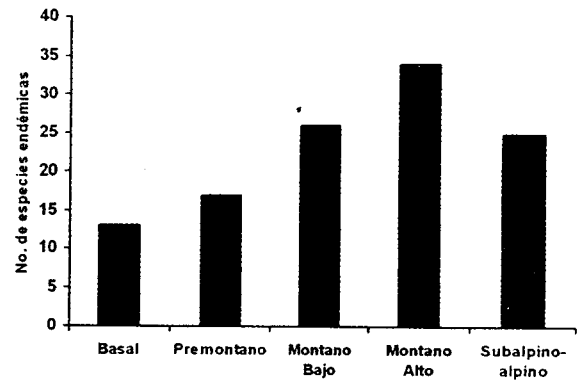


Figura 2. Número de especies de aves endémicas en cada una de las áreas de estudio en la cuenca del río Savegre.

Estas dos regiones se localizan, una en el piso basal y premontano (Pacífico sur) y la otra en los pisos montano, subalpino y alpino, por lo que prácticamente en toda la cuenca es posible encontrar especies endémicas. Sin embargo, su riqueza es más alta en los bosques de mayor elevación (Fig. 2). Esto se debe a que la región de la alta Talamanca es no solo la más rica del país, sino que es la región de mayor endemismo para Centroamérica. Por lo tanto, para poder conservar el rico endemismo de la región, es necesario mantener hábitats apropiados a lo largo de toda la cuenca, debido al poco traslape entre la avifauna de las zonas altas y aquella de los pisos basales.



Cuadro 8. Aves endémicas presentes en la cuenca del río Savegre.

Familia	Nombre Científico	Tipo de bosque
Cracidae	<i>Chamaepetes unicolor</i>	basal, premontano
Odontophoridae	<i>Odontophorus leucolaemus</i>	premontano
Columbidae	<i>Geotrygon chiriquensis</i>	premontano
	<i>Geotrygon costaricensis</i>	premontano, montano
Psittacidae	<i>Pyrrhura hoffmanni</i>	premontano hasta páramo
	<i>Touit costaricensis</i>	premontano
Strigidae	<i>Glaucidium costaricanum</i>	montano
Caprimulgidae	<i>Caprimulgus saturatus</i>	premontano hasta páramo
Trochilidae	<i>Lophornis adorabilis</i>	premontano
	<i>Panterpe insignis</i>	montano, páramo
	<i>Amazilia decora</i>	premontano, montano
	<i>Lampornis cinereicauda</i>	premontano, montano
	<i>Selasphorus flammula</i>	montano, páramo
	<i>Selasphorus scintilla</i>	premontano, montano
	<i>Trogon bairdii</i>	premontano
Trogonidae	<i>Trogon bairdii</i>	premontano
Ramphastidae	<i>Semnornis frantzii</i>	premontano, montano
	<i>Pteroglossus frantzii</i>	basal, premontano
Picidae	<i>Melanerpes chrysauchen</i>	basal
Furnariidae	<i>Margarornis rubiginosus</i>	montano, páramo
	<i>Thripadectes rufobrunneus</i>	montano
Thamnophilidae	<i>Thamnophilus bridgesi</i>	basal, premontano
Rhinocryptidae	<i>Scytalopus argentifrons</i>	montano
Tyrannidae	<i>Contopus lugubris</i>	montano, páramo
	<i>Contopus ochraceus</i>	montano
	<i>Empidonax atriceps</i>	montano, páramo
Cotingidae	<i>Carpodectes antoniae</i>	basal, premontano
Pipridae	<i>Manacus aurantiacus</i>	basal
Vireonidae	<i>Vireo carmioli</i>	montano, páramo
Corvidae	<i>Cyanolyca argentigula</i>	montano, páramo
Troglodytidae	<i>Thryothorus semibadius</i>	basal, premontano
	<i>Troglodytes ochraceus</i>	montano
	<i>Thryorchilus browni</i>	páramo
	<i>Microcerculus luscini</i>	premontano, montano
	<i>Myadestes melanops</i>	premontano hasta páramo
Turdidae	<i>Catharus gracilirostris</i>	montano, páramo
	<i>Turdus nigrescens</i>	montano, páramo
Ptilogonatidae	<i>Phainoptila melanoxantha</i>	montano, páramo
Parulidae	<i>Ptilogonys caudatus</i>	montano, páramo
	<i>Parula gutturalis</i>	montano, páramo
	<i>Myioborus torquatus</i>	montano, páramo

Thraupidae	<i>Basileuterus melanogenys</i>	montano, páramo
	<i>Zeledonia coronata</i>	montano, páramo
	<i>Chlorospingus pileatus</i>	montano, páramo
	<i>Euphonia imitans</i>	premontano, montano
	<i>Chlorophonia callophrys</i>	montano, páramo
Emberizidae	<i>Tangara dowii</i>	premontano hasta páramo
	<i>Acanthidops bairdii</i>	montano, páramo
	<i>Diglossa plumbea</i>	montano, páramo
	<i>Lysurus crassirostris</i>	premontano, montano
	<i>Pselliophorus tibialis</i>	montano, páramo
	<i>Pezopetes capitalis</i>	montano, páramo
	<i>Buarremon torquatus</i>	premontano
	<i>Junco vulcani</i>	páramo

### Especies de Interés Turístico

Las aves son el grupo de animales que más atrae el interés turístico a nivel mundial (Stiles & Skutch 1989). La cuenca del río Savegre es privilegiada en este contexto ya que cuenta con una gran cantidad de aves que por sus características (ej., fácil de observar) es un recurso que puede ser utilizado por las comunidades locales con bajo impacto sobre los ambientes naturales (Cuadro 9). Las partes altas de la cuenca sirven de hábitat a un gran número de especies endémicas, entre las que podemos citar al tordo escarchero *Turdus nigrescens*, el colibrí *Panterpe insignis*, la reinita de altura *Parula*

*guturalis* y la tangara *Chlorospingus pileatus*. Por ser únicas, este grupo de especies endémicas resultan ser de gran atracción para los turistas y científicos que visitan nuestro país. Además, son abundantes y fáciles de observar.

Otras aves de gran interés turístico en los bosques de pisos subalpino y montanos son el quetzal *Pharomachrus mocinno* y el tucancillo verde *Aulacorhynchus prasinus*, entre otros. En los pisos premontano y basal las tangaras, trogones, tucanes, colibríes y pájaros hormigueros son comunes en su mayoría. Todos estos grupos son de gran atractivo turístico, principalmente por el gran colorido de su plumaje y despliegues de comportamiento.

Cuadro 9. Algunas de las especies de aves con alto potencial turístico en la cuenca del río Savegre.

Especie	Nombre común	Característica
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	Colibrí violeta	macho de color violeta con partes blancas en la cola, muy agresivo
<i>Panterpe insignis</i>	Colibrí garganta de fuego	endémico a las zonas altas, territorial
<i>Heliothryx barroti</i>	Colibrí	blanco inmaculado en el abdomen con el dorso verde intenso
<i>Selasphorus flammula</i>	Colibrí	endémico de las zonas altas, el más pequeño del país
<i>Trogon collaris</i>	Trogón	plumaje verde iridiscente con vientre rojo
<i>Pharomachrus mocinno</i>	Quetzal	plumaje verde iridiscente y rojo muy llamativo
<i>Aulacorhynchus prasinus</i>	Tucancillo verde	plumaje verde, migra altitudinalmente

<i>Thryorchilus browni</i>	Soterrey de altura	endémico de las zonas altas
<i>Turdus nigrescens</i>	Escarchero	endémico de las zonas altas
<i>Phainoptila melanoxantha</i>	Come moras	endémico de las zonas altas, plumaje amarillo y negro
<i>Ptilogonys caudatus</i>	Capulinero	endémico de las zonas altas, plumaje en la cabeza formando una cresta
<i>Parula gutturalis</i>	Reinita garganta de fuego	endémico de las zonas altas; garganta anaranjada, el resto gris azulado
<i>Cholorospingus pileatus</i>	Tangara	endémico de las zonas altas, forma grupos con otras especies
<i>Chlorophonia callophrys</i>	Rualdo	endémico de las zonas altas, plumaje verde-amarillo muy llamativo
<i>Tangara icterocephala</i>	Tangara de garganta plateada	colores llamativos: amarillo con garganta plateada
<i>Tangara gyrola</i>	Tangara	colores llamativos
<i>Junco vulcani</i>	Junco	endémico de las zonas altas, ojo amarillo con pico rosado

### Especies Amenazadas

En Costa Rica las mayores amenazas para la avifauna son la deforestación, la contaminación del ambiente, la captura de especies silvestres para mascotas y la cacería (Stiles & Skutch 1989, Barrantes *et al.* 2002). En las diferentes listas de fauna de importancia para la conservación para Costa Rica se encuentran 114 especies de aves ubicadas en varias categorías de acuerdo con las listas de UICN, CITES o del Ministerio del Ambiente y Energía (MINAE) (MIRENEM 1991, UICN 1999, UICN-WWF 1999). Una especie puede estar en dos listas aunque variando su categoría de conservación. De esas, 40 especies, ubicadas en 18 familias, se encuentran en alguna de las áreas de la cuenca del río Savegre, lo que representa un 34% de las especies bajo alguna categoría de amenaza en el país (Cuadro 10).

De las especies indicadas para la cuenca del río Savegre, 12 se incluyen en categorías de la lista de UICN: 7 como amenazadas y 4 son consideradas vulnerables. Por su parte, 19 especies son mencionadas en algún apéndice de CITES: diecisiete se encuentran en el apéndice II, estas especies no se encuentran en peligro de extinción, aunque si es necesario evitar su comercio. Las especies con mayor peligro presentes en la cuenca, según CITIES, son el

pavón grande *Crax rubra* y el halcón peregrino *Falco peregrinus*, ambas ubicadas en el apéndice I que incluye las especies en peligro de extinción. De la lista de especies amenazadas del MINAE encontramos 33 especies de las cuales 31 aparecen como de población reducida, y solamente dos aves: la espátula rosada *Platalea ajaja* y el águila crestada *Morphnus guianensis*, son consideradas como en peligro de extinción.

En cuanto a las especies amenazadas la mayoría de ellas son aves rapaces: tres gavilanes, dos aguiluchos, un águila y dos halcones. Estas especies son vulnerables debido a que requieren grandes ámbitos de hogar y a que algunas falconiformes tropicales tienen bajas tasas reproductivas (Thiollay 1989). Además, algunas aves rapaces de los bosques neotropicales son sensibles a los cambios en productividad y calidad en esos ambientes (Márquez 1992).

Otro grupo con varios elementos considerados amenazados son los pericos y loras, también con 8 especies. Sin embargo, dentro de estos se menciona al perico frentirrojo *Aratinga finschii*, el cual más bien se ha favorecido con el aumento de las áreas abiertas y ahora se reproduce hasta en lugares urbanos como en el centro de San José. Las loras, pericos y lapas, en general, son un grupo vulnerable

debido a factores como la pérdida de hábitat y a su comercio como mascotas, y aún especies que no se encuentran tan amenazadas requieren de alguna medida de protección para evitar el descenso de sus poblaciones (Collar & Juniper 1992). Por ejemplo, el perico aliazufrado *Pyrrhura hoffmanni* y el perico alirrojo *Touit costaricensis* son de gran importancia.

Tres especies de cotingas constituyen otro grupo de especies amenazadas (Cuadro 10). Estas especies son frugívoros grandes y altamente dependientes del bosque (Stiles 1985b). Su vulnerabilidad aumenta en el caso de especies que se mueven altitudinalmente, como el pájaro campana *Procnias tricarunculata*, que se desplaza desde zonas bastante elevadas hasta el nivel del mar.

Dos especies de crácidos de la cuenca del río Savegre están en la lista de especies amenazadas: la pava crestada *Penelope purpurascens* y el pavón grande *Crax rubra*. Estas aves son especies en gran medida dependientes del bosque y muy buscadas para cacería deportiva o de subsistencia. El pavón grande es común en varias áreas protegidas, pero muy cazado fuera de ellas (Stiles 1985b).

Dentro de los trogones, el trogón vientribermejo *Trogon bairdii*, es de particular importancia pues su distribución geográfica se limita al Pacífico Central y Sur de Costa Rica y el oeste de Panamá. La deforestación en su restringida área de distribución es su principal amenaza (Stiles 1983, Johnsgard 2000). El quetzal *Pharomachrus mocinno*, aunque se encuentre en la lista de especies

amenazadas, presenta poblaciones bastante florecientes en Costa Rica (Stiles 1985b). Sin embargo, es importante su conservación por ser de gran interés turístico y por su alta dependencia de aguacatillos (Lauraceae) en su dieta, por lo que la protección de los bosques montanos es vital para su existencia, así como áreas boscosas de menor elevación para la migración altitudinal estacional durante el período no reproductivo (Johnsgard 2000). El quetzal se reproduce entre los 2 000 y 3 000 m.s.n.m, desplazándose, después de su reproducción, hacia bosques de menor altura (aproximadamente 1 500 m.s.n.m) siguiendo la producción de aguacatillos. Otra especie de particular importancia por su ámbito restringido es el colibrí de manglar *Amazilia boucardi*, que aunque puede ser localmente común, debe ser protegido por la vulnerabilidad de su hábitat y su limitada distribución geográfica. Este colibrí está restringido a los manglares de la costa pacífica del país, desde el sur del Golfo de Nicoya hasta el Golfo Dulce (Stiles & Skutch 1989).

Es evidente la importancia de la cuenca del río Savegre para la conservación, por la presencia de aves amenazadas, además, de la presencia de especies que utilizan este gradiente para sus migraciones altitudinales, el componente de avifauna endémica de las tierras altas y provenientes del Pacífico Sur; y la notable variación en el número y composición de especies debido al ámbito de elevaciones presente a lo largo de la cuenca.

**Cuadro 10.** Especies de aves amenazadas en la cuenca del río Savegre. La información incluida en este cuadro fue tomada de las listas presentadas por el MINAE, CITIES y UICN.

Familia	Especie	MINAE	CITES	UICN
Tinamidae	<i>Tinamus major</i>	población reducida		
Threskiornithidae	<i>Platalea ajaja</i>	peligro extinción		
Cathartidae	<i>Sarcoramphus papa</i>	población reducida	II	
Anatidae	<i>Cairina moschata</i>	peligro extinción	II	
Accipitridae	<i>Chondrohierax uncinatus</i>	población reducida	II	
	<i>Accipiter superciliosus</i>	población reducida	II	
	<i>Morphnus guianensis</i>	peligro extinción		casi amenazada
	<i>Spizaetus tyrannus</i>	población reducida	II	
	<i>Spizaetus ornatus</i>	población reducida	II	
Falconidae	<i>Micrastur semitorquatus</i>	población reducida	II	
	<i>Falco rufigularis</i>	población reducida		
	<i>Falco peregrinus</i>	población reducida	I	
Cracidae	<i>Penelope purpurascens</i>	población reducida		
	<i>Crax rubra</i>	población reducida	III	
Odontophoridae	<i>Odontophorus gujanensis</i>	población reducida		
	<i>Odontophorus leucolaemus</i>			casi amenazada
Columbidae	<i>Columba speciosa</i>	población reducida		
	<i>Claravis mondetoura</i>	población reducida		
Psittacidae	<i>Pyrrhura hoffmanni</i>	población reducida	II	
	<i>Aratinga finschii</i>	población reducida	II	
	<i>Brotogetis jugularis</i>	población reducida	II	
	<i>Touit costaricensis</i>	población reducida	II	casi amenazada
	<i>Pionopsitta haematotis</i>	población reducida	II	
	<i>Pionus senilis</i>	población reducida	II	
	<i>Amazona autumnalis</i>	población reducida	II	
Strigidae	<i>Amazona farinosa</i>	población reducida	II	
	<i>Otus guatemalae</i>	población reducida	II	
	<i>Lophotrix cristata</i>	población reducida	II	
Trochilidae	<i>Aegolius ridgwayi</i>			casi amenazada
	<i>Amazilia boucardi</i>	población reducida	II	vulnerable
Trogonidae	<i>Trogon bairdii</i>			casi amenazada
	<i>Pharomachrus mocinno</i>			casi amenazada
Dendrocolaptidae	<i>Decdonychura longicauda</i>	población reducida		
	<i>Campylorhamphus pusillus</i>	población reducida		
Tyrannidae	<i>Contopus ochraceus</i>			casi amenazada
Cotingidae	<i>Cotinga ridgwayi</i>	población reducida		vulnerable
	<i>Carpodectes antoniae</i>	población reducida		vulnerable
	<i>Procnias tricarunculata</i>	población reducida		vulnerable
Thraupidae	<i>Lanio leucothorax</i>	población reducida		
Emberizidae	<i>Acanthidops bairdii</i>			casi amenazada

### CONCLUSIONES

La cuenca del río Savegre incluye un alto porcentaje de la gran biodiversidad avifaunística presente en Costa Rica. En un área que apenas cubre el 1.5% del territorio nacional incluye el 59% de las especies de aves. La gran diversidad de este grupo en la cuenca es el producto de la gran diversidad de hábitats y condiciones climáticas que se dan a lo largo de un gradiente altitudinal de más de 4 000 m. La mayor riqueza de aves terrestres se da en alturas medias.

El estado del bosque a lo largo de toda la cuenca del río Savegre todavía permite el movimiento altitudinal de especies de aves como el colibrí garganta de fuego (*Panterpe insignis*), el quetzal (*Pharomachrus mocinno*), el yigüirro de montaña (*Turdus plebejus*) y el jilguero (*Myadestes melanops*).

Un porcentaje mayor al 60% de las especies de aves terrestres tienen abundancias muy bajas en la cuenca. Esto es un patrón generalizado para especies tropicales que las hace más susceptibles a la fragmentación y otros disturbios del hábitat.

Las aves rapaces y migratorias altitudinales requieren de grandes extensiones de bosque o de corredores que unan fragmentos grandes para facilitar su desplazamiento a lo largo de la cuenca.

Las especies de aves con algún peligro de extinción se encuentran principalmente en las tierras bajas (pisos basal y premontano).

El mayor endemismo para aves se da en los pisos montano alto, subalpino y alpino. Estos pisos incluyen más del 50% de las 53 especies endémicas registradas en la cuenca. Sin embargo, un gran número de otras especies endémicas habitan a lo largo de toda la cuenca. Esto se da porque el área estudiada abarca parte de las dos zonas con mayor endemismo para aves en el país: las tierras altas de Costa Rica y oeste de Panamá, y la región del Pacífico sur de Costa Rica y oeste de Panamá. Así, en total la cuenca incluye 53 de las 59 especies endémicas de Costa Rica.

Dada la gran riqueza biológica así como el alto endemismo que alberga la cuenca del río Savegre, es necesario mantener y, si es posible ampliar la

extensión de sus bosques. Es la única manera de garantizar que esta rica porción de la riqueza biológica y endemismo del país no desaparezca.

### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a César Sánchez y José M. Mora por sus valiosos comentarios sobre este trabajo. Esta investigación fue parcialmente financiada, en el caso de G. Barrantes, por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica, proyecto No. 111-A3-024, y por el proyecto de "Inventario de Fauna de la cuenca del río Savegre", financiado por el Gobierno Español por medio del proyecto Savegre, Programa Araucaria.

### LITERATURA CITADA

- Barrantes, G. & A. Pereira. 2002. Seed dissemination by frugivorous birds from forest fragments to adjacent pastures on the western slope of Volcán Barva, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 50: 569-575.
- Barrantes, G. & J. E. Sánchez. 2000. A new subspecies of Black and Yellow Silky Flycatcher, *Phainoptila melanoxantha*, from Costa Rica. *Bull. B. O. C.* 120 : 40-46.
- Barrantes, G., J. Chaves, & J. E. Sánchez. 2002. Lista oficial de las aves de Costa Rica: Comentarios sobre su estado de conservación. *Zeledonia (Boletín Especial)* 1: 1-30.
- Blake, J. G. & B. A. Loiselle. 1992. Habitat use by neotropical migrants at La Selva Biological Station and Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. *In*: J. M. Hagan & D. W. Johnston (eds.). *Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds*, Smithsonian Institution Press, Washington D. C. pp. 257-272.
- Blake, J. G., F. G. Stiles & B. A. Loiselle. 1990. Birds of La Selva Biological Station: Habitat use, trophic composition, and migrants. *In*: A. Gentry (ed.). *Four neotropical rain forests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut. pp. 161-182.

- Collar, N. J. & T. Juniper. 1992. Dimensions and causes of the parrot conservation crisis. *In*: S. R. Beissinger y N. F. R. Snyder (eds.). *New World Parrots in crisis, Solutions from Conservation Biology*, Smithsonian Institution Press, Washington D.C. pp. 1-24.
- Fitzpatrick, J. 1980. Wintering of North American tyrant flycatchers in the neotropics. *In*: A. Keast & E. S. Morton (eds.). *Migrant birds in the neotropics. Ecology, behavior, distribution, and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. pp. 67-78.
- Gómez, L. D. 1986. Vegetación de Costa Rica. Apuntes para una biogeografía costarricense. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica. pp. 327.
- Haffer, J. 1974. Avian speciation in Tropical South America. Nuttall Ornithological Club, Massachusetts. pp. 390.
- Hartshorn, G. 1983. Plants: introduction. *In*: D. H. Janzen (ed.). *Costa Rican Natural history*. University of Chicago Press, Illinois. pp.118-157.
- Herrera, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. *In*: C. M. Herrera & O. Pellmyr (eds.). *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Publishing Company, Oxford, UK. pp.185-208.
- Holmes, R. T. 1990. Ecological and evolutionary impacts of bird predation on forest insects: and overview. *Studies in Avian Biol.* 13: 6-13.
- Howe, H. F. & L. C. Westley. 1988. Ecological relationships of plants and animals. Oxford University Press, Oxford, New York. pp. 273.
- Hulme, P. E. & C. W. Benkman. 2002. Granivory. *In* C. M. Herrera & O. Pellmyr (eds.). *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Publishing Company, Oxford, UK. pp. 132-154.
- INBio-MNCR. 2001. Caracterización de la vegetación en la cuenca hidrográfica del río Savegre, Costa Rica. Mimeografiado, Instituto Nacional de Biodiversidad, Museo Nacional de Costa Rica, San José, Costa Rica. pp. 117.
- Johnsgard, P. A. 2000. Trogons and quetzals of the world. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. pp. 223.
- Kappelle, M. 1996. Los bosques de roble (*Quercus*) de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. Editorial INBio, San José, Costa Rica. pp. 319.
- Keast, A. 1980. Spatial relationships between migratory parulid warblers and their ecological counterparts in the neotropics. *In*: A. Keast & E. S. Morton (eds.). *Migrant birds in the neotropics. Ecology, behavior, distribution, and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. pp. 109-130.
- Loiselle, B. A. & J. G. Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruit along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. pp. 179.
- Márquez, R. C. 1992. Composición de la comunidad de las aves rapaces diurnas del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. Tesis de Maestría en Manejo de Vida Silvestre, U.N.A., P.R.M.V.S., Heredia, Costa Rica. 135 p.
- Marquis, R. J. & C. J. Whelan. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75: 2007-2014.
- MIRENEM, 1991. Estudio nacional de biodiversidad. Costos, beneficios y necesidades de la conservación de la diversidad biológica. Mimeografiado.
- Primack, R. B. 1998. Essentials of conservation biology. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. pp. 659.
- Rappole, J. H., E. S. Morton, T. E. Lovejoy & J. L. Ruos. 1993. Aves migratorias neárticas en los neotrópicos. Conservation and Research Center, Smithsonian Institution, D. C. pp. 341.
- Root, R. L. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-354.
- Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: distribution and ecology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Volume 128.
- Schatz, G. E. 1990. Some aspects of pollination biology in Central American forests. *In*: K. S. Bawa & M. Hadley (eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Parthenon Publishing Group. New Jersey. pp. 69-101.
- Stiles, E. W. 1989. Fruits, seeds, and dispersal agents. *In*: W. G. Abrahamson (ed.). *Plant-animal interactions*. McGraw-Hill, Inc. pp. 87-122.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- Stiles, F. G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* 122: 322-343.

- Stiles, F. G. 1983. Birds: Introduction. *In*: D. H. Janzen (ed.). Costa Rican Natural History. University of Chicago Press, Illinois. pp. 502-530.
- Stiles, F. G. 1985a. Geographic variation in the Fiery-throated Hummingbird, *Panterpe insignis*. Ornithological Monograph 36: 23-30.
- Stiles, F. G. 1985b. Conservation of forest birds of Costa Rica: problems and perspectives. *In*: A. W. Diamond y T. S. Lovejoy (eds.). Conservation of Tropical Forest Birds, Technical Publication N° 4, Cambridge International Council for Bird Preservation. pp. 121-138.
- Stiles, F. G. 1985c. On the role of birds in the dynamics of neotropical forests. *In*: A. W. Diamond y T. S. Lovejoy (eds.). Conservation of Tropical Forest Birds, Technical Publication N° 4, Cambridge International Council for Bird Preservation. pp. 141-168.
- Stiles, F. G. 1988. Altitudinal movements of birds on the Caribbean slope of Costa Rica: implications for conservation. *In*: F. A. Almeda y C. M. Pringle (eds.). Tropical Rainforests: Diversity and Conservation. California Academy of Science, San Francisco. pp. 243-258.
- Stiles, F. G. & L. Rosselli. 1998. Inventario de las aves de un bosque altoandino: comparación de dos métodos. *Caldasia* 20: 29-43.
- Stiles, F.G. & A. F. Skutch. 1989. A Guide to the birds of Costa Rica. Cornell University Press. New York. pp. 511.
- Thiollay, J. M. 1989. Area requirements for the conservation of rain forest raptors and game birds in French Guiana. *Conserv. Biol.* 3: 128-137.
- UICN, 1999. Listas de Fauna de Importancia para la Conservación en Centroamérica y México: Lista rojas, listas oficiales y especies en apéndices CITES. Ediciones Sanabria, San José, Costa Rica.
- UICN-WWF, 1999. Listas de fauna de importancia para la conservación en Centroamérica y México. San José, Costa Rica.
- Wheelwright, N. T. 1983. Fruits and ecology of resplendent quetzals. *Auk* 100: 286-301.
- Wolf, L. L., F. G. Stiles, & F. R. Hainsworth. 1976. Ecology organization of a tropical, highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 32: 349-379.



## Anexo 1. Lista de especies de aves registradas en la cuenca del río Savegre en cada piso altitudinal.

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<b>Tinamidae</b>					
<i>Tinamus major</i>	X	X	X		
<i>Nothocercus bonapartei</i>		X	X	X	
<i>Crypturellus soui</i>	X	X			
<b>Podicipedidae</b>					
<i>Tachybaptus dominicus</i>	X				
<b>Phalacrocoracidae</b>					
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	X				
<b>Anhingidae</b>					
<i>Anhinga anhinga</i>	X				
<b>Fregatidae</b>					
<i>Fregata magnificens</i>	X				
<b>Ardeidae</b>					
<i>Tigrisoma mexicanum</i>	X				
<i>Ardea herodias</i>	X			X	
<i>Ardea alba</i>	X				
<i>Egretta thula</i>	X				
<i>Egretta caerulea</i>	X				
<i>Egretta tricolor</i>	X				
<i>Egretta rufescens</i>					
<i>Bubulcus ibis</i>	X	X			
<i>Butorides virescens</i>	X				
<i>Nycticorax nycticorax</i>	X				
<i>Nyctanassa violacea</i>	X				
<i>Cochlearius cochlearius</i>	X				
<b>Ciconiidae</b>					
<i>Mycteria americana</i>	X				
<b>Threskiornithidae</b>					
<i>Eudocimus albus</i>	X				
<i>Plegadis falcinellus</i>					
<i>Platalea ajaja</i>	X				
<b>Anatidae</b>					
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	X				
<i>Cairina moschata</i>					
<i>Anas discors</i>	X				
<b>Cathartidae</b>					
<i>Coragyps atratus</i>	X	X	X	X	X
<i>Cathartes aura</i>	X	X	X	X	X
<i>Sarcoramphus papa</i>	X				
<b>Pandionidae</b>					
<i>Pandion haliaetus</i>	X			X	
<b>Accipitridae</b>					

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<i>Leptodon cayanensis</i>	X				
<i>Chondrohierax uncinatus</i>	X				
<i>Elanoides forficatus</i>	X	X	X	X	X
<i>Elanus leucurus</i>	X	X			
<i>Harpagus bidentatus</i>	X	X			
<i>Ictinia mississippiensis</i>	X				
<i>Ictinia plumbea</i>	X				
<i>Accipiter striatus</i>	X	X	X	X	
<i>Accipiter superciliosus</i>		X	X		
<i>Accipiter cooperii</i>	X	X	X	X	X
<i>Accipiter bicolor</i>		X			
<i>Leucopternis princeps</i>			X	X	
<i>Leucopternis albicollis</i>	X				
<i>Asturina nitida</i>	X	X			
<i>Buteogallus anthracinus</i>	X				
<i>Buteo magnirostris</i>	X	X			
<i>Buteo platypterus</i>	X	X	X	X	X
<i>Buteo brachyurus</i>	X	X	X		
<i>Buteo swainsoni</i>	X	X	X	X	X
<i>Buteo albonotatus</i>	X	X			
<i>Buteo jamaicensis</i>			X	X	X
<i>Morphnus guianensis</i>	X				
<i>Spizaetus tyrannus</i>	X	X			
<i>Spizaetus ornatus</i>	X	X	X	X	X
<b>Falconidae</b>					
<i>Micrastur ruficollis</i>		X	X	X	
<i>Micrastur semitorquatus</i>	X				
<i>Caracara cheriway</i>	X				
<i>Milvago chimachima</i>	X	X			
<i>Herpetotheres cachinnans</i>	X	X			
<i>Falco sparverius</i>	X	X	X	X	
<i>Falco columbarius</i>	X			X	X
<i>Falco rufigularis</i>	X		X		
<i>Falco peregrinus</i>	X				
<b>Cracidae</b>					
<i>Ortalis cinereiceps</i>	X				
<i>Penelope purpurascens</i>	X				
<i>Chamaepetes unicolor</i>		X	X	X	X
<i>Crax rubra</i>	X				
<b>Odontophoridae</b>					
<i>Dendrortyx leucophrys</i>		X	X		
<i>Odontophorus gujanensis</i>	X				
<i>Odontophorus leucolaemus</i>	X		X		
<i>Odontophorus guttatus</i>		X	X	X	X

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<b>Rallidae</b>					
<i>Laterallus albigularis</i>	X	X			
<i>Aramides cajanea</i>	X	X			
<i>Porzana carolina</i>	X				
<i>Gallinula chloropus</i>	X				
<i>Porphyrio martinica</i>	X	X			
<b>Haematopodidae</b>					
<i>Haematopus palliatus</i>	X				
<b>Jacaniidae</b>					
<i>Jacana spinosa</i>	X				
<b>Charadriidae</b>					
<i>Vanellus chilensis</i>					
<i>Pluvialis squatarola</i>	X				
<i>Pluvialis dominica</i>					
<i>Charadrius wilsonia</i>	X				
<i>Charadrius semipalmatus</i>					
<b>Recurvirostridae</b>					
<i>Himantopus mexicanus</i>	X				
<b>Scolopacidae</b>					
<i>Tringa melanoleuca</i>	X				
<i>Tringa flavipes</i>	X				
<i>Tringa solitaria</i>	X				
<i>Catoptrophorus semipalmatus</i>	X				
<i>Actitis macularia</i>	X				
<i>Numenius phaeopus</i>	X				
<i>Arenaria interpres</i>					
<i>Calidris alba</i>	X				
<i>Calidris mauri</i>	X				
<i>Calidris minutilla</i>	X				
<i>Calidris melanotos</i>					
<i>Limnodromus griseus</i>	X				
<b>Laridae</b>					
<i>Larus atricilla</i>	X				
<i>Larus pipixcan</i>	X				
<i>Sterna maxima</i>	X				
<i>Sterna hirundo</i>	X				
<b>Columbidae</b>					
<i>Columba livia</i>	X	X			
<i>Columba cayennensis</i>	X				
<i>Columba speciosa</i>	X	X			
<i>Columba flavirostris</i>	X	X	X	X	
<i>Columba fasciata</i>		X	X	X	X
<i>Columba subvinacea</i>		X	X	X	X
<i>Columba nigrirostris</i>	X				

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<i>Columbina inca</i>	X				
<i>Columbina passerina</i>	X				
<i>Columbina talpacoti</i>	X	X			
<i>Claravis pretiosa</i>	X				
<i>Claravis mondetoura</i>				X	X
<i>Leptotila verreauxi</i>	X	X	X	X	
<i>Leptotila cassinii</i>	X				
<i>Geotrygon chiriquensis</i>		X	X	X	
<i>Geotrygon costaricensis</i>		X			
<i>Geotrygon montana</i>	X	X	X	X	
<b>Psittacidae</b>					
<i>Pyrrhura hoffmanni</i>		X	X	X	X
<i>Aratinga finschi</i>	X	X	X	X	
<i>Bolborhynchus lineola</i>		X	X	X	X
<i>Brotogeris jugularis</i>	X	X		X	
<i>Touit costaricensis</i>		X			
<i>Pionopsitta haematotis</i>	X	X			
<i>Pionus senilis</i>	X	X	X	X	X
<i>Amazona autumnalis</i>	X				
<i>Amazona farinosa</i>	X				
<b>Cuculidae</b>					
<i>Coccyzus erythrophthalmus</i>	X	X			
<i>Coccyzus americanus</i>	X	X			
<i>Piaya cayana</i>	X	X	X	X	
<i>Tapera naevia</i>	X				
<i>Crotophaga ani</i>	X	X			
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	X	X			
<b>Tytonidae</b>					
<i>Tyto alba</i>	X	X			
<b>Strigidae</b>					
<i>Otus choliba</i>	X	X			
<i>Otus guatemalae</i>	X	X			
<i>Otus clarkii</i>				X	
<i>Lophostrix cristata</i>	X	X			
<i>Pulsatrix perspicillata</i>	X	X			
<i>Glauclidium costaricanum</i>				X	X
<i>Ciccaba virgata</i>	X	X	X	X	
<i>Ciccaba nigrolineata</i>	X				
<i>Pseudoscops clamator</i>	X	X			
<i>Aegolius ridgwayi</i>				X	
<b>Steatornithidae</b>					
<i>Steatornis caripensis</i>					X
<b>Caprimulgidae</b>					
<i>Chordeiles minor</i>	X				

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<i>Nyctidromus albicollis</i>	X	X			
<i>Caprimulgus saturatus</i>				X	X
<b>Nyctibiidae</b>					
<i>Nyctibius griseus</i>	X				
<b>Apodidae</b>					
<i>Cypseloides niger</i>	X				
<i>Streptoprocne rutila</i>	X	X	X	X	
<i>Streptoprocne zonaris</i>	X	X	X	X	X
<i>Chaetura vauxi</i>	X	X	X	X	
<i>Chaetura fumosa</i>	X	X			
<i>Panyptila cayennensis</i>	X				
<b>Trochilidae</b>					
<i>Glaucis aenea</i>	X	X			
<i>Threnetes ruckerti</i>	X				
<i>Phaethornis guy</i>		X	X		
<i>Phaethornis longirostris</i>	X				
<i>Phaethornis striigularis</i>	X	X	X		
<i>Eutoxeres aquila</i>		X			
<i>Doryfera ludoviciae</i>		X	X	X	
<i>Phaeochroa cuvierii</i>	X				
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	X	X	X	X	
<i>Florisuga mellivora</i>	X	X			
<i>Colibri thalassinus</i>		X	X	X	X
<i>Anthracothorax prevostii</i>	X				
<i>Klais guimeti</i>		X	X		
<i>Lophornis adorabilis</i>	X				
<i>Chlorostilbon assimilis</i>	X				
<i>Thalurania colombica</i>	X	X	X		
<i>Panterpe insignis</i>					X
<i>Hylocharis eliciae</i>	X				
<i>Amazilia decora</i>	X	X			
<i>Amazilia boucardi</i>	X				
<i>Amazilia edward</i>	X	X	X		
<i>Amazilia tzacatl</i>	X	X	X	X	
<i>Eupherusa eximia</i>		X	X		
<i>Lampornis calolaema</i>			X	X	
<i>Lampornis cinereicauda</i>		X	X	X	X
<i>Heliodoxa jacula</i>		X	X	X	
<i>Eugenes fulgens</i>			X	X	X
<i>Heliathryx barroti</i>	X	X	X		
<i>Heliomaster longirostris</i>	X				
<i>Archilocus colubris</i>	X				
<i>Selasphorus flammula</i>				X	X
<i>Selasphorus scintilla</i>		X	X	X	

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<b>Trogonidae</b>					
<i>Trogon bairdii</i>	X	X			
<i>Trogon massena</i>	X	X			
<i>Trogon violaceus</i>	X				
<i>Trogon melanocephalus</i>	X				
<i>Trogon collaris</i>		X	X	X	X
<i>Trogon rufus</i>	X	X			
<i>Pharomachrus mocinno</i>		X	X	X	X
<b>Momotidae</b>					
<i>Momotus momota</i>	X	X			
<b>Alcedinidae</b>					
<i>Ceryle torquata</i>	X				
<i>Ceryle alcyon</i>					
<i>Chloroceryle amazona</i>	X				
<i>Chloroceryle americana</i>	X	X			
<i>Chloroceryle aenea</i>	X				
<b>Bucconidae</b>					
<i>Notharchus macrorhynchos</i>	X				
<i>Malacoptila panamensis</i>	X				
<b>Galbulidae</b>					
<i>Galbula ruficauda</i>	X	X			
<b>Ramphastidae</b>					
<i>Eubucco bourcierii</i>		X	X		
<i>Semnornis frantzii</i>		X	X		
<i>Aulacorhynchus prasinus</i>		X	X	X	X
<i>Pteroglossus frantzii</i>	X	X			
<i>Ramphastos swainsonii</i>	X	X			
<b>Picidae</b>					
<i>Picumnus olivaceus</i>	X				
<i>Melanerpes formicivorus</i>			X	X	X
<i>Melanerpes chrysauchen</i>	X	X			
<i>Melanerpes rubricapillus</i>	X	X			
<i>Melanerpes hoffmannii</i>	X	X			
<i>Sphyrapicus varius</i>		X			
<i>Picoides villosus</i>		X	X	X	X
<i>Piculus simplex</i>	X	X			
<i>Piculus rubiginosus</i>		X	X	X	
<i>Dryocopus lineatus</i>	X	X			
<i>Campephilus guatemalensis</i>	X	X			
<b>Furnariidae</b>					
<i>Synallaxis albescens</i>	X	X			
<i>Synallaxis brachyura</i>	X	X			
<i>Cranioleuca erythroptera</i>	X	X	X	X	

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<i>Premnoplex brunnescens</i>		X	X		
<i>Margarornis rubiginosus</i>			X	X	X
<i>Pseudocolaptes lawrencii</i>				X	X
<i>Hyloctistes subulatus</i>	X	X			
<i>Syndactyla subalaris</i>		X	X		
<i>Anabacerthia variegaticeps</i>	X	X			
<i>Phylidor rufus</i>		X			
<i>Automolus ochrolaemus</i>	X	X			
<i>Thripadectes rufobrunneus</i>	X	X	X		
<i>Xenops minutus</i>	X	X	X		
<i>Xenops rutilans</i>	X	X	X		
<i>Sclerurus mexicanus</i>		X	X		
<i>Sclerurus guatemalensis</i>	X	X			
<b>Dendrocolaptidae</b>					
<i>Dendrocincla homochroa</i>	X	X			
<i>Dendrocincla anabatina</i>	X	X			
<i>Sittasomus griseicapillus</i>		X	X		
<i>Deconychura longicauda</i>	X				
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	X	X			
<i>Dendrocolaptes sanctithomae</i>	X	X			
<i>Xiphorhynchus susurrans</i>	X	X			
<i>Xiphorhynchus lachrymosus</i>	X				
<i>Xiphorhynchus erythropygius</i>	X	X			
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	X	X			
<i>Lepidocolaptes affinis</i>			X	X	X
<i>Campylorhamphus pusillus</i>	X	X	X	X	
<b>Thamnophilidae</b>					
<i>Taraba major</i>	X				
<i>Thamnophilus doliatus</i>	X	X			
<i>Thamnophilus bridgesi</i>	X	X			
<i>Thamnistes anabatinus</i>	X	X			
<i>Dysithamnus mentalis</i>	X	X	X		
<i>Myrmotherula schisticolor</i>	X	X	X		
<i>Microrhopias quixensis</i>	X	X			
<i>Cercomacra tyrannina</i>	X	X			
<i>Myrmeciza exsul</i>	X	X			
<i>Myrmeciza immaculata</i>		X	X		
<i>Gymnopithys leucaspis</i>	X	X			
<b>Formicariidae</b>					
<i>Formicarius analis</i>	X	X			
<i>Grallaria guatimalensis</i>	X	X			
<i>Hylopezus perspicillatus</i>	X				
<b>Rhinocryptidae</b>					

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<i>Scytalopus argentifrons</i>		X	X	X	X
<b>Tyrannidae</b>					
<i>Ornithion semiflavum</i>	X				
<i>Camptostoma imberbe</i>	X				
<i>Camptostoma obsoletum</i>	X				
<i>Capsiempis flaveola</i>	X	X	X		
<i>Tyrannulus elatus</i>	X				
<i>Myiopagis viridicata</i>	X				
<i>Elaenia flavogaster</i>	X	X	X	X	
<i>Elaenia chiriquensis</i>	X				
<i>Elaenia frantzii</i>		X	X	X	X
<i>Serpophaga cinerea</i>		X	X	X	
<i>Mionectes olivaceus</i>	X	X	X	X	
<i>Mionectes oleagineus</i>	X	X			
<i>Leptopogon superciliaris</i>		X			
<i>Zimmerius vilissimus</i>	X	X	X	X	X
<i>Lophotriccus pileatus</i>		X	X		
<i>Oncostoma cinereigulare</i>	X	X			
<i>Poecilotriccus sylvia</i>	X				
<i>Todirostrum cinereum</i>	X	X			
<i>Rhynchocyclus brevirostris</i>	X	X			
<i>Tolmomyias sulphureus</i>	X	X			
<i>Platyrrinchus mystaceus</i>		X	X		
<i>Platyrrinchus coronatus</i>	X	X			
<i>Onychorhynchus coronatus</i>	X				
<i>Terentotriccus erythrurus</i>	X				
<i>Myiobius sulphureipygius</i>	X	X			
<i>Myiobius atricaudus</i>	X				
<i>Myiophobus fasciatus</i>	X	X	X		
<i>Mitrephanes phaeocercus</i>		X	X	X	
<i>Contopus cooperii</i>	X	X	X	X	
<i>Contopus lugubris</i>		X	X	X	X
<i>Contopus ochraceus</i>				X	
<i>Contopus sordidulus</i>	X	X	X	X	X
<i>Contopus virens</i>	X	X	X	X	
<i>Contopus cinereus</i>		X			
<i>Empidonax flaviventris</i>	X	X			
<i>Empidonax virescens</i>	X	X			
<i>Empidonax alnorum</i>	X	X			
<i>Empidonax traillii</i>	X				
<i>Empidonax flavescens</i>		X	X	X	
<i>Empidonax atriceps</i>			X	X	X
<i>Sayornis nigricans</i>		X	X	X	
<i>Attila spadiceus</i>	X	X	X		



Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<i>Rhytipterna holerythra</i>	X	X			
<i>Myiarchus panamensis</i>	X				
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	X	X	X	X	
<i>Myiarchus crinitus</i>	X	X			
<i>Pitangus sulphuratus</i>	X	X	X	X	
<i>Megarhynchus pitangua</i>	X	X	X	X	
<i>Myiozetetes similis</i>	X	X	X	X	
<i>Myiozetetes granadensis</i>	X	X			
<i>Myiodynastes maculatus</i>	X	X			
<i>Myiodynastes luteiventris</i>	X	X			
<i>Myiodynastes hemichrysus</i>	X	X	X		
<i>Legatus leucophaeus</i>	X	X			
<i>Tyrannus melancholicus</i>	X	X	X	X	
<i>Tyrannus forficatus</i>	X				
<i>Tyrannus tyrannus</i>	X	X	X	X	
<b>Incertae sedis</b>					
<i>Pachyramphus versicolor</i>		X	X	X	X
<i>Pachyramphus cinnamomeus</i>	X				
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	X	X			
<i>Tityra semifasciata</i>	X	X	X		
<i>Tityra inquisitor</i>	X				
<i>Lipaugus unirufus</i>	X	X			
<b>Cotingidae</b>					
<i>Cotinga ridgwayi</i>	X	X			
<i>Carpodectes antoniae</i>	X				
<i>Procnias tricarunculata</i>	X	X	X	X	
<b>Pipridae</b>					
<i>Manacus aurantiacus</i>	X				
<i>Corapipo altera</i>	X	X			
<i>Pipra coronata</i>	X	X			
<i>Pipra mentalis</i>	X	X			
<i>Schiffornis turdinus</i>	X	X			
<b>Vireonidae</b>					
<i>Vireo griseus</i>				X	
<i>Vireo flavifrons</i>	X	X	X		
<i>Vireo carmioli</i>			X	X	X
<i>Vireo leucophrys</i>			X	X	X
<i>Vireo philadelphicus</i>	X	X	X		
<i>Vireo olivaceus</i>	X	X	X	X	
<i>Vireo flavoviridis</i>	X	X	X		
<i>Hylophilus flavipes</i>	X				
<i>Hylophilus ochraceiceps</i>	X	X			
<i>Hylophilus decurtatus</i>	X	X	X		
<i>Vireolanius pulchellus</i>	X				

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	X	X	X	X	
<b>Corvidae</b>					
<i>Calocitta formosa</i>	X				
<i>Cyanocorax morio</i>	X	X	X		
<i>Cyanolyca cucullata</i>	X	X			
<i>Cyanolyca argentigula</i>				X	X
<b>Hirundinidae</b>					
<i>Progne subis</i>	X				
<i>Progne chalybea</i>	X	X			
<i>Tachycineta albilinea</i>	X				
<i>Pigochelidon cyanoleuca</i>		X	X	X	X
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	X	X	X		
<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	X	X	X		
<i>Riparia riparia</i>	X	X			
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	X	X	X	X	
<i>Hirundo rustica</i>	X	X	X	X	X
<b>Troglodytidae</b>					
<i>Thryothorus fasciatoventris</i>	X				
<i>Thryothorus semibadius</i>	X	X			
<i>Thryothorus rutilus</i>	X	X			
<i>Thryothorus modestus</i>	X	X	X		
<i>Thryothorus rufalbus</i>	X				
<i>Troglodytes aedon</i>	X	X	X	X	
<i>Troglodytes ochraceus</i>		X	X	X	
<i>Thryorchilus browni</i>					X
<i>Henicorhina leucophrys</i>		X	X	X	X
<i>Microcerculus luscini</i>	X	X	X		
<b>Cinclidae</b>					
<i>Cinclus mexicanus</i>		X	X	X	
<b>Sylviidae</b>					
<i>Ramphocaenus melanurus</i>	X	X			
<i>Polioptila plumbea</i>	X	X			
<b>Turdidae</b>					
<i>Myadestes melanops</i>		X	X	X	X
<i>Catharus gracilirostris</i>				X	X
<i>Catharus aurantiirostris</i>	X	X	X		
<i>Catharus fuscater</i>		X	X		
<i>Catharus frantzii</i>			X	X	
<i>Catharus ustulatus</i>	X	X	X	X	X
<i>Hylocichla mustelina</i>	X	X	X	X	
<i>Turdus nigrescens</i>				X	X
<i>Turdus plebejus</i>		X	X	X	X
<i>Turdus grayi</i>	X	X	X	X	X
<i>Turdus assimilis</i>	X	X			

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<b>Mimidae</b>					
<i>Dumetella carolinensis</i>				X	
<b>Bombycillidae</b>					
<i>Bombycilla cedrorum</i>	X	X			
<b>Ptilonotidae</b>					
<i>Phainoptila melanoxantha</i>			X	X	X
<i>Ptilogonys caudatus</i>		X	X	X	X
<b>Parulidae</b>					
<i>Vermivora chrysoptera</i>	X	X	X	X	
<i>Vermivora peregrina</i>	X	X	X	X	
<i>Parula gutturalis</i>		X	X	X	X
<i>Parula pitiayumi</i>		X	X		
<i>Dendroica petechia</i>	X	X	X		
<i>Dendroica p. erithachorides</i>	X				
<i>Dendroica pensylvanica</i>	X	X	X		
<i>Dendroica virens</i>		X	X	X	X
<i>Dendroica townsendi</i>		X	X	X	
<i>Dendroica fusca</i>	X	X	X		
<i>Mniotilta varia</i>	X	X	X	X	X
<i>Setophaga ruticilla</i>	X	X			
<i>Protonotaria citrea</i>	X	X			
<i>Helmintherus vermivorus</i>	X	X			
<i>Seiurus aurocapillus</i>	X	X			
<i>Seiurus noveboracensis</i>	X				
<i>Seiurus motacilla</i>	X	X	X	X	X
<i>Oporornis formosus</i>	X	X	X		
<i>Oporornis philadelphia</i>	X	X			
<i>Geothlypis poliocephala</i>	X	X			
<i>Wilsonia pusilla</i>	X	X	X	X	X
<i>Wilsonia canadensis</i>	X	X			
<i>Myioborus miniatus</i>		X	X	X	
<i>Myioborus torquatus</i>			X	X	X
<i>Basileuterus rufifrons</i>	X	X			
<i>Basileuterus melanogenys</i>			X	X	X
<i>Basileuterus tristriatus</i>		X	X		
<i>Basileuterus culicivorus</i>		X	X		
<i>Phaeothlypis fulvicauda</i>	X	X			
<i>Zeledonia coronata</i>		X	X	X	X
<b>Coerebidae</b>					
<i>Coereba flaveola</i>	X	X	X		
<b>Thraupidae</b>					
<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	X	X	X		
<i>Chlorospingus pileatus</i>			X	X	X
<i>Eucometis penicillata</i>	X				

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<i>Lanio leucothorax</i>	X				
<i>Tachyphonus luctuosus</i>	X	X			
<i>Habia rubica</i>	X				
<i>Piranga flava</i>	X	X	X		
<i>Piranga rubra</i>	X	X	X	X	
<i>Piranga olivacea</i>	X	X			
<i>Piranga bidentata</i>		X	X	X	X
<i>Piranga leucoptera</i>		X	X	X	X
<i>Piranga ludoviciana</i>	X				
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	X	X	X		
<i>Thraupis episcopus</i>	X	X	X	X	
<i>Thraupis palmarum</i>	X	X			
<i>Euphonia luteicapilla</i>	X				
<i>Euphonia laniirostris</i>	X	X			
<i>Euphonia hirundinacea</i>	X	X			
<i>Euphonia elegantissima</i>		X	X	X	X
<i>Euphonia imitans</i>	X	X			
<i>Euphonia minuta</i>	X	X			
<i>Euphonia anae</i>		X	X		
<i>Chlorophonia callophrys</i>		X	X	X	X
<i>Tangara icterocephala</i>		X	X	X	
<i>Tangara guttata</i>		X			
<i>Tangara gyrola</i>	X	X			
<i>Tangara larvata</i>	X	X			
<i>Tangara dowii</i>		X	X	X	X
<i>Dacnis cayana</i>	X	X			
<i>Dacnis venusta</i>	X	X			
<i>Chlorophanes spiza</i>	X	X			
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	X	X			
<i>Cyanerpes lucidus</i>	X	X			
<b>Emberizidae</b>					
<i>Volatinia jacarina</i>	X	X			
<i>Sporophila americana</i>	X	X			
<i>Sporophila torqueola</i>	X	X			
<i>Sporophila nigricollis</i>	X	X			
<i>Oryzoborus funereus</i>	X	X			
<i>Tiaris olivacea</i>	X	X	X	X	
<i>Haplospiza rustica</i>					X
<i>Acanthidops bairdii</i>				X	X
<i>Diglossa plumbea</i>		X	X	X	X
<i>Lysurus crassirostris</i>		X	X		
<i>Pselliophorus tibialis</i>		X	X	X	X
<i>Pezopetes capitalis</i>			X	X	X
<i>Atlapetes albinucha</i>		X	X		

Nombre Científico	Basal	Premontano	Montano	Montano Alto	Subalpino-alpino
<i>Buarremon brunneinuchus</i>		X	X	X	
<i>Buarremon torquatus</i>	X	X			
<i>Arremon aurantiirostris</i>	X	X			
<i>Arremonops conirostris</i>	X	X			
<i>Zonotrichia capensis</i>		X	X	X	X
<i>Junco vulcani</i>					X
<b>Cardinalidae</b>					
<i>Saltator striatipectus</i>	X	X			
<i>Saltator maximus</i>	X	X			
<i>Saltator atriceps</i>	X	X			
<i>Pheucticus ludovicianus</i>	X	X	X	X	
<i>Pheucticus tibialis</i>		X	X	X	X
<i>Cyanocompsa cyanoides</i>	X	X			
<i>Passerina cyanea</i>	X				
<i>Passerina ciris</i>	X				
<b>Icteridae</b>					
<i>Sturnella magna</i>	X	X			
<i>Dolichonyx oryzivorus</i>	X				
<i>Spiza americana</i>	X				
<i>Dives dives</i>	X				
<i>Quiscalus mexicanus</i>	X	X			
<i>Molothrus aeneus</i>	X	X			
<i>Icterus spurius</i>	X	X			
<i>Icterus galbula</i>	X	X	X	X	
<i>Amblycercus holosericeus</i>	X	X	X	X	X
<i>Cacicus uropygialis</i>	X	X			
<i>Psarocolius wagleri</i>		X			
<i>Psarocolius montezuma</i>	X	X			
<b>Fringillidae</b>					
<i>Carduelis xanthogastra</i>				X	X

# AVES DE LOS PÁRAMOS DE COSTA RICA

*Gilbert Barrantes*

Museo de Zoología, Escuela de Biología,  
Universidad de Costa Rica 2060, San José, Costa Rica  
Correo electrónico: gbarrantes59@yahoo.com

**RESUMEN.** La avifauna presente en el páramo y los bosques adyacentes de Costa Rica se caracteriza por su alto endemismo y su diverso origen biogeográfico. En total, se observaron 70 especies de manera regular o temporal, en estas zonas altas. Doce de ellas se consideran especies del páramo y estuvieron presentes y fueron abundantes durante todo o la mayor parte del año. Otras 34 especies se consideran comunes en el borde del páramo, mientras que el resto fueron visitantes ocasionales. Las aves observadas fueron asignadas a diferentes grupos tróficos y se describió su importancia en este ecosistema. En general, el 8% de las plantas del páramo son polinizadas por aves y el 20% son dispersadas por ellas. La importancia de las aves como dispersadoras en el páramo difiere drásticamente de lo que sucede en otros ecosistemas tropicales, donde la mayoría de las plantas son dispersadas por aves.

**ABSTRACT.** A high endemism and diverse biogeographic origin are typical characteristics of the avifauna in the Costa Rican páramo and adjacent forests. In total, 70 species were regularly or temporally observed in this highland ecosystem. From the total, 12 species were identified as páramo species. These species were abundant and present for the most of the year in this environment. Another 34 species were commonly observed at the páramo edge and the remaining were occasional visitors. Birds were assigned to different trophic groups and the role of such guilds was described for the páramo and the border as well. Overall, 8% of plants in the páramo rely on birds for pollination and 20% for dispersion of seeds. These figures largely contrast with other tropical ecosystems where most plant species depend on birds for seed dispersal.

## Introducción

Los páramos son ambientes de tierras altas, caracterizados por condiciones climáticas extremas (Weber 1959, Horn 1990, Cleef & Chaverri 1992). En ellos prevalecen las bajas temperaturas y la estacionalidad en la precipitación y en los patrones de viento (Weber 1959, Gómez 1986, Herrera 1986). En Costa Rica, los páramos se caracterizan por suelos ácidos y poco profundos (Kappelle 1996), condición causada

Páramos de Costa Rica  
Editado por M. Kappelle y S. P. Horn  
ISBN 9968-927-09-0

Copyright © 2005, Editorial INBio  
Todos los derechos reservados

en gran parte por el efecto de las glaciaciones pleistocénicas. Como consecuencia de la combinación de las características edáficas y climáticas, dicho ambiente posee una vegetación estructuralmente simple y relativamente poco diversa.

El páramo en Costa Rica está restringido a las zonas más altas de la Cordillera de Talamanca (Gómez 1986). En el macizo Irazú/Turrialba, en la Cordillera Volcánica Central, también existe un área cuya composición vegetal es muy similar a la del páramo talamanqueño. La vegetación está constituida principalmente por un elemento endémico centroamericano, mezclado con elementos de origen suramericano y norteamericano (Gómez 1986). Es probable que la mayoría de las plantas del páramo colonizaran Talamanca durante los períodos glaciales del Pleistoceno, cuando la dispersión desde el sur y el norte de América de especies adaptadas a condiciones frías se vio favorecida por un descenso global de la temperatura ambiental (Haffer 1974, Gómez 1986, Islebe *et al.* 1996). Estos cambios ambientales aumentaron la conectividad entre zonas montañas tropicales y entre éstas y la región templada.

Fisionómicamente, el páramo costarricense es relativamente simple y poco diverso, en comparación con otras comunidades tropicales (Gómez 1986). De un total de 360 especies de plantas identificadas en el páramo, 68% son hierbas, 29% arbustos y 3% bejucos y plantas escandentes (Weston 1981, G. Vargas, com. pers.). La vegetación está dominada por hierbas de las familias Asteraceae y Poaceae, con algunos arbustos enanos (como Rosaceae y Ericaceae) que emergen de esa matriz herbácea (Weber 1959, Cleef y Chaverri 1992).

La mayoría de las aves presentes en el páramo de Costa Rica tiene afinidad con la avifauna de los bosques montanos andinos (Slud 1964, Stiles 1983a). Sin embargo, el rico componente avifaunístico de los páramos de los Andes está ausente en Costa Rica (Stiles 1983a). Tal ausencia posiblemente es consecuencia de la distancia entre las altas montañas de Costa Rica y Suramérica y la baja conectividad que existe entre los ambientes de alta montaña entre estas dos regiones (Haffer 1974). Estos factores históricos, junto con las condiciones climáticas prevaletentes y la estacionalidad en los patrones de floración y fructificación de la mayoría de las plantas del páramo (Wolf *et al.* 1976, Stiles 1983a), posiblemente hayan determinado la baja diversidad de aves en este ambiente.

En este trabajo se describen algunos aspectos de la biogeografía y la historia natural de las aves que habitan de manera permanente o temporal en el páramo de Costa Rica. En particular, se analizan la dieta y el comportamiento alimentario de estas especies en el páramo y los bosques adyacentes.

## Métodos

Para obtener la información sobre la avifauna del páramo y los bosques adyacentes en Costa Rica, el autor hizo 36 visitas a cinco localidades entre 1985 y

1997. En la Cordillera de Talamanca, visitó el Cerro de la Muerte ( $n = 27$ ), el Cerro Chirripó y los alrededores ( $n = 5$ ), el Cerro Cuericí ( $n = 2$ ) y el Cerro Echandi ( $n = 2$ ); mientras que en la Cordillera Volcánica Central visitó el macizo Irazú/Turrialba ( $n = 4$ ). Cada sitio fue visitado al menos una vez en la estación lluviosa y otra en la estación seca; cada una de estas visitas fue de al menos dos días (hasta 10 días en algunas ocasiones). Se hicieron observaciones en cada sitio entre las 5.30 y las 11.00 de la mañana y entre las 3.00 y las 5.00 de la tarde, cuando las condiciones climáticas así lo permitieron.

Durante cada visita se invirtió similar tiempo de observación (recorriendo los diferentes microhábitats y tipos de vegetación) en el páramo y en el borde páramo/bosque subalpino o montano alto (generalmente robledal), lo cual permitió definir aves de páramo, aves de borde y aves ocasionales. El autor clasificó las especies en las categorías respectivas, según el número de observaciones diarias (Stiles 1980). Las categorías de abundancia incluyeron: abundante ( $> 10$  individuos contados en 6 horas), común (5-10 individuos contados en 6 h), poco común (1-4 individuos en 6 h) y rara (1 individuo o menos contado en 2 ó más días). Así, una especie de páramo se define como un ave que es abundante o común en ese ambiente a lo largo del año, aún cuando no esté restringida exclusivamente al páramo (especies "poco comunes" no fueron registradas en el páramo). Por otra parte, el autor consideró especies de borde (o periféricas) aquellas aves abundantes, comunes o poco comunes, que se observan en el ecotono todo el año o por períodos más cortos (al menos tres meses), como sucede con las especies que migran latitudinal o altitudinalmente y que raramente ingresan en el páramo. Por último, las especies ocasionales son aquellas que se observan raramente en el páramo o en el borde del mismo.

Las observaciones en el campo sobre la dieta de las aves permitieron categorizar las especies en cinco grupos tróficos: carnívoras, insectívoras, nectarívoras, frugívoras y granívoras, o una combinación de algunas de esas categorías cuando se utilizaron dos o más tipos de alimento en similar proporción. Para completar la información sobre la dieta de estas aves, el autor analizó los contenidos estomacales de 12 especies capturadas en redes de niebla en el Cerro de la Muerte y el Cerro Chirripó. Además, se utilizó la información publicada sobre la dieta de aves de zonas altas por Slud (1964), Wolf (1976) y Stiles & Skutch (1986). Las aves ocasionales, debido al bajo número de observaciones obtenidas, no se incluyeron en este análisis trófico.

Además, se clasificó cada especie de planta presente en el páramo según su síndrome de polinización y dispersión. Esta clasificación permite evaluar, de manera relativa, el papel que juegan las aves en la dispersión y polinización de las plantas del páramo. Para este fin, se usó la lista de plantas del páramo proporcionada por G. Vargas y J. Sánchez.



## Resultados y discusión

### *Comparación entre el páramo costarricense y los páramos suramericanos*

Climáticamente, tanto el páramo costarricense como los páramos suramericanos son bastante húmedos (Vuilleumier y Simberloff 1980). Ambas regiones geográficas comparten un porcentaje alto de géneros de plantas (Gómez 1986, Gentry 1993). Sin embargo, la composición de la avifauna muestra grandes diferencias entre estas regiones (Vuilleumier & Simberloff 1980, Fjeldså & Krabbe 1990). Tanto el páramo costarricense como los páramos andinos cuentan con un alto porcentaje de endemismo, producto de la evolución independiente de ambas regiones. Las diferencias entre estas regiones sugieren que factores históricos (por ej., cambios climáticos) y la gran distancia entre los Andes y las tierras altas costarricenses han limitado la expansión de la rica avifauna de los páramos suramericanos.

### *Origen de la avifauna del páramo y bosques adyacentes*

En Costa Rica, la gran mayoría de las aves es de afinidad suramericana (Slud 1964, Stiles 1983a). Muchas de estas especies pertenecen a familias endémicas de esa región geográfica, o a familias que se originaron en Suramérica aunque sus ancestros son posiblemente neárticos (por ej., Thraupidae). Otras aves con distribución pantropical también colonizaron Costa Rica desde Suramérica (Cuadro 1). Al aumentar la altitud, el componente avifaunístico de origen norteamericano aumenta en número de especies. No obstante, aún en el páramo y los bosques adyacentes la riqueza de aves con afinidad norteamericana no llega a sobrepasar el componente tropical (Cuadro 1). Otras aves habitantes de estas zonas altas del país posiblemente tuvieron su origen en Centroamérica y la región tropical de México (por ej., *Parula gutturalis*; Parulidae). Por último, algunas especies pertenecen a familias con muy amplia distribución (por ej., *Buteo jamaicensis*; Accipitridae) o cuya región de origen es incierta (por ej., *Coragyps atratus*; Cathartidae).

### *Generalidades de la avifauna del páramo costarricense*

La riqueza avifaunística de Costa Rica disminuye al aumentar en la altitud y alcanza su punto mínimo en el páramo (Stiles 1983b, Young *et al.* 1998). La disminución es más marcada en grupos como los insectívoros especializados (por ej., Formicariidae) y los frugívoros grandes (por ej., Cotingidae). La disminución en la disponibilidad de recursos alimentarios, así como el incremento en la severidad de las condiciones climáticas al aumentar en la altitud, son los factores que se han propuesto para explicar esta reducción en la diversidad de aves (Stiles 1983b).

En el páramo y sus alrededores se han registrado 70 especies de aves (Cuadro 1). De todas ellas, 12 fueron clasificadas como especies de páramo (Cuadro 1); estas

Cuadro 1  
Especies de aves observadas en el páramo y agrupadas de acuerdo con la frecuencia y el lugar en que se observaron

Especie	D <sup>1</sup>	D <sup>2</sup>	Especie	D <sup>1</sup>	D <sup>2</sup>
<b>Aves de páramo</b>					
<i>Buteo jamaicensis</i>	(a)	C	<i>Basileuterus melanogenys</i>	(c)	I
<i>Selasphorus flammula</i>	(s)	N	<i>Zeledonia coronata</i>	(c)	I
<i>Turdus nigrescens</i>	(n)	F	<i>Chlorospingus pileatus</i>	(s)	FI
<i>Catharus gracilirostris</i>	(n)	F	<i>Pezopetes capitalis</i>	(n)	FI
<i>Thryorchilus broeni</i>	(c)	I	<i>Junco vulcani</i>	(n)	FIG
<i>Parula gutturalis</i>	(c)	I	<i>Zonotrichia capensis</i>	(n)	IG
<b>Aves periféricas</b>					
<i>Chamaepetes unicolor</i>	(s)	F	<i>Margarornis rubiginosus</i>	(s)	I
<i>Odontophorus guttatus</i>	(n)	FIG	<i>Scytalopus argentifrons</i>	(s)	I
<i>Columba fasciata</i>	(a)	FG	<i>Empidonax atriceps</i>	(s)	I
<i>Pyrrhura hoffmanni</i>	(s)	FG	<i>Elaenia frantzii</i>	(s)	FI
<i>Bolberhynchus lineola</i>	(s)	G	<i>Pygochelidon cyanoleuca</i>	(n)	I
<i>Otus clarkii</i>	(a)	C	<i>Cyanolyca argentigula</i>	(n)	IF
<i>Glaucidium jardinii</i>	(a)	C	<i>Turdus plebejus</i>	(n)	F
<i>Aegolius ridgwayi</i>	(a)	C	<i>Ptilogonys caudatus</i>	(c)	FI
<i>Caprimulgus saturatus</i>	(a)	I	<i>Vireo carmioli</i>	(n)	I
<i>Laniornis castaneiventris</i>	(s)	N	<i>Dendroica virens*</i>	(c)	I
<i>Eugenes fulgens</i>	(s)	N	<i>Wilsonia pusilla*</i>	(c)	I
<i>Colibri thalassinus</i>	(s)	N	<i>Myioborus torquatus</i>	(s)	I
<i>Panterpe insignis</i>	(s)	N	<i>Chlorophonia callophrys</i>	(s)	F
<i>Melanerpes formicivorus</i>	(n)	IG	<i>Haplospiza rustica</i>	(s)	FG
<i>Picoides villosus</i>	(n)	I	<i>Acanthidops bairdii</i>	(s)	FIGN
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	(s)	I	<i>Diglossa plumbea</i>	(s)	N
<i>Pseudocolaptes lawrencii</i>	(s)	I	<i>Pselliophorus tibialis</i>	(n)	FI
<b>Aves ocasionales</b>					
<i>Coragyps atratus</i>	(a)	C	<i>Pachyramphus versicolor</i>	(s)	FI
<i>Elanoides forficatus</i>	(a)	C	<i>Contopus ochraceus</i>	(s)	I
<i>Buteo swainsoni*</i>	(a)	C	<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	(s)	I
<i>Buteo platypterus*</i>	(a)	C	<i>Henicorhina leucophrys</i>	(c)	I
<i>Leucopternis princeps</i>	(a)	C	<i>Phainoptila melanoxantha</i>	(c)	F
<i>Spizaetus ornatus</i>	(a)	C	<i>Vireo leucophrys</i>	(n)	IF
<i>Claravis mondetoura</i>	(a)	G	<i>Vermivora peregrina*</i>	(c)	I
<i>Geotrygon costaricensis</i>	(a)	G	<i>Dendroica townsendi*</i>	(c)	I
<i>Streptoprocne zonaris</i>	(a)	I	<i>Amblycercus holocericeus</i>	(s)	I
<i>Cypseloides niger</i>	(a)	I	<i>Tangara dowii</i>	(s)	F
<i>Pharomachrus mocinno</i>	(s)	F	<i>Piranga bidentata</i>	(s)	IF
<i>Aulacorhynchus prasinus</i>	(s)	F	<i>Carduelis xanthogastra</i>	(n)	G

1. D = Distribución de la especie: (a) amplia, (c) centroamericana, (n) norteamericana, (s) suramericana.
2. D = Dieta de la especie: C = carnívora, N = nectarívora, F = frugívora, I = insectívora, G = granívora. \* Especie migratoria.

aves son abundantes y permanecen todo o la mayor parte del año en este ambiente. Por otra parte, las 34 especies observadas frecuentemente en el ecotono son en su mayoría aves típicas de bosque subalpino o montano alto (robledal). Estas especies a menudo utilizan el borde del bosque y vuelan ocasionalmente hacia el interior del páramo, cuando el recurso alimentario es abundante (por ej., flores, frutos). Las poblaciones de aves periféricas frugívoras y nectarívoras fluctúan temporalmente, en ocasiones drásticamente, como respuesta a cambios en la disponibilidad de los recursos alimentarios. Varias de estas especies se desplazan altitudinalmente, siguiendo los cambios en abundancia y disponibilidad de flores y frutos (Stiles 1983a,b).

### Grupos tróficos

#### CARNÍVORAS

El gavilán *Buteo jamaicensis costaricensis* es la única ave de presa residente en el páramo. Esta especie depreda aves (por ej., *Turdus nigrescens*), lagartijas (por ej., *Sceloporus malachiticus* y *Mesaspis monticola*) y mamíferos (como el conejo *Silvilagus dicei*). Este gavilán, junto con el coyote (*Canis latrans*) y el puma (*Puma concolor*), ambos abundantes en el páramo, pueden ser un elemento importante en el control de las poblaciones de algunas de las presas mencionadas. Algunas otras aves de presa, tales como *Elanoides forficatus* y *Spizaetus ornatus*, son visitantes ocasionales del páramo. Además, durante la migración hacia Norteamérica (en mayo principalmente) grandes grupos de *Buteo swainsoni*, *B. j. calurus* y *B. platypterus* vuelan sobre las cordilleras Volcánica Central y de Talamanca. No obstante, estas aves raramente se detienen en el páramo durante su vuelo migratorio. Finalmente, dos lechuzas, *Aegolious ridwagi* y *Otus clarkii*, también se observan ocasionalmente en el páramo, aunque se desconoce su papel como depredadoras en este ambiente.

#### INSECTÍVORAS

En el páramo, las aves insectívoras conforman el grupo que tiene el mayor número de especies (Cuadros 1 y 2). Con base en las diferencias en el comportamiento de

Cuadro 2  
Porcentaje de aves presentes en el páramo  
y los alrededores agrupadas por categoría de dieta  
Para categorías y abreviaturas, ver el Cuadro 1

Categoría	Especies	C	N	F	I	G	IG	FIG	FI	FG
Páramo	12	8	15	23	31	-	8	15	-	-
Periférica	34	9	15	9	35	3	-	3	15	12
Ocasional	24	28	-	6	33	17	-	-	6	-

forrajeo, estas aves pueden separarse en dos subgrupos. El primero de ellos lo constituyen aquellas especies que, como *Zeledonia coronata*, *Pezopetes capitalis* y *Thryorchilus brownii*, buscan sus presas directamente sobre el suelo o en ramillas y follaje que se encuentran a menos de 1 m de altura. *Parula gutturalis* y *Basileuterus melanogenys* constituyen el segundo subgrupo de aves insectívoras; ambas se alimentan principalmente en ramillas y follaje en la parte superior externa de los arbustos. Estas aves insectívoras, aunque en este trabajo el autor las considera especies de páramo, también son comunes en el ecotono y en algunos casos también en bosques y otros hábitats adyacentes (por ej., *P. gutturalis*, *B. melanogenys* y *P. capitalis*). Es común que individuos de estas especies se desplacen entre el páramo y hábitats cercanos, posiblemente en respuesta a la disponibilidad de insectos.

Por otra parte, los hábitos de forrajeo y el microhábitat utilizado por las especies periféricas insectívoras permitieron dividir este grupo de aves en cuatro subgrupos. El primero lo conforman las aves que cazan insectos en el aire (cazadores aéreos), tales como *Empidonax atriceps* y *Ptilogenys caudatus* (esta última también se alimenta con frecuencia de frutos, principalmente de *Gaidendron punctatum*, los que generalmente obtiene al vuelo; Stiles y Skutch 1986). El segundo subgrupo está constituido por aquellas aves que buscan insectos principalmente en ramillas y follaje (*Pseliophorus tibialis*, *Vireo carmioli*, *Myioborus torquatus*, *Wilsonia pusilla* y *Dendroica virens*). Algunas de estas especies (como *P. tibialis*) capturan los insectos directamente del sustrato (ramillas y hojas), mientras que otras (como *Myioborus torquatus*) también persiguen a los insectos que escapan del follaje. Dos especies (*Margarornis rubiginosus* y *Pseudocolaptes laerencii*) conforman el tercer subgrupo. *Margarornis* se alimenta principalmente de insectos que habitan entre el musgo de ramas delgadas y bejucos, mientras que *Pseudocolaptes* muestra una marcada preferencia por insectos, otros invertebrados y pequeños vertebrados que habitan entre la materia vegetal acumulada entre las hojas de bromelias (por ej., *Vriesea* sp.). *Melanerpes formicivorus* y *Picoides villosus*, dos carpinteros, constituyen el último subgrupo de aves insectívoras del borde. La dieta de ambas especies consiste principalmente de insectos y larvas que habitan dentro de la madera de ramas secas o en descomposición (Stiles y Skutch 1989). *Melanerpes* también se alimenta frecuentemente de frutos de roble, los cuales en ocasiones almacena en ramas altas y secas de *Quercus* spp. (Chinchilla 1991).

#### NECTARÍVORAS

Este grupo lo integran cinco especies: cuatro colibríes (*Selasphorus flammula*, *Colibri thalassinus*, *Eugenes fulgens* y *Panterpe insignis*) y *Diglossa plumbea*, un emberízido relativamente común en el páramo y las áreas aledañas. *Diglossa*, aunque caza insectos, se alimenta principalmente de néctar de flores visitadas por colibríes, que perfora en la base de la corola para extraer el néctar (Stiles 1983c, Naoki 1998). De los colibríes, *Selasphorus flammula* es la única especie que reside de manera permanente en el páramo (Cuadro 1) y es una de las más abundantes, especialmente durante los

picos de floración. El primer pico de abundancia de flores coincide con el inicio de la estación lluviosa, aproximadamente a mediados de marzo, y el segundo entre julio y agosto, durante el "veranillo de San Juan" (corto período seco de aproximadamente un mes). Durante el periodo de escasez de flores, la mayoría de individuos de *S. flammula* se desplazan hacia áreas más bajas, donde las flores son más abundantes. Los individuos que permanecen en el páramo durante esa época dependen en gran medida de las flores de *Castilleja* spp. (Scrophulariaceae), plantas que tienen largos períodos de floración. Las otras especies de colibríes son más abundantes en el ecotono, aunque con frecuencia visitan flores en el páramo durante los picos de floración. Cuando las flores son escasas en el páramo y los bosques aledaños, parte de la población de estas especies de colibríes (el total de la población en el caso de *C. thalassinus*) migran montaña abajo, siguiendo los cambios en la abundancia de este recurso (Stiles 1983b).

A pesar de lo abundante que son los colibríes en el borde del páramo y en el mismo páramo, son relativamente pocas las especies de plantas que dependen de estas aves para su polinización. La mayoría de las plantas del páramo son anemófilas o entomófilas (Cuadro 3) y solo un grupo pequeño de ellas, como *Macleania rupestris* y *Cavendishia crassifolia* (Ericaceae), *Bomarea* spp. (Alstroemeriaceae), *Salvia iodochroma* (Lamiaceae) y *Fuchsia* spp. (Onagraceae) son polinizadas por los colibríes (Stiles 1983c).

Cuadro 3  
Porcentaje de plantas polinizadas por aves (ornitofilia), viento (anemofilia) e insectos (entomofilia) en el páramo costarricense

Categoría	Especies	Ornitofilia	Anemofilia	Entomofilia
Arbustos	98	17	2	81
Bejucos	9	22	-	78
Hierbas	219	4	35	61
Total	326	8	24	68

#### FRUGÍVORAS

La riqueza de aves frugívoras, definidas como aquellas especies cuya dieta está constituida en un 60% o más por frutos, es menor en el páramo que en el ecotono. Las aves frugívoras residentes en el páramo, incluyendo aquellas parcialmente frugívoras (Cuadro 1), conforman un grupo de cinco especies: *Catharus gracilirostris*, *Turdus nigrescens*, *Chlorospingus pileatus*, *Pezopetes capitalis* y *Junco vulcani*. Estas especies son también habitantes comunes en bosques y otros hábitats adyacentes, especialmente cuando los frutos son escasos en el páramo y durante su periodo reproductivo. Dentro de este grupo de frugívoras, *Catharus gracilirostris* se alimenta de frutos de hierbas y arbustos (como *Galium* sp. y *Nertera* sp. [Rubiaceae] y *Fuchsia paniculata*

[Onagraceae]); también incluye un alto porcentaje de insectos en su dieta (Wolf 1976, Stiles y Skutch 1989). *Turdus nigrescens* consume frutos carnosos de la mayoría de las especies de plantas en el páramo, que son ingeridos enteros y en gran cantidad. Este comportamiento sugiere una digestión muy rápida, característica que poseen muchas aves frugívoras como una respuesta al bajo contenido de grasa y proteína de los frutos (Herrera 1984, Jordano 1984). Por su parte, *Chlorospingus pileatus* consume una menor cantidad de frutos y muestra una marcada preferencia por algunas pocas especies, tales como *Dendrophthora* sp. (Loranthaceae). Contrariamente a *T. nigrescens*, que forrajea individualmente o en pareja, *Chlorospingus* se mueve en bandadas pequeñas uniespecíficas o en grupos mixtos con *Parula gutturalis* y *Basileuterus melanogenys* buscando insectos. Cuando encuentran un arbusto fructificado en su ruta de forrajeo, ingieren algunos frutos, los cuales machacan con el pico antes de ingerirlos; en el proceso muchas de las semillas caen bajo la planta madre. Este comportamiento de machacar los frutos hace de *Chlorospingus* un dispersador potencialmente menos eficiente que *Turdus nigrescens* (Levey 1987). *Junco vulcani* y *Pezopetes capitalis*, ambas especies comunes en el páramo, comen frutos de hierbas y de ramas bajas de arbustos. Debido a que la dieta de *Junco* y *Pezopetes* también consiste de una gran cantidad de artrópodos, su papel de dispersadores posiblemente sea menos importante que el de las tres especies descritas anteriormente.

En los bosques adyacentes al páramo hay un grupo de 12 especies frugívoras, incluyendo aquellas aves que también ingieren insectos o granos (Cuadro 1). Algunas de ellas, tales como *Turdus plebejus*, *Chlorophonia callophrys* y *Elaenia frantzii*, son migrantes altitudinales, por lo que su presencia en el ecotono del páramo es temporalmente variable. Durante los picos de abundancia de frutos en el páramo, algunas de estas especies periféricas se alimentan ocasionalmente en este ambiente. Tanto las especies frugívoras de páramo como las frugívoras periféricas se desplazan entre el páramo y hábitats adyacentes; por lo tanto, es de esperar que la semejanza en la composición vegetal encontrada por Kappelle (1996) entre claros en bosques de roble (*Quercus*) y páramo sea el resultado de las semillas transportadas por estas aves.

En el páramo, la mayoría de las plantas, especialmente las hierbas, son autocóricas (Cuadro 4), es decir, producen semillas muy pequeñas que pueden ser arrastradas por el viento o la lluvia. Les siguen en número las plantas anemocóricas, especialmente

Cuadro 4  
Porcentaje de plantas con síndrome de dispersión ornitocórico, anemocórico, autocórico y otros (mastozoocórico y ectozoocórico)

Categoría	Especies	Ornitocoria	Anemocoria	Autocoria	Otros
Arbustos	98	58	19	23	-
Bejucos	9	56	33	11	-
Hierbas	219	3	17	78	2
total	326	22	18	59	1

Asteraceae y Valerianaceae, las cuales se dispersan por medio de la acción del viento. El resto de las especies lo conforma un pequeño número de plantas que son dispersadas por aves y otros vertebrados (Cuadro 4). Esto difiere considerablemente de lo que sucede en otros ecosistemas tropicales, donde la mayoría de las plantas son dispersadas por aves frugívoras (Mckey 1973, Howe & Smallwood 1982, Howe 1986).

#### GRANÍVORAS O SEMILLERAS

El grupo de aves granívoras carece de representantes en el páramo. En la periferia del páramo, cinco especies (*Columba fasciata*, *Pyrrhura hoffmanni*, *Bolborhynchus lineola*, *Haplospiza rustica* y *Acanthidops bairdii*) conforman el grupo de consumidoras de semillas. El autor considera a *A. bairdii* como granívora por su marcada preferencia por semillas de *Chusquea* spp. (Poaceae), aunque en su dieta también incluye frutos, insectos y néctar (Wolf 1976, Stiles y Skutch 1989). La abundancia de estas especies fluctúa drásticamente a través del año y entre años, dependiendo de la disponibilidad de los frutos y las semillas de los cuales se alimentan. Generalmente, estas aves destruyen las semillas antes de ingerirlas, como en el caso de los psitácidos (Psittacidae) y emberízidos (Emberizidae), o al pasar por el tracto digestivo, como en *C. fasciata*.

Dentro de este grupo, *B. lineola*, *H. rustica* y *A. bairdii* ingieren grandes cantidades de semillas de bambú (*Chusquea* spp.) durante el período de fructificación de estas plantas. Estos bambúes fructifican sincrónicamente a intervalos de aproximadamente 7-10 años, dependiendo de la especie (Widmer 1994). Una excepción a este patrón fenológico es *Chusquea subtessellata*, la cual tiene períodos de floración asincrónicos (de 2 a 4 años) y cuyas semillas no son consumidas por aves. El aumento en la disponibilidad del recurso alimentario, producto de la masiva fructificación de *Chusquea*, es seguido por un aumento impresionante en el tamaño poblacional de *Haplospiza* y *Acanthidops*. La fructificación es tan masiva que algunas parejas de *A. bairdii* llegan a reproducirse hasta cuatro veces en el período de mayor abundancia de alimento (G. Barrantes, datos sin publicar). Una vez que la producción de frutos de *Chusquea* ha cesado, las poblaciones de *H. rustica* y *A. bairdii* disminuyen drásticamente (obs. pers.). Aunque la causa más probable de tal disminución es el cambio brusco en la disponibilidad del recurso alimentario, también es posible que parte de la población se desplace a otras áreas donde el recurso sea más abundante.

#### Conclusiones

La combinación de factores históricos (la distancia entre los páramos de Talamanca y los páramos andinos), el predominio de las familias de plantas Asteraceae y Poaceae, las drásticas condiciones climáticas y la estacionalidad en la disponibilidad de los recursos (como flores y frutos) determinan en gran parte la baja riqueza avifaunística del páramo. A pesar de esto, las aves representan el grupo de vertebrados

más numeroso del páramo. La composición biogeográfica de esta avifauna es compleja, con una mezcla de componentes neotropicales, neárticos y locales. Desde un punto de vista ecológico, su papel parece ser importante en el mantenimiento de la composición, la distribución y la abundancia de plantas en este ecosistema. El papel ecológico que las aves insectívoras juegan aquí es difícil de evaluar, debido a la dificultad de medir su impacto sobre las poblaciones de insectos (Cooper y Whitmore 1990).

La importancia de las aves polinizadoras, y especialmente de las dispersadoras de frutos, ha sido reconocida ampliamente (Slud 1964, Wolf 1976, Wolf *et al.* 1976). No obstante, en el páramo costarricense únicamente el 8% de las plantas son polinizadas por aves y apenas un 20% son diseminadas por ellas. A pesar de la dependencia que aparentemente existe entre un grupo de plantas y de aves en el páramo, esta relación no parece ser simétrica, ya que muchas de estas aves son capaces de desplazarse a los bosques adyacentes en busca de recursos, mientras que, para la mayoría de estas plantas, las aves son indispensables para su reproducción y dispersión. Por lo tanto, a diferencia de lo que sucede en otros ecosistemas tropicales, donde las aves polinizan y dispersan un gran número de plantas (Levey *et al.* 1994), en el páramo de Costa Rica la importancia de las aves como polinizadoras y dispersadoras es menor.

### Agradecimientos

El autor desea agradecer a C. Morales, P. Viteri, J. M. Mora, A. Pereira, A. Farji, J. Weng, J. Gómez-Laurito y a tres revisores anónimos, por sus valiosos comentarios de versiones previas de este trabajo. En especial, agradezco a G. Vargas, por proporcionarme la lista de plantas del páramo e información sobre los síndromes de polinización y dispersión. Finalmente, gracias a Federico Valverde por el hospedaje en La Reserva Biológica Cerro de la Muerte, durante parte del trabajo de campo de esta investigación.

### Referencias

- Chinchilla, F.A. 1991. Primer informe de un granero para almacenar semillas de roble por *Melanerpes formicivorus* (Aves, Picidae) en Costa Rica. *Brenesia* 35: 123-124.
- Cleef, A.M. & A. Chaverri. 1992. Phytogeography of the páramo flora of the Cordillera de Talamanca. Pp. 45-60. *In*: Balslev, H. & J.L. Luteyn (eds.). *Páramo: an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, London.
- Cooper, R.J. & R.C. Whitmore. 1990. Arthropod sampling methods in ornithology. *Studies in Avian Biology* 13: 29-37.
- Fjeldsa, J. & M. Krabbe. 1990. *Birds of the high Andes*. Zoological Museum, University of Copenhagen and Apollo Books, Svendborg.
- Gentry, A.H. 1993. *A Field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú) with supplementary notes on herbaceous taxa*. Conservation International, Washington D. C.



- Gómez, L.D. 1986. Vegetación de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José.
- Herrera, C.M. 1984. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65: 609-617.
- Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José.
- Horn, S.P. 1990. Vegetation recovery after 1976 páramo fire in Chirripó National Park. *Rev. Biol. Trop.* 38: 267-276.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pp. 123-189. *In*: Murray, D.R. (ed.). Seed dispersal. Academic Press, London.
- Howe, H.F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Islebe, G.A., H. Hooghiemstra & K. van der Borg. 1996. A cooling event during the younger Dryas Chron in Costa Rica. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 117: 73-80.
- Jordano, P. 1984. Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana. Tesis doctoral, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla.
- Kappelle, M. 1996. Los Bosques de Roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Santo Domingo de Heredia, CR.
- Levey, D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *Amer. Natur.* 129: 471-485.
- Levey, D.J., T.C. Moermond & J.S. Denslow. 1994. Frugivory: an overview. Pp. 282-294. *In*: MacDade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds.). *La Selva. Ecology and natural history of a Neotropical rain forest.* University of Chicago Press, Illinois.
- Naokí, K. 1998. Seasonal change of flower use by the Slaty Flowerpiercer (*Diglossa plumbea*). *Wilson Bulletin* 110: 393-397.
- Mc Key, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. Pp. 159-192. *In*: Gilbert, L.E. & P.H. Raven (eds.). *Coevolution of animals and plants.* University of Texas Press, Austin.
- Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica. Distribution and ecology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* No. 128.
- Stiles, F.G. 1980. Evolutionary implications of habitat relations between permanent and winter resident landbirds in Costa Rica. Pp. 421-435. *In*: Keast, A. & E.S. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution, and conservation.* Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Stiles, F.G. 1983a. Birds, introduction. Pp. 502-530. *In*: Janzen, D.H. (ed.). *Costa Rican Natural History.* University of Chicago Press. Chicago, IL.
- Stiles, F.G. 1983b. Cambios altitudinales y estacionales en la avifauna de la vertiente atlántica de Costa Rica. I Simposio de Ornitología Neotropical (IX Claz Perú) 95-103.
- Stiles, F.G. 1983c. *Panterpe insignis*. Pp. 593-594. *In*: Janzen, D.H. (ed.). *Costa Rican Natural History.* University of Chicago Press. Chicago, IL.
- Stiles, F.G. & A. Skutch. 1989. *A guide to the Birds of Costa Rica.* Cornell University Press, New York.
- Vuilleumier, F. & D. Simberloff. 1980. Ecology versus history as determinants of patchy and insular distributions in high Andean birds. *Evolutionary Biology* 12: 235-379.
- Weston, A.S. 1981. Paramos, cienagas and subparamo forest in the eastern part of the Cordillera de Talamanca. Reporte no publicado en poder del Centro Científico Tropical, San José.
- Widmer, Y. 1994. Distribution and flowering of six *Chusquea* bamboos in the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Brenesia* 41-42: 45-57.
- Wolf, L.L. 1976. Avifauna of the Cerro de la Muerte Region Costa Rica. *American Museum Novitates* No. 2606.
- Wolf, L.L., F.G. Stiles & F.R. Hainsworth. 1976. The ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 32: 349-379.
- Young, B.E., D. DeRosier & G.V.N. Powell. 1998. Diversity and conservation of understory birds in the Tilarán mountains, Costa Rica. *Auk* 115: 998-1016.

Running head: *Barrantes et. al*, SONG VARIATION OF GREEN VIOLET-EAR

MALE SONG VARIATION OF GREEN VIOLET-EAR (*COLIBRI THALASSINUS*,  
TROCHILIDAE, AVES) IN THE TALAMANCA MOUNTAIN RANGE, COSTA RICA

5

GILBERT BARRANTES<sup>1</sup>, CÉSAR SÁNCHEZ<sup>1</sup>, BRANKO HILJE<sup>2</sup>, and RODOLFO JAFFÉ<sup>3</sup>

1- Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Ciudad Universitaria, Costa Rica

2- Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago

10 3- Apartado 68941, Altamira, Caracas 1062, Venezuela

Corresponding author: Gilbert Barrantes; e-mail: [gilbert.barrantes@gmail.com](mailto:gilbert.barrantes@gmail.com)

15

Page Proofs: Send page proofs to corresponding author at the above e-mail address

ABSTRACT.---We studied the inter-male variation of the physical characteristics of the static song of the Green Violet-ear, *Colibri thalassinus* (Trochilidae) in a single population. In this population the static song of 19 males was extremely variable. The song has two elements, the first was in all cases delivered exclusively at the beginning of each male song, while the second was present once, twice, or three times in the song of different males. Of the 19 males only three were similar ( $P > 0.05$ ) in the five structural variables of the song analyzed (low frequency [LF], high frequency [HF], bandwidth [ $\Delta F$ ], peak frequency [PF], and song duration [ $\Delta T$ ]); 15.8% varied ( $P < 0.001$ ) in all five variables, 30.4% in four, 22.2% in three, 21.6% in two, and 7.6% in one variable. Variation was largest for  $\Delta F$  and HF respectively. The great inter-male song variation suggests that this type of vocalization may be under sexual selection.

Song variation among individual birds is well known for oscine and psittacid species (Farabaugh and Dooling 1996, Kroodsma 1996) in which learning play an important role in the final syntaxes and structure of the song. Such variation may have evolved to facilitate social interactions and/or by intra or inter sexual selection (Kroodsma 2004). In birds, male's reproductive success is frequently related with striking displays, such as complex songs, resulting from sexual selection (Catchpole 1982, Searcy and Yasukawa 1983, Johnsgard 1994, Kroodsma 2004).

In hummingbirds, another song-learning bird-group (Baptista and Schuchmann 1990, Gaunt et al. 1994), among individual song variation is nearly unexplored. In an analysis on *C. thalassinus* songs, Gaunt et al. (1994) showed that males of neighbouring populations share song types, and such similarity decreases with geographical distance. However, intra-population variation in male song has not previously been reported for this hummingbird.

Males of the Green Violet-ear (*Colibri thalassinus*) show little (if any) aggressive physical interactions with other males during the breeding season (e.g., darting chases) and visual displays are apparently absent. During courtship, territorial males sing nearly continuously from before dawn until sunset (Slud 1964, Feinsinger 1977). Males begin to sing in September and some of them continue singing by the end of March, investing up to 84% of daily time to this activity (Skutch 1967, Wolf 1976). In this study, we describe the variation in males' song features within a population of the Green Violet-ear.

## METHODS

We conducted our fieldwork at the Estación Biológica Cuericí, Talamanca mountain range, Costa Rica (09° 33' N, 83° 40' W; elevation 2,600 m), during the dry season in January 2004. The area is dominated by oak forest intermixed with several successional growth stages with abundant flowering plants: *Fuchsia paniculata* (Onagraceae), *Bomarea costaricensis* (Alstroemeriaceae), *Lamourouxia lanceolata* (Scrophulariaceae) and *Centropogon* spp.

(Campanulaceae). We recorded the static songs (song uttered by perched birds) from 19 males of *C. thalassinus* singing from exposed perches, ranging from 8 to 25 m in height, on a 1.5 km transect along the primary road (ca. 4 m wide); twelve males were recorded one morning and seven the next morning. Singing males were separated by 20 – 100 m and perched at most 10 m into the forest (n = 17), facing the main road, or in a forest gap (n = 2). Each bird was recorded once for at least two minutes or until the bird fell silent. To avoid recording the same individual more than once we recorded the hummingbirds sequentially as we walked along the road. Because their high density, we could, in most cases, listen the hummingbird previously recorded when we began to record the next focal individual. Following Skutch (1967), we considered singing males as territorial individuals, however, determining territory limits was difficult, due to the few aggressive interactions displayed by males of this species. Therefore, we define a male territory as a circular area of 20 m in diameter around the perch the singing male was most frequently using.

We recorded the songs using a Telinga Pro II Parabola and a Marantz PMD-222 tape recorder, and analyzed the songs using the program CANARY version 1.2.1 (Charif et al. 1993). Tapes were deposited at the Laboratorio de Bioacústica, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Spectrograms were obtained with a filter bandwidth of 349.70 kHz, frame length of 256 points and a sampling rate of 44,100 Hz. For each individual we identified the elements of the song, defining a song as a string of notes or elements, temporally separated from other such strings; and an element as the shortest consistently recognizable trace on a sound spectrogram (Marler and Peters 1982). From the total record of each hummingbird we randomly selected five songs separated by at least 10 seconds to analyze the among-individual song variation. The first element of each individual song was also used in comparisons among individuals. For both the first element and song, we measured five variables: high frequency (HF), low frequency (LF), frequency range or bandwidth ( $\Delta F$ ) (HF-LF), peak frequency (PF, frequency with highest

amplitude), and duration in seconds ( $\Delta T$ ). Additionally, we quantified for each individual the number of songs and elements delivered in a random selected minute.

A multiple analysis of variance (MANOVA) was used to examine differences of the five variables measured among individuals. Furthermore, we also registered during six days the following information: non-systematic observations of aggressive interactions and presence of flower patches near perches of singing males. Means are followed by a standard deviation.

## RESULTS

The 19 males of *C. thalassinus* apparently held the same territories for at least six days as the same perches were occupied by singing males day after day, thus we assumed males were the same. Territories included two or three perches from which males sang, however they spent most of their time on one of them. The number of males singing seemed to decrease from the forest border to the interior, except when a gap was present, in which case the number of males singing increased near the gap edge. Apparently this species prefers to establish territories near forest edges.

The territories of the 19 recorded males varied by the presence of flower patches used as nectar sources for hummingbirds. Twelve of these territories (main song perches) were within 10 m of large patches of *Fuchsia paniculata*, which were frequently visited by *C. thalassinus* and *Selasphorus flammula* (Volcano Hummingbird). Attacks between individuals of *C. thalassinus* were rarely seen. The presence of an individual of *C. thalassinus* in a flower patch occasionally triggered an attack by a singing male. However, the absence of obvious sexual dimorphism prevented us from determining whether these few attacks were aimed preferentially at males.

Males sang from before dawn until dusk, only abandoning their perches to briefly visit nearby flower patches for feeding, or to capture insects on the wing with short sallies. Song of all males included two different elements (Fig. 1). The first element (a) was produced only once

in the song of all individuals. The element (b) occurred once in the song of nine males, twice in the song of six individuals, three times in two other males, and one or two times in songs produced by another male. On average, males produced 64.2 ( $\pm$  8.8, range: 42 – 76.5) songs and 163.6 ( $\pm$  33.7, range: 126 – 231) elements per minute.

5 Structurally, the frequency range and highest frequency are the features of the static song that showed the largest range (max – min values) in the 19 males of *C. thalassinus*: 9.16 and 8.28 kHz respectively (Table 1). The song duration ( $\Delta T$ ), followed by frequency range ( $\Delta F$ ), present the largest variation (CV) among individuals. Number of songs delivered by individual per minute tends to decrease with song duration ( $r = -0.41$ ,  $n = 19$ ,  $P = 0.08$ ). However, the  
 10 number of elements ( $r = 0.17$ ,  $n = 19$ ,  $P = 0.49$ ) produced per minute is not related to  $\Delta T$ . The large variation in  $\Delta F$  is primarily caused by individual variation in HF ( $r = 0.97$ ,  $n = 19$ ,  $P < 0.001$ ; Table 1), since LF varied little among hummingbird males.

We compared five characteristics of the complete song and the first element (HF, LH,  $\Delta F$ , PF,  $\Delta T$ ) among individuals using a Multivariate Analysis of Variance (MANOVA). Results of  
 15 both analyses were very similar, therefore we describe here only the results from analysis of the complete songs. The comparison of all song features showed significant differences among individuals (*Wilk's Lambda* = 0.0001;  $df = 90, 353$ ;  $P < 0.00001$ ; Table 1). Similarly, highly significant differences were found among individuals when variables were analyzed separately (Table 2). The variables that differed among most individuals were frequency range and high  
 20 frequency respectively (Table 1). Of the 19 males, only three did not differ significantly in any variables from a single other male. In 15% of pairwise comparisons, males differed significantly ( $P < 0.001$ , Duncan posteriori test) in all five variables, 30.4% differed in four, 22.2% in three, 21.6% in two, and 7.6% in one variable.

## DISCUSSION

The difference in the characteristics of the static song in *C. thalassinus* was very high among hummingbird males. Such difference permits individualized almost any singing male in the population, suggesting a possible role in inter and intra-sexual selection (Morton 1986, Searcy and Andersson 1986); though other factors such as age may also affect song characteristics. Frequency range in the song of *C. thalassinus* is possibly the feature from which the receptor (e.g., a female) obtains greater information, particularly when song is constituted by short, broad bandwidth elements or notes (Fig. 1, Table 1). This characteristic permits a more precise location of singing males (Smith et al. 1978, Richards and Wiley 1980). Additionally, males producing songs with a wide frequency range may conceal the songs of other males, if these males' songs have a narrower bandwidth that fit in part of the range of frequencies of other males.

The information available allows us to compare variation of song traits of *C. thalassinus* with other Trochilinae hummingbirds. The number of elements in the song of *C. thalassinus* is small compared to the songs of *Calypte anna* (Stiles 1982), *Lampornis clemenciae* (Ficken et al. 2000), *L. amethystinus*, and *L. viridipallens*, but similar to *Eugenes fulgens* (Ornelas et al. 2002), and more complex (e.g., more elements and frequency modulation) than the static song of its congener *C. coruscans* (Gaunt et al. 1994). A characteristic present in all songs of this small sample of hummingbirds is the wide frequency range (bandwidth), although both species of the genus *Colibri* present the narrowest bandwidth (Table 1, Gaunt et al. 1994). Song complexity is not higher in those species lacking visual displays, such as *C. thalassinus*, when compared to species with complex visual displays, such as *C. anna* and *L. amethystinus*. However, these results should be seen with caution because number of elements and acoustic structure of hummingbird songs may be strongly influenced by environmental and phylogenetic features (Irwin 1988, McCracken and Sheldon 1997). These aspects can be more closely analyzed within the genus *Colibri*. When features of the song are compared between *C.*



*thalassinus* and *C. coruscans*, the two highland species of the genus (Gaunt et al. 1994), the static song of *C. thalassinus* possesses a higher number of elements. However, *C. coruscans* produces a “dynamic song” that males utter during a diving flight as part of the courtship display, absent in *C. thalassinus*. This supports Wagner’s (1954) suggestion that species lacking elaborate dynamic songs have complex static songs, and suggests that the two highland species of the genus have evolved different courtship strategies. The other two species in the genus, *C. delphinae* and *C. serrirostris* are mid-elevation and apparently territorial species (Stiles and Skutch 1989, Schuchmann 1999), but little is known about the vocalizations of these two species.

10

#### ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to J. R. Eberhard and D. E. Kroodsma for their helpful and critical comments on the manuscript. We also thank the Universidad de Costa Rica for financial support and The Organization for Tropical Studies and Estación Biológica Cuericí for logistical support.

15

## LITERATURE CITED

- Baptista, L. F. and K. L. Schuchmann. 1990. Song learning in the Anna hummingbird (*Calypte anna*). *Ethology* 84:15–26.
- Catchpole, C. K. 1982: The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. Pages 297–319 *in* *Acoustic communication in birds. Production, perception, and design features of sounds* (D. E. Kroodsma and E. H. Miller, Eds.). Academic Press, New York, USA.
- 5 Charif, R. A., S. Mitchell, and C. W. Clark. 1993. *Canary 1.1 User's Manual*. Cornell Laboratory of Ornithology. Ithaca. New York, USA.
- 10 Farabaugh, S. M. and R. J. Dooling. 1996. Acoustic communication in parrots: laboratory and field experiments of budgerigars, *Melopsittacus unulatus*. Pages 97–117 *in* *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (D. E. Kroodsma and E. H. Miller, Eds.). Cornell University Press, New York, USA.
- Feinsinger, P. 1977. Notes on hummingbirds of Monteverde, Cordillera de Tilaran, Costa Rica. *Wilson Bulletin* 89:159–64.
- 15 Ficken, M. S., K. M. Rush, S. J. Taylor, and D. R. Powers. 2000. Blue-throated Hummingbird song: pinnacle on nonoscine vocalizations. *Auk* 117:120–128.
- Gaunt, S. L. L., L. F. Baptista, J. E. Sánchez, and D. Hernández. 1994. Song learning as evidenced from song sharing in two hummingbird species (*Colibri coruscans* and *C. thalassinus*). *Auk* 111:87–103.
- 20 IRWIN, R. E. 1988. The evolutionary importance of behavioral development: the ontogeny and phylogeny of bird song. *Animal Behaviour* 36:814–824.
- Johnsgard, P. A. 1994. *Arena birds: Sexual Selection and Behavior*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.

- Kroodsma, D. 1996. Ecology of passerine song development. Pages 3–19 *in* Ecology and evolution of acoustic communication in birds (D. E. Kroodsma and E. H. Miller, Eds.). Cornell University Press, New York, USA.
- Kroodsma, D. 2004. The diversity and plasticity of birdsong. Pages 108–131 *in* Nature's music. The science of birdsong (P. Marler and H. Slabbekoorn, Eds.). Academic Press, New York.
- Marler, P. and S. Peters. 1982. Subsong and plastic song: their role in the vocal learning process. Pages 25 – 50 *in* Acoustic Communication in Birds. Production, Perception, and Design Features of Sounds (D. E. Kroodsma and E. H. Miller, Eds.). Academic Press, New York, USA.
- McCracken, K. G. and F. H. Sheldon. 1997. Avian vocalization and phylogenetic signal. *Proceedings of the Natural Academy of Science* 94:3833–3836.
- Morton, E. S. 1986. Prediction from the ranging hypothesis for the evolution of long distance signals in birds. *Behaviour* 99:65–86.
- Ornelas, J. F., C. Gonzáles, and J. Uribe. 2002. Complex vocalizations and aerial displays of the Amethyst-throated Hummingbird (*Lampornis amethystinus*). *Auk* 119:1141–1149.
- Richards, D. G. and R. H. Wiley. 1980. Reverberation and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: Implications for animal communication. *American Naturalist* 115:381–399.
- Schuchmann, K. L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). Pages 468–680 *in* Handbook of Birds of the World. Vol. 5. Barn Owls to Hummingbirds (J. Del Hoyo, A. Elliott, and J. Sargatal, Eds.). Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Searcy, W. A. and M. Andersson. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:507–533.
- Searcy, W. A. and K. Yasukawa. 1983. Sexual selection and red-winged blackbirds. *American Scientist* 71:166–174.

Skutch, A. F. 1967. Life histories of Central American highland birds. Nuttall Ornithological Club No. 7. Cambridge, Massachusetts.

Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica. Distribution and ecology. Bulletin of the American Museum of Natural History 128:1–430.

5 Smith, W. J., J. Pawlukiewicz, and S. T. Smith. 1978. Kinds of activities correlated with singing patterns of the Yellow-throated Vireo. *Animal Behaviour* 26:862–884.

Stiles, F. G. 1982. Aggressive and courtship displays of the male Anna's Hummingbird. *Condor* 84:208–225.

10 Stiles, F. G. and A. F. Skutch. 1989. A guide to the birds of Costa Rica. Cornell University Press, New York.

Wagner, H. O. 1954. Versuche einer analyse der kolibribalz. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 11:182–212.

Wolf, L. L. 1976. Avifauna of the Cerro de la Muerte region Costa Rica. *American Museum Novitates* 2606:1–37.

Table 1. Average, standard deviation (SD), and coefficient of variation (CV) of high frequency (HF), low frequency (LF), bandwidth ( $\Delta F$ ), peak frequency (PF), and time duration ( $\Delta T$ ) for the complete song of 19 males of *Colibri thalassinus* at the Cuericí study site.

	HF(kHz)	LH (kHz)	$\Delta F$ (kHz)	PF (kHz)	$\Delta T$ (s)
<b>Average</b>	9.94	3.91	6.04	6.03	0.14
<b>SD</b>	2.30	0.67	2.66	0.73	0.07
<b>CV</b>	23.17	17.10	43.99	12.46	54.29
<b>Range</b>	9.16 – 17.44	2.14 – 4.10	5.47 – 14.63	4.96 – 7.27	0.44 – 0.90

Table 2. Results of Analyses of Variance (MANOVA) on five variables of the song among 19 males of *C. thalassinus*. The variables included are: highest frequency (HF), lowest frequency (LF), frequency range ( $\Delta F$ ), peak frequency (PF), and song span ( $\Delta T$ ).

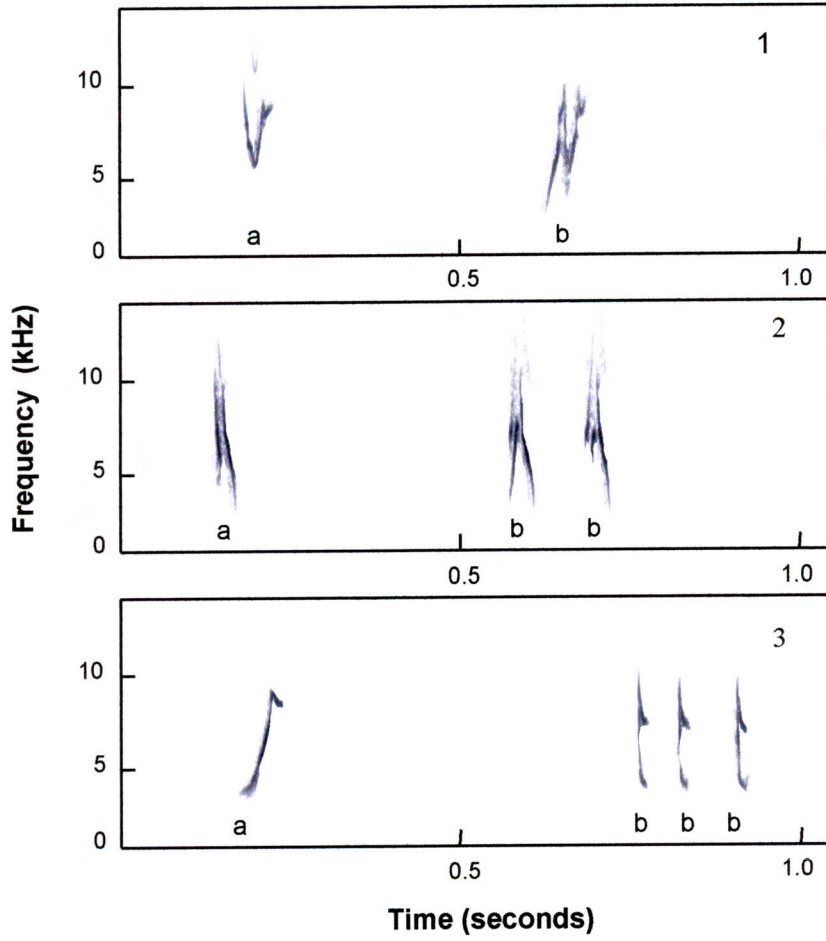
Variable	F values	df	P
HF	77.56	18, 76	< 0.0001
LF	57.64	18, 76	< 0.0001
$\Delta F$	76.20	18, 76	< 0.0001
PF	6.32	18, 76	< 0.0001
$\Delta T$	47.27	18, 76	< 0.0001

### Figure caption

Fig. 1. Spectrograms showing the variation in number of elements and structural characteristics of elements and songs of three males of *C. thalassinus*. The element (a) was present only once, at the beginning of each male's song, while the presence of the element (b) varied from one to

5 three in songs of different males.

Figure 1



5

10

15

20

25