

# Descripción y conservación de las comunidades de aves de bosque tropical del oriente de Guatemala

Alexis Cerezo Blandón<sup>1</sup>, Juan Fernando Hernández<sup>2</sup>, Miguel Ramírez<sup>3</sup>, Antonio López<sup>3</sup>, Obdulio Javier<sup>3</sup>, Silja Ramírez<sup>4</sup>, Raiza Barahona<sup>5</sup>, Kathya Mejía<sup>6</sup>

<sup>1</sup> Director de Investigaciones Biológicas, Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación. a.cerezo@fundaeco.org.gt.

<sup>2</sup> Investigador, Departamento de Ecología, Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala

<sup>3</sup> Investigador, Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación

<sup>4</sup> Coordinador del Programa Marino Costero, Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación

<sup>5</sup> Coordinador Biológica de Parques Metropolitanos, Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación

<sup>6</sup> Coordinador de la Unidad de Sistemas de Información Geográfica, Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación

## Resumen

La eficacia de las áreas protegidas para la conservación depende del conocimiento de los patrones regionales de diversidad. Este estudio describe las comunidades de aves de bosque tropical del oriente de Guatemala y su estado actual de conservación. Se muestrearon 26 sitios con redes y/o puntos de conteo en ocho reservas, en todo el gradiente altitudinal (0-1300 m.s.n.m). Se detectaron 199 especies (38 familias y 13 órdenes), siendo 29 especies migratorias neárticas. La riqueza de especies fue mínima en bosques inundables (promedio para capturas =  $21.0 \pm 8.8$ , promedio de conteos para especies de estratos inferiores (no dosel) =  $17.7 \pm 6.4$ ; promedio de conteos para especies de dosel =  $26.0 \pm 7.0$ ), aumentando rápidamente en los no inundables, para mantenerse relativamente constante en el intervalo altitudinal, con valores máximos a elevaciones bajas-medias (100-500 m.s.n.m) (promedio para capturas =  $34.5 \pm 4.8$ , promedio de conteos para especies de estratos inferiores (no dosel) =  $38.3 \pm 6.0$ ; promedio de conteos para especies de dosel =  $34.5 \pm 7.9$ ). Las cimas montañosas fueron más singulares, con especies típicas de bosques nubosos al oeste de la región estudiada. Según los análisis multivariados, la estructura de las comunidades de aves estuvo fuertemente asociada a la variación altitudinal, definiéndose cinco comunidades relativamente distintivas: 1) bosques inundables; 2) 0-100 m.s.n.m. (no inundables); 3) 100-400 m.s.n.m., 4) 400-800 m.s.n.m.; 5) 800-1300 m.s.n.m. Esta información, complementada con aquella de otros grupos taxonómicos, puede servir para re-evaluar la zonificación en áreas protegidas o definir áreas prioritarias para la conservación en la región.

**Palabras clave:** análisis multivariado, bosque tropical, diversidad beta, gradiente altitudinal, Guatemala, prioridad de conservación, riqueza de especies.

## Abstract

The effectiveness of protected areas for biodiversity conservation depends on knowledge of regional diversity patterns. This study describes the tropical forest avian communities of eastern Guatemala and, based on these studies, comments their current state of conservation. Twenty six (26) sites were sampled with mist nets and/or point counts, in 8 regional reserves, encompassing the entire elevational gradient (0-1300 m.a.s.l.). One hundred and ninety-nine (199) species (38 families and 13 orders), were detected, and 29 species were Nearctic migrants. Species richness was minimal in seasonally-flooded forests (average for captures =  $21.0 \pm 8.8$ , average from counts for species of lower strata (“no dosel”) =  $17.7 \pm 6.4$ ; average from counts for canopy

species (“dosel”) =  $26.0 \pm 7.0$ ), quickly increasing in non-flooded forests, and was relatively constant along the elevational gradient, peaking at intermediate elevations (100-500 m.a.s.l.) (average for captures =  $34.5 \pm 4.8$ , average from counts for species of lower strata (“no dosel”) =  $38.3 \pm 6.0$ ; average from counts for canopy species =  $34.5 \pm 7.9$ ). Mountaintops were the most singular, with many species typical of cloud forest found to the west of the study region. Based on multivariate analyses, bird community structure was strongly associated to altitudinal variation, and we defined five relatively distinct communities: 1) seasonally-flooded forests; 2) 0-100 m.a.s.l. (non-flooded); 3) 100-400 m.a.s.l.; 4) 400-800 m.a.s.l.; 5) 800-1300 m.a.s.l. This information, complemented with information from other taxonomic groups, can help to re-evaluate protected area zonification schemes or define priority conservation areas.

**Key words:** altitudinal gradient, beta diversity, conservation priority, Guatemala, multivariate analysis, species richness, tropical forest.

**Cita:** Cerezo, A., Hernández, J.F., Ramírez, M., López, A., Javier, O., Ramírez, S., Barahona, R. y Mejía, K. (2019). Descripción y conservación de las comunidades de aves de bosque tropical del oriente de Guatemala. *Revista Yu'am* 3(5): 21-41

**Recibido:** 1/8/2018    **Aceptado:** 26/12/2019    **Publicado:** 1/3/2019

## Introducción

A raíz del creciente impacto humano sobre los recursos naturales, los sistemas nacionales o internacionales de áreas protegidas son indispensables para la conservación de la biodiversidad, (Kerr, 1997; Pimm et al., 2001; DeFries, Hansen, Newton y Hansen, 2005; Hansen y DeFries, 2007; Joppa, Loarie y Pimm, 2008; Jenkins y Joppa, 2009). Sin embargo, la eficacia de las reservas para cumplir con su objetivo de conservación depende de un conocimiento relativamente detallado de los patrones regionales de la diversidad biológica (Scott, Csuti, Jacovi y Caicco, 1990; Kerr, 1997; Su, Debinski, Jakubauskas y Kindscher, 2004). Las técnicas de selección de reservas son no aconsejables sin el conocimiento de las distribuciones de las especies que permitan la priorización de áreas para la conservación (Pressey, Humphries, Margules, Vane-Wright y Williams, 1993). Adicionalmente, las estrategias de conservación recientemente han adoptado al concepto de la conservación orientada al ecosistema, focalizándose no sólo en el número de especies sino también en el grado de similitud o singularidad de las comunidades bióticas (Simberloff, 1998; Su et al., 2004).

La región oriental o caribeña de Guatemala, y en particular el departamento de Izabal, caracterizado por bosque tropical húmedo, es un área importante para la conservación biótica de Guatemala, con 11 reservas públicas legalmente declaradas y dos en proceso de declaratoria (Figura 1, CHM Guatemala

2009). Posee una alta diversidad biológica (Cano, 2006), y es un centro de endemismo para varios grupos taxonómicos, incluyendo las ranas terrestres del género *Craugastor* y otros anfibios (Smith, 2005; Union Internacional para la Conservación de la Naturaleza [IUCN, por sus siglas en inglés], 2006), palmas del género *Chamaedorea* (Standley y Steyermark, 1958; Henderson, Galeano y Bernal, 1995) y coleópteros (familias Passalidae y Scarabeidae, Schuster y Cano (2006)). Con respecto a su riqueza avifaunística, se reportan 484 especies, que corresponde aproximadamente al 66 % de todas las aves reportadas para Guatemala, en una extensión de apenas el 18 % de la superficie del país (Eisermann, 2001; Cerezo *et al.*, 2005; Eisermann y Avendaño, 2006; Cerezo *et al.*, 2012; FUNDAECO, datos no publicados). Se registran 384 especies de aves con hábitos principalmente terrestres, de las cuales 51 se consideran endémicas regionales (según Stotz *et al.*, (1996)) y/o mesoamericanas (según Howell y Webb (1995) y Stotz *et al.* (1996)). Ciento cinco (105) especies se encuentran registradas bajo algún grado de amenaza a nivel nacional (CONAP 2009) y 21 especies a nivel internacional (IUCN 2018). La región también es importante para las aves migratorias que invernan en el Neotrópico: se han reportado 154 especies de aves migratorias neárticas, de las cuales 127 son residentes invernales regulares y 36 de éstas dependen del bosque tropical lluvioso como hábitat principal de hibernación (Eisermann, 2001; Cerezo, Ramírez, Enrique, Weber y Bucklin, 2005; Eisermann y Avendaño, 2006; Cerezo, Robbins y Dowell, 2009; Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación [FUNDAECO], datos no publicados).

**Tabla 1**

*Sitios muestreados con redes de captura (1a) y/o puntos de conteo (1b).*

1a	Localidad	Código
1	Punta de Manabique	BI-000-MA1
2	Punta de Manabique	BI-000-MA2
3	Punta de Manabique	BI-000-MA3
4	Sarstún	BI-000-SA1
5	Sarstún	B-000-SA2
6	Cerro San Gil	B-000-SG1
7	Chocón Machacas	B-000-CM1
8	Chocón Machacas	B-000-CM2
9	Cerro San Gil	B-050-SG2
10	Cerro San Gil	B-050-SG3
11	Sarstún	B-100-SA3
12	Cerro San Gil	B-100-SG4
13	Sierra Caral	B-200-CA1
14	Chocón Nacional	B-250-CN1
15	Cerro San Gil	B-250-SG5
16	Cerro San Gil	B-350-SG6
17	Sierra Santa Cruz	B-350-SC1
18	Sierra Santa Cruz	B-350-SC2
19	Cerro San Gil	B-500-SG7
20	Selempín (S. de las Minas)	B-600-SE3
21	Selempín (S. de las Minas)	B-650-SE2
22	Cerro San Gil	B-750-SG8
23	Cerro San Gil	B-950-SG9
24	Cerro San Gil	B-1050-G10
25	Cerro San Gil	B-1250-G11
26	Sierra Caral	B-1300-CA2

1b	Localidad	Código
1	Punta de Manabique	BI-000-MA1
2	Punta de Manabique	BI-000-MA2
3	Sarstún	BI-000-SA1
4	Sarstún	B-000-SA2
5	Chocón Machacas	B-000-CM1
6	Chocón Machacas	B-000-CM2
7	Sarstún	B-100-SA3
8	Sierra Caral	B-200-CA6
9	Chocón Nacional	B-200-CN1
10	Cerro San Gil	B-300-SG1
11	Sierra Santa Cruz	B-350-SC1
12	Cerro San Gil	B-550-SG2
13	Cerro San Gil (este)	B-600-SGE3
14	Cerro San Gil (oeste)	B-600-SGO4
15	Sierra Caral	B-700-CA5
16	Sierra Santa Cruz	B-700-SC2
17	Cerro San Gil	B-750-SG5
18	Sierra Caral	B-850-CA2
19	Sierra Caral	B-1000-CA4
20	Cerro San Gil	B-1100-SG6
21	Sierra Caral	B-1250-CA1

El presente estudio pretendió: 1) describir los patrones de variación de la diversidad avifaunística de la región oriental de Guatemala y 2) comentar el estado actual de conservación para este grupo taxonómico en base al actual sistema de reservas. Otros estudios realizados en la Reserva Protectora de Manantiales Cerro San Gil (Cerezo y Ramírez, 2001; Cerezo et al., 2005; Figura 1) indicaron que la variación en las comunidades de aves está determinada principalmente por la variación ambiental expresada en el gradiente altitudinal, y en el presente trabajo extendemos esta hipótesis a toda la región de estudio, incorporando adicionalmente la variación debida al grado de inundación de los bosques.

## Metodología

### Área y sitios de estudio

Entre 2000 y 2003, en los meses de febrero, marzo y abril, muestreamos 26 sitios de bosque tropical con al menos uno de dos métodos de monitoreo (capturas y conteos) en 8 áreas protegidas de la región de estudio (departamento de Izabal), abarcando todo el estrato altitudinal (0–1300 m.s.n.m., Figura 1, (Tabla 1). Estas fueron: 1) Cerro San Gil; 2) Sierra Santa Cruz; 3) Chocón Nacional; 4) Sierra de las Minas; 5) Río Sarstún; 6) Sierra Caral; 7) Punta de Manabique; 8) Chocón Machacas (Figura 1). Estas áreas protegidas abarcan

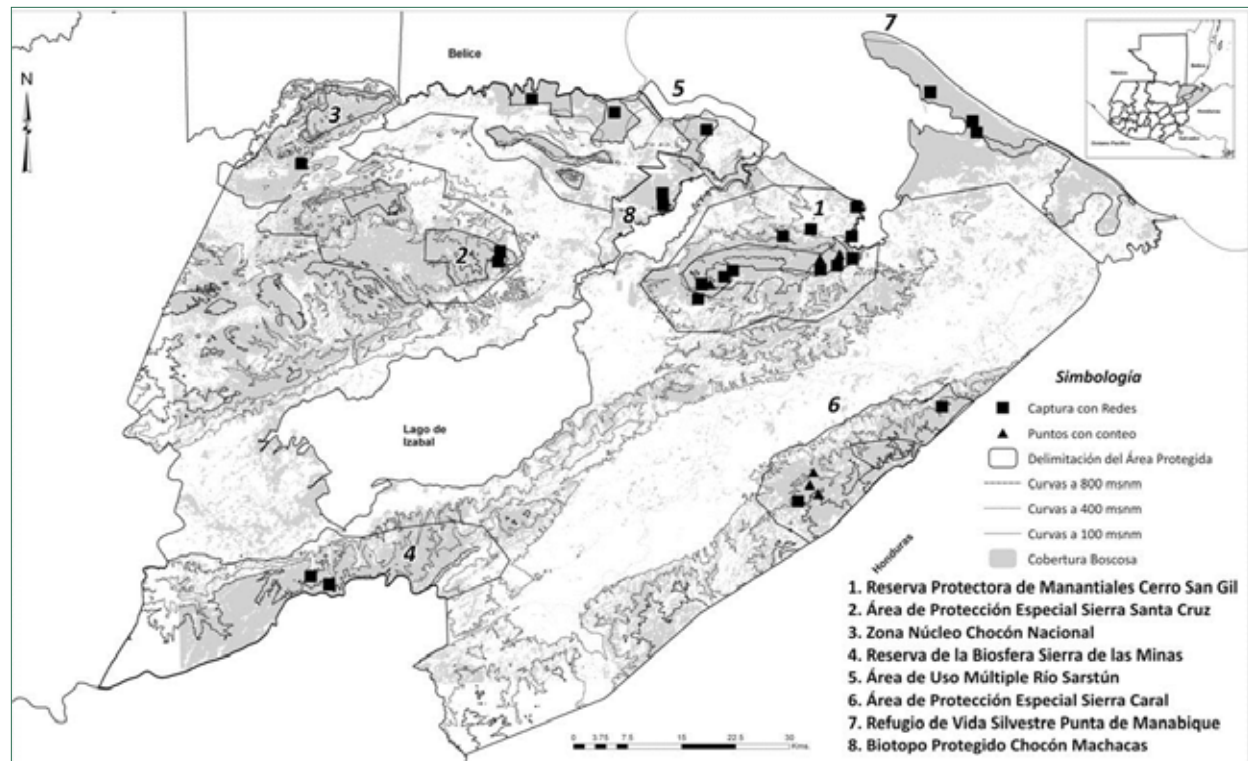


Figura 1. Región de estudio y localización de los sitios de muestreo. Las áreas protegidas son, de acuerdo al orden numérico: 1) Cerro San Gil; 2) Sierra Santa Cruz; 3) Chocón Nacional; 4) Sierra de las Minas; 5) Río Sarstún; 6) Sierra Caral; 7) Punta de Manabique; 8) Chocón Machacas.

aproximadamente un 46 % de la superficie de la región de estudio (departamento de Izabal). La región es cálida y lluviosa: se caracteriza por una precipitación media anual de 3 461; desv. estándar 600 mm, y la temperatura media es de 26.5; desv. estándar 0.3 °C (datos para el intervalo de años 1990-2008, INSIVUMEH (2010)). Aproximadamente un 75 % de la superficie del área del departamento está bajo algún régimen de protección y está cubierta por Bosque Húmedo del Atlántico Centroamericano, de acuerdo a la clasificación por ecorregiones (Olson, 2001).

El código indica si el sitio es bosque inundable (BI) o no inundable (B), la elevación aproximada en m.s.n.m., el área protegida y número de sitio.

### Muestreo de las comunidades de aves

Las comunidades de aves fueron muestreadas con los métodos de captura con redes de niebla y puntos de conteo (Ralph, Geupel, Pyle, Martin, DeSante y Milá, 1996). La captura consistió en la colocación de 12 o 16 redes de niebla (12 × 2.5

m), a aproximadamente 50-75 m de distancia una de la otra, esparcidas de tal forma que abarcaran un área de aproximadamente 5 hectáreas. Se operaron las redes del amanecer hasta el atardecer (de 6:30 a 16:30 h) durante tres días en cada sitio, y las redes fueron revisadas cada media hora. Las aves capturadas fueron identificadas hasta especie, anilladas y se tomaron datos de edad, sexo y medidas morfométricas, previo a su liberación. En total, 26 sitios fueron evaluados por medio de redes de captura (Tabla 1).

Para muestrear las comunidades de aves por puntos de conteo, en cada localidad se marcaron 10 puntos a 100 metros de distancia entre puntos. A partir de las 6:00 h, en dos mañanas consecutivas de la captura con redes, se relevó cada punto durante 5 minutos y se tomó nota de: 1) las especies identificadas visual o vocalmente dentro y fuera de un radio de 30 m; 2) de ser observada, la actividad de la especie y; 3) el número de individuos de la especie. En total, 21 sitios fueron evaluados por medio de puntos de conteo (Tabla 1).



## Análisis estadístico

A partir de los datos de capturas y conteos, se construyeron dos matrices de especies (filas) y sitios (columnas). Dado que el esfuerzo de captura en algunos sitios (12 redes, 360 horas/red) fue menor que en otros (16 redes, 480 horas/red), se utilizaron curvas de acumulación de especies (Colwell y Coddington, 1994) para estimar el número de especies esperadas en los sitios muestreados con 12 redes para un esfuerzo correspondiente al monitoreo con 16 redes (Apéndice 2). Específicamente, se ajustó una curva a las curvas de acumulación de especies, se obtuvo la ecuación de predicción de cada curva, y con la ecuación se estimó el número de especies correspondiente al esfuerzo realizado con 16 redes. Para las capturas, los datos de abundancia por especie fueron divididos por el total de individuos por sitio, por lo que los datos por especie fueron abundancias relativas (la proporción del total de individuos capturados). Los datos de puntos de conteo por especie y sitio consistieron en la frecuencia de detección (constancia) en los diez puntos de muestreo (proporción de los 10 puntos en los que fue detectada la especie). Los datos de constancia correspondientes a las dos repeticiones fueron promediados por especie y sitio.

Para describir la variación en la composición de las comunidades de aves en la región, se utilizaron los análisis multivariados de agrupación jerárquica y correspondencia rectificado (Legendre y Legendre, 1998). El análisis de agrupación jerárquica se basó en el cálculo de una matriz de similitud (o distancia) entre unidades experimentales con el índice cuantitativo de Sorensen y el método de agrupación del “vecino más lejano” (Jongman, TerBraak y Van Tongeren, 1995; Legendre y Legendre, 1998). Este análisis procede sucesivamente agrupando los sitios similares hasta que se combinan en un solo dendrograma. El análisis es jerárquico en el sentido de que las agrupaciones grandes están compuestas por agrupaciones pequeñas (Gauch, 1982, Legendre y Legendre, 1998). Este método no provee ninguna medida directa de la diversidad  $\beta$  pero puede ser utilizado para inferir el número de distintas comunidades presentes (Jongman et al., 1995). Adicionalmente, reportamos los valores de similitud promedio de Sorensen (Magurran, 1988) para todos los sitios, generados a partir de la matriz de similitud utilizada para el análisis de agrupación.

El método de ordenación rectificado o análisis de correspondencia sin tendencia (DCA, por las siglas del nombre en inglés, “detrended correspondence analysis”) consiste en un ordenamiento según el análisis de los autovalores de la matriz de covarianza o correlación, calculada a partir de la matriz de especies  $\times$  sitios. A diferencia del análisis de componentes principales y el análisis de correspondencia, el DCA rectifica la aglomeración de datos generada por el efecto de arco, dándole una nueva escala a los ejes (Ludwig y Reynolds, 1988; Legendre y Legendre, 1998). Los valores de los sitios a lo largo de los ejes proveen un índice de la composición de especies y un valor de afinidad de las especies a los sitios (Lieberman, Lieberman, Peralta y Hartshorn, 1996). Los análisis multivariados se realizaron con PC-ORD 5.0 (McCune y Mefford, 1999). Para los análisis multivariados se usaron los datos de 12 y 16 redes. El esfuerzo con 12 redes fue considerable, correspondiendo al 75% del esfuerzo con 16 redes. Además, la mayoría de individuos y especies son capturados en la parte inicial del muestreo, acumulando muy pocas nuevas especies en la parte final del muestreo. Por último, los análisis multivariados son robustos a la presencia de especies raras, especialmente el DCA. Por lo tanto, operamos bajo el supuesto de que los sitios con 12 redes eran lo suficientemente representativos como para mostrar patrones generales similares a aquellos sitios con 16 redes.

Para poner a prueba esta suposición, comparamos la abundancia relativa de las 51 especies más abundantes (que constituyeran al menos un 0.5% de las capturas) entre los sitios con 12 redes y los sitios con 16 redes. Para cada uno de los sitios con 12 redes (dos sitios individuales y dos promediados de la localidad “Selempín”), las comparaciones se realizaron con sitios a elevaciones iguales o similares. Por la diferencia en el número de redes, la abundancia relativa fue calculada dividiendo el número de individuos de cada especie por el total de individuos capturados en cada sitio. Los datos por lo tanto consistieron en proporciones de individuos por especie. Para suponer que los sitios con 12 redes y sitios con 16 redes fuesen comparables, se realizó una prueba de hipótesis, donde se comparó la diferencia en la abundancia relativa de estas 51 especies entre sitios con 12 y 16 redes. De no haber diferencia en la abundancia relativa entre sitios con 12 o 16 redes, el promedio debería ser 0, por lo que la hipótesis nula en las pruebas fue que la diferencia efectivamente

**Tabla 2**

*Características de las comunidades de aves y de la cobertura boscosa en los cinco estratos altitudinales.*

Estrato	Spp	Spp. ex.	Sim. prom	Max. abund	Área (ha)	Prop. área	Núcleo (ha)	Prop. núcleo	Tfrag (ha)
Inund.	33.0	1.50	0.33	18.0	23 454.6	0.47	5 480.6	0.23	41
0-100	86.0	3.50	0.51	22.5	43 410.6	0.13	8 467.2	0.20	46
100-400	101.0	7.00	0.55	35.5	48 456.0	0.36	15 587.2	0.32	118
400-800	91.5	4.50	0.53	31.5	33 185.6	0.61	16 135.8	0.49	192
800-1300	88.0	13.00	0.45	38.0	8 609.3	0.74	6 107.9	0.71	211

es 0 ( $H_0 = 0$ ). En ninguna de las pruebas se logró rechazar la hipótesis nula de que la diferencia media fuese igual a 0 (Apéndice 3), concluyendo que las abundancias relativas para estas 51 especies no eran diferentes entre sitios con 12 y 16 redes.

Una vez definidas las comunidades de aves, se calculó una serie de medidas relacionadas con las comunidades de aves y otras con la cantidad y grado de fragmentación del hábitat (bosque tropical maduro) disponible para cada comunidad (Tabla 2). Los criterios relacionados con las comunidades de aves fueron: número de especies (Spp); número de especies exclusivas (Spp. ex.); similitud promedio (Sim. prom.); número de especies que alcanzan su mayor abundancia en el estrato (Max. abund.) (promedios de los dos métodos de monitoreo). Las variables asociadas a la cobertura boscosa fueron: cobertura boscosa absoluta (ha) (Área); cobertura boscosa relativa ( $100 \times [\text{área boscosa} / \text{área total del estrato}]$ ) (Prop. área); cobertura boscosa dentro de zona núcleo (ha) (Núcleo); porcentaje de cobertura boscosa dentro de zona núcleo ( $100 \times [\text{área boscosa dentro de zona núcleo} / \text{área total del estrato}]$ ) (Prop. núcleo); tamaño medio de fragmentos (ha) (Tfrag). Los valores asociados a la cobertura boscosa fueron calculados a partir de una clasificación de una imagen Landsat TM del 2001, con el programa ArcGis y su extensión Patch Analyst.

Los criterios relacionados con las comunidades de aves son: número de especies (Spp); número de especies exclusivas (Spp. ex.); similitud promedio (Sim. prom.); número de especies que alcanzan su mayor abundancia en el estrato (Max. Abund) (promedios de los dos métodos de muestreo). Las variables asociadas a la cobertura boscosa son: cobertura boscosa absoluta (ha) (Área); cobertura boscosa relativa ( $100 \times [\text{área boscosa} / \text{área total del estrato}]$ ) (Prop. área); cobertura boscosa dentro de

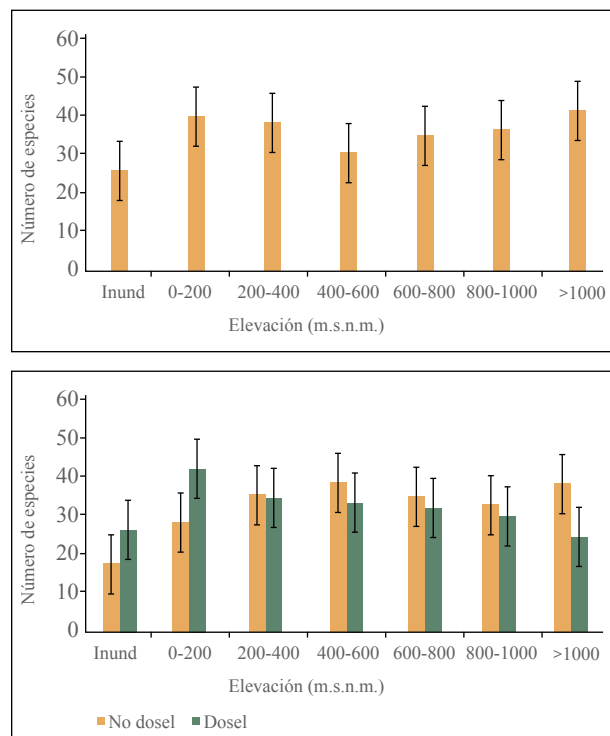
zona núcleo (ha) (Núcleo); porcentaje de cobertura boscosa dentro de zona núcleo ( $100 \times [\text{área boscosa dentro de zona núcleo} / \text{área total del estrato}]$ ) (Prop. núcleo); tamaño medio de fragmentos (ha) (Tfrag).

## Resultados y discusión

En total, registramos 199 especies pertenecientes a 38 familias y 13 órdenes (Apéndice 1) por los dos métodos de monitoreo, que correspondieron al 60.8 % de las especies listadas para la región que están asociadas a ambientes boscosos (327 especies, según Stotz, Fitzpatrick, Parker y Moskovitz (1996), Ponciano (1998), Eisermann (2001), Cerezo et al. (2005) y Eisermann y Avendaño (2006)). Con respecto a las especies reportadas para la región que son dependientes de bosques tropicales bajo y montano (Stotz et al., 1996), se detectaron 162 de 207 especies, lo que corresponde a una representatividad del 78.3 %. Veintinueve (29) especies fueron migratorias neárticas que permanecen en la región durante el invierno norteño (Howell y Webb, 1995).

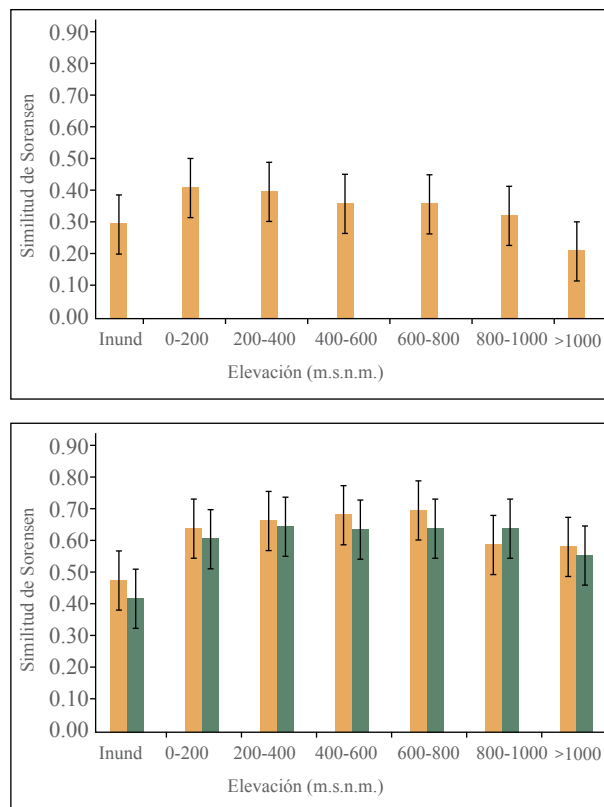
Con las redes de niebla se muestrearon los estratos inferiores de bosque, y los puntos de conteo muestrearon todos los estratos. Por lo tanto, los resultados de los puntos de conteo para la riqueza y similitud de especies se muestran separados en especies de niveles inferiores del bosque (NO DOSEL) y especies asociadas al dosel (DOSEL) (Figuras 2b y 3b). Con respecto a la riqueza y para ambos métodos de muestreo, los sitios evaluados en comunidades de bosque parcialmente inundado (BI) tuvieron los menores números de especies. A partir de los sitios no inundados, la riqueza aumentó y alcanzó sus valores más altos a elevaciones bajas-medias, alrededor de los 200 a 350 m.s.n.m., bajando levemente a valores intermedios en las mayores elevaciones para las especies de dosel en

los puntos de conteo (Figura 2b). Tanto los datos de capturas y puntos de conteo para las especies de niveles inferiores del bosque (NO DOSEL) indican que el número de especies se mantuvo relativamente constante a partir del valor máximo alcanzado alrededor de los 300 m.s.n.m., con una leve reducción en los sitios de mayores elevaciones (Figura 2b).



**Figura 2.** Número de especies registradas de acuerdo a la variación en la elevación y el sitio de muestreo, capturas (a) y conteos (b). Los resultados de conteos se separan en especies de estratos inferiores al dosel (NO DOSEL) y especies de dosel (DOSEL).

Con respecto al grado de similitud entre los sitios, aquellos en los extremos altitudinales mostraron ser los más singulares (Figura 3), pero los sitios a mayores elevaciones, por arriba de los 800 m.s.n.m., fueron mucho más singulares, con valores mínimos de similitud de 0.23 y 0.57 para capturas y conteos respectivamente, en el caso del sitio a 1200 m.s.n.m. en Sierra Caral (B1300CA2, capturas; B1200CA1, Fig. 1). Los sitios a elevaciones medias tuvieron la mayor similitud promedio de todo el intervalo altitudinal (Figura 3a y b).



**Figura 3.** Similitud de Sorensen promedio de acuerdo a la variación en la elevación y el sitio de muestreo para las capturas (a) y conteos (b).

El análisis de agrupación jerárquica para las capturas (Figura 4a) mostró una separación inicial de los sitios de bosque inundable (BI000's), seguida por los sitios a mayores elevaciones, entre los 950 y 1300 m.s.n.m. Para los conteos (Figura 4b), los sitios a elevaciones cercanas al nivel del mar (B000's) y entre los 100 o 150 m.s.n.m. estuvieron más asociados a aquellos inundados, pero dentro de este grupo, los sitios en bosques inundados se separaron de los demás. La separación entre sitios de mayores elevaciones y aquellos a elevaciones entre los 150 y 700 m.s.n.m. fueron evidentes también para conteos, con algunas excepciones (Figura 4b). En base a esto resultados, se definieron 5 comunidades de aves en la región, en función de la variación altitudinal: 1) bosques inundables; 2) bosques entre el nivel del mar y aproximadamente 100 m.s.n.m.; 3) bosques entre 100 y 400 m.s.n.m.; 4) bosques entre 400 y 800 m.s.n.m.; 5) bosques a elevaciones mayores a los 800 m.s.n.m. Además, para cada estrato altitudinal, se calculó una serie de variables ambientales para evaluar el grado de conservación del bosque para estas comunidades (Tabla 2).

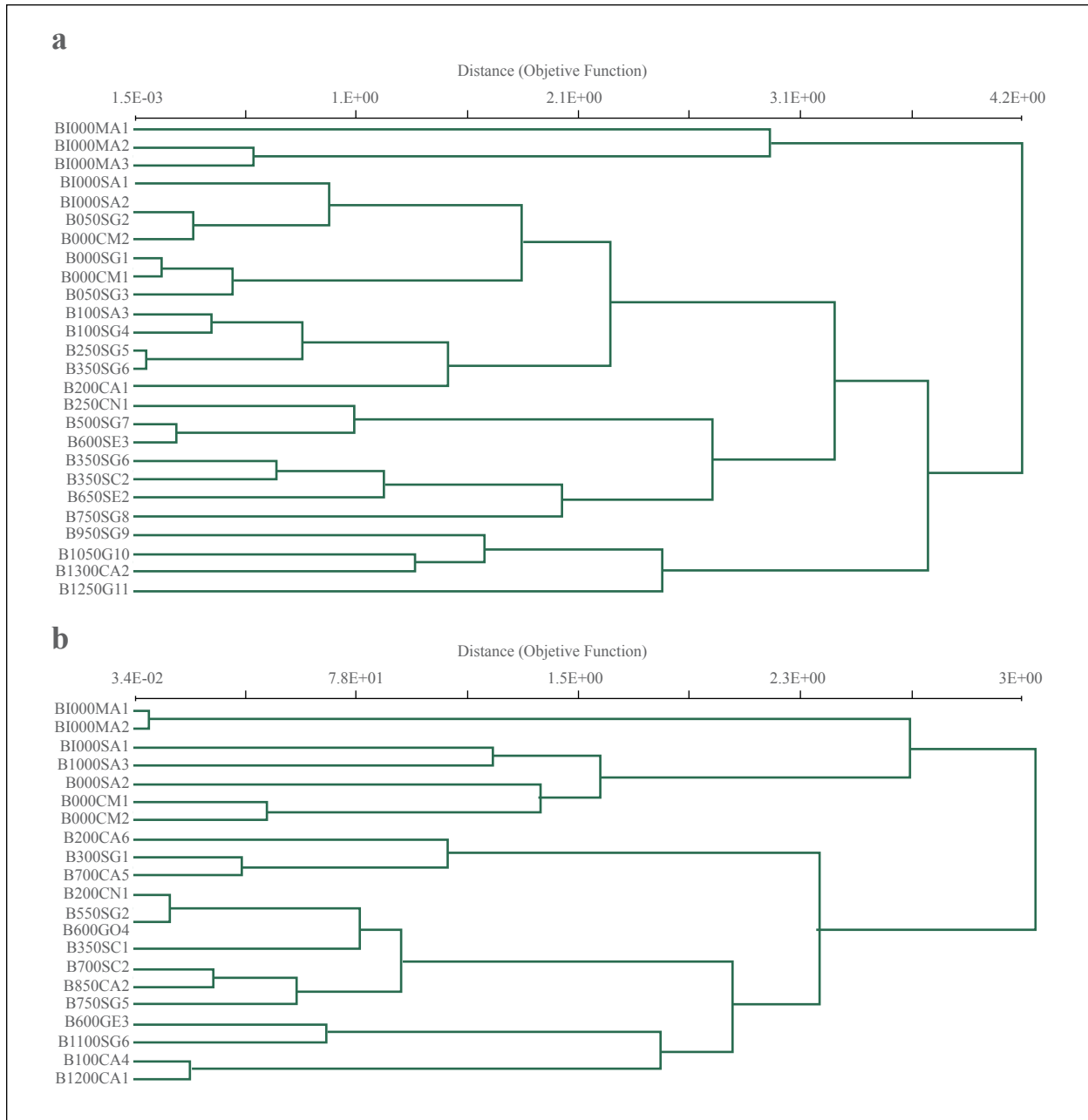


Figura 4. Análisis de agrupación jerárquica para las capturas (a) y conteos (b). La distancia (“Distance”) es la función objetiva de Wishart (1969).

El eje 1 del análisis de correspondencia rectificado explicó aproximadamente el 20 % de la variación en la matriz de especies  $\times$  sitios para capturas, y 22 % para conteos. Para ambos métodos, este eje mostró cambios monotónicos entre los sitios no inundables y aquellos a elevaciones hasta de aproximadamente 900 m.s.n.m., mientras que existieron cambios relativamente abruptos en la composición, particularmente entre los sitios inundables y aquellos

no inundables, y en menor grado entre los sitios en el nivel superior del estrato medio (alrededor de los 800 m.s.n.m.) y aquellos a mayores elevaciones (Fig. 5). Las correlaciones de Spearman entre los valores del eje 1 del DCA y la elevación fueron muy altas (capturas,  $r = 0.91$ ; conteos,  $r = 0.97$ , Figura 6), indicando que la elevación es una variable que estructura fuertemente a las comunidades de aves de la región.



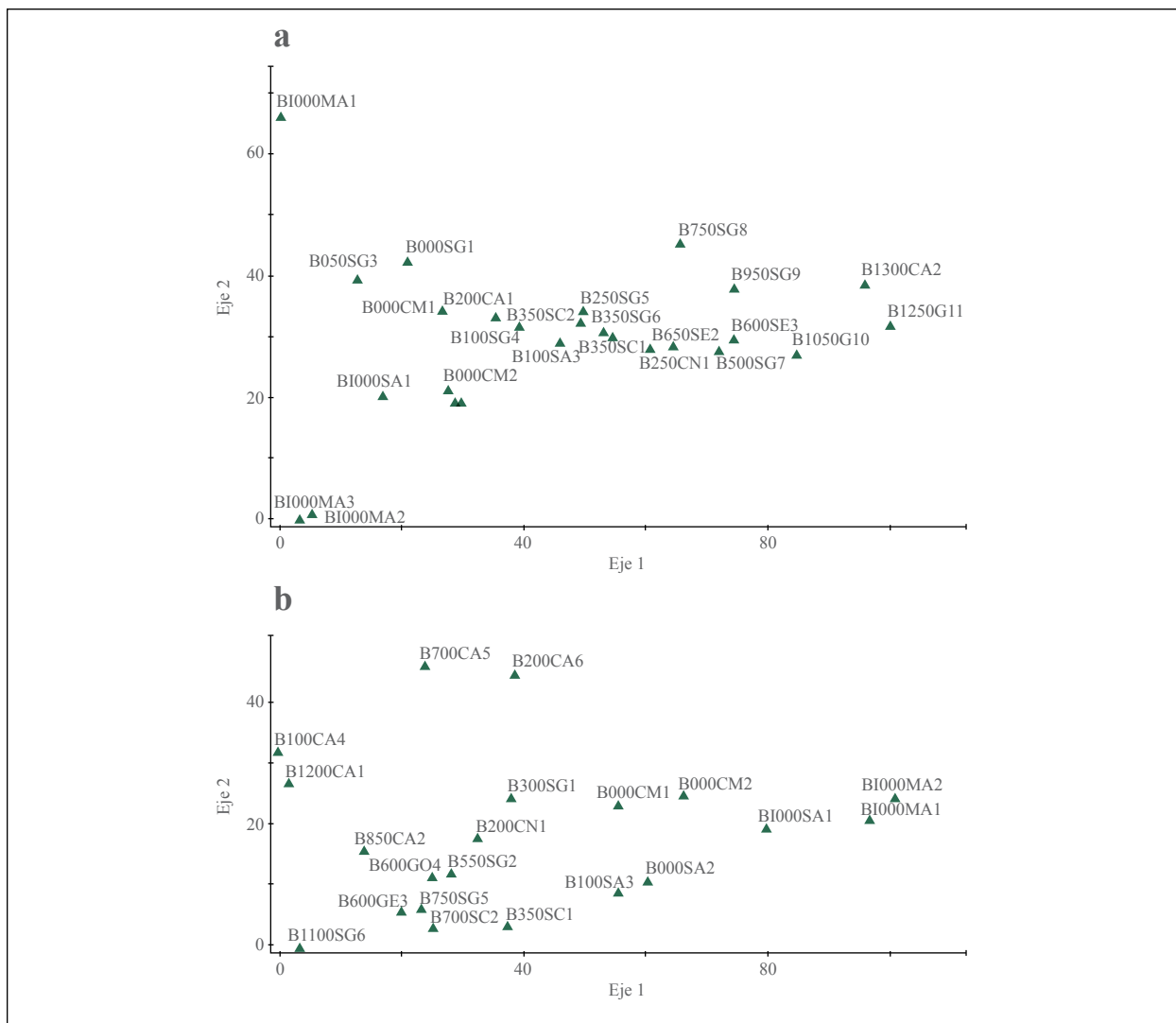


Figura 5. Análisis de correspondencia rectificado para capturas (a) y conteos (b).

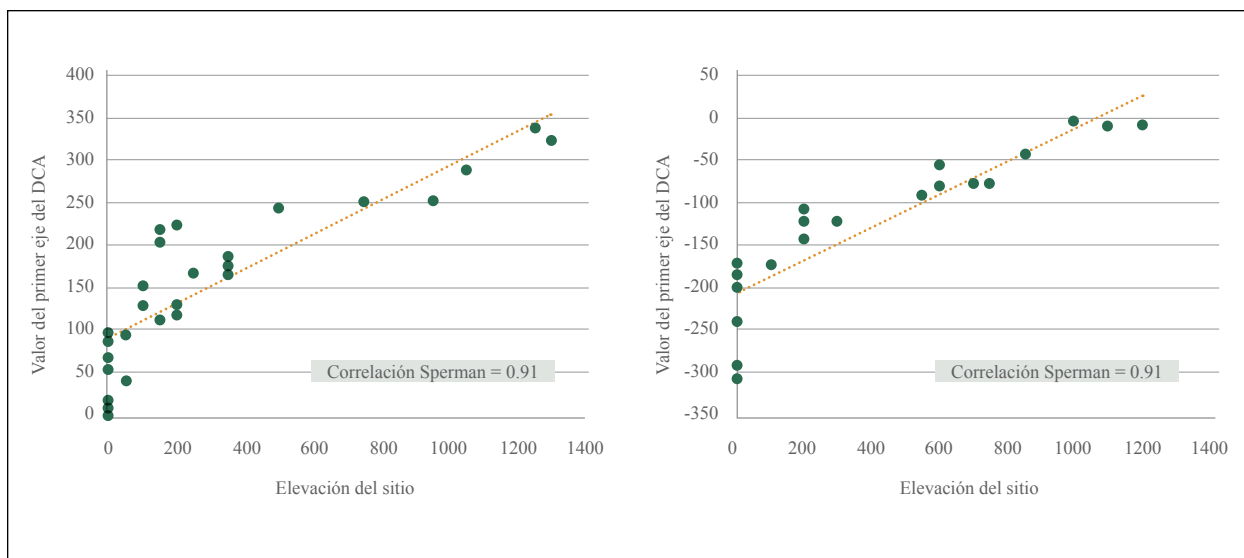


Figura 6. Correlación de Spearman entre los valores de los sitios en el eje 1 del DCA y la elevación.

Hipotetizamos que las comunidades a escala regional estarían estructuradas por la variación altitudinal, que representa el gradiente principal de variación ambiental en la región. La variación altitudinal está relacionada con la cantidad de energía disponible en los sistemas naturales, y por lo tanto con los gradientes principales de productividad primaria (Kerr y Parker, 1997; Kaspari, O'Donnell y Kercher, 2000; Aauri y de Lucio, 2001) la cual a su vez está positivamente asociada a la riqueza específica y diversidad de las comunidades bióticas (Waide et al., 1999; Mittelbach et al., 2001; Bailey et al., 2004). Los análisis en general confirmaron esta hipótesis, particularmente la alta correlación entre los puntajes de los sitios en el eje 1 del DCA y la elevación. Algunos estudios que investigaron las variaciones comunitarias en gradientes altitudinales, para aves en Mesoamérica (Young, DeRosier y Powell, 1998; Blake y Loiselle, 2000) y Sudamérica (Rahbeck, 1995, 1997; Gómez, Gómez-Bahamón, Cárdenas-Ortíz y Bayly, 2015), y otros grupos taxonómicos en el resto del mundo, han descrito este patrón, con picos de diversidad a elevaciones medias (los ya citados para aves; para mamíferos a escala mundial, McCain (2005); para briofitas, Frahm y Gradstein (1991)), comunidades más singulares en los extremos (en todos los trabajos citados), y menos diversas en sitios con cambios frecuentes, como los bosque inundables (Borges, 2004).

Con respecto a la diversidad  $\beta$  de la región estudiada (i.e., el grado de similitud de especies entre sitios), los sitios en los extremos altitudinales fueron los más singulares y los sitios a elevaciones medias fueron los más diversos y lógicamente los menos singulares, ya que su composición fue una mezcla de la avifauna típica de elevaciones medias, complementada por elementos de elevaciones mayores y menores. La diferenciación entre sitios de elevaciones intermedias ( $\pm 600$  m.s.n.m.) y de pie de monte ( $\pm 150$ -200 m.s.n.m.) por lo tanto se hizo menos clara en los análisis de agrupación jerárquica, e incluso se observó una mezcla relativamente heterogénea de sitios, en términos de elevación, entre aquellos en el intervalo altitudinal entre 150 y 800 m.s.n.m., particularmente para los puntos de conteo (Fig. 10). Alternativamente, los datos de capturas fueron más sensibles a los cambios en la estructura de las comunidades de aves, al mostrar una mayor capacidad de separación de sitios en grupos más homogéneos.

Los sitios pertenecientes a las elevaciones máximas fueron singulares debido a un alto número de especies exclusivas al estrato (Cuadro 2). La singularidad de los bosques en altas elevaciones se debió a la presencia de especies típicas de bosque nuboso (Stiles y Skutch, 1989; Howell y Webb, 1995; Stotz et al., 1996), y la existencia de bosques nubosos a elevaciones relativamente bajas se puede explicar por el denominado efecto "Massenerhebung": en montañas aisladas, los bosques nubosos se extienden a menores elevaciones que en montañas rodeadas por cadenas montañosas, debido a la retención de calor y efectos de sombras de lluvia (Grubb, 1971). Por lo tanto, regiones con la misma elevación y latitud pueden tener climas mucho más cálidos o fríos dependiendo de las cadenas montañosas circundantes (Holder, 2004). En los picos montañosos pequeños y aislados en los extremos de las cadenas montañosas (como en Cerro San Gil, Sierra Santa Cruz y Sierra Caral, Fig. 1), el límite superior del bosque tropical lluvioso típico de bajas elevaciones se encuentra entre 700 y 900 m.s.n.m. y el límite inferior del bosque montano lluvioso alrededor de los 1200 a 1600 m.s.n.m., mientras que en las cimas de las cadenas de mayor tamaño estos límites se encuentran a mayores elevaciones, aproximadamente 1200-1500 m.s.n.m. y 1800-2300 m.s.n.m., respectivamente (Grubb, 1971). Este efecto también se ha observado en otros taxa a nivel regional (pasálidos y escarabeidos (Schuster y Cano, 2005, 2006); palmas (Orozco, 2002) y murciélagos (Rodríguez, 2001) en Cerro San Gil).

Muy pocas especies que se distribuyeron exclusivamente por debajo de los 900 m.s.n.m. tuvieron distribuciones que se limitan a un solo estrato altitudinal y ninguna estuvo limitada a un solo sitio. No obstante, y a pesar de la alta similitud de los sitios de elevaciones medias y bajas-medias, sólo 5 especies (4.4 %) se distribuyeron en todo el intervalo altitudinal para las capturas y 8 especies (5.1 %) para los conteos, indicando un grado relativamente alto de recambio de especies en las comunidades de aves de la región (diversidad  $\beta$  promedio de la región para capturas= 0.36; para puntos de conteo= 0.63), íntimamente relacionada con la variación altitudinal. Este hecho y los resultados discutidos anteriormente indican que a pesar del tamaño relativamente pequeño de la región y de estar dominado por un tipo de vegetación natural (bosque tropical húmedo), esta posee una amplia variación ambiental y una rica historia biogeográfica (McVean y Schuster, 1981) que da lugar a altos niveles de diversidad  $\alpha$  y  $\beta$  en sus comunidades de aves, y probablemente de sus comunidades bióticas en general.

## Implicaciones para el manejo

Es importante mencionar que las áreas protegidas en la región (y en todo el país) fueron diseñadas básicamente con mapas de cobertura boscosa y conforme al modelo de diseño de reservas vigente en la época (finales de los años 80), que consistía en designar la porción central de una masa boscosa como “zona núcleo” o “intangible”. Dado que varias reservas consisten en picos o cadenas montañosas, este diseño conllevó a una sobrerrepresentación de las partes medias y altas de dichas montañas en las zonas núcleo (Fig. 1, Tabla 2). Por ende, los resultados presentados acá pueden ser útiles para re-evaluar este diseño en base a criterios relacionados con la biota existente y las otras fuentes importantes de variabilidad ambiental consideradas. En función de los resultados, podrían considerarse las comunidades de las partes altas las de mayor prioridad de conservación a nivel regional, en función de su singularidad y riqueza (Tabla 2). Sin embargo, si se toman en cuenta otros factores relacionados a la extensión, grado de fragmentación y categoría de conservación de los bosques en cada uno de los estratos altitudinales, las partes altas resultan ser las mejor conservadas, mientras que las más bajas (por debajo de los 400 m.s.n.m.) son las más deforestadas históricamente (en proporción a su área original), están proporcionalmente poco representadas dentro de las zonas núcleo y están más fragmentadas (Tabla 2). En función de lo descrito, el bosque entre 100 y 400 m.s.n.m. bien podría ser considerado como prioritario, en base a su representatividad, riqueza y grado de amenaza, a pesar de ser poco singular. No cabe duda de que todos estos criterios deben ser tomados en cuenta en el momento de re-evaluar la zonificación en áreas protegidas o definir áreas prioritarias para la conservación.

Por último, es importante mencionar que los métodos de monitoreo utilizados son óptimos para un subconjunto de especies de aves, y grupos como las rapaces y las aves nocturnas quedaron prácticamente excluidas. Sin embargo, y como creemos haber demostrado, estos métodos permiten la descripción de los patrones generales de variación ambiental y de las comunidades de aves, proveyendo una primera aproximación para la descripción de la variación biótica en la región, y posiblemente la re-definición de áreas prioritarias de conservación. Para tener mayor utilidad, los patrones ambientales que describimos aquí tendrían que ser complementados y confirmados con datos de otros grupos taxonómicos. Además, el análisis de priorización podría tomar en cuenta el contexto mesoamericano (e incluso continental y mundial), para proveer de información biológica de mejor calidad para las entidades encargadas de la conservación de la biodiversidad y el manejo de los recursos naturales, así como para los tomadores de decisión regionales y nacionales.

## Agradecimientos

Agradecemos a las fuentes principales de financiamiento de este trabajo, la Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación (FUNDAECO), el Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONACYT) de Guatemala, U.S. Fish and Wildlife Foundation (NFWF), y The Nature Conservancy–Tennessee Chapter. También agradecemos particularmente a Ingrid Arias, José Miguel Ponciano, y a todas las personas que participaron en los monitoreos de campo. Por último, agradecemos a Susana Perelman, del Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, por el uso del programa PC–ORD (versión 5) para los análisis multivariados.

## Literatura citada

- Atauri, J. A. y de Lucio, J. V. (2001) The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16(2): 147-159.
- Bailey, S. A., Horner-Devine, M. C., Luck, G., Moore, L. A., Carney, K. M., Anderson, S., Betrus, C. y Fleishman, E. (2004). Primary productivity and species richness: relationships among functional guilds, residency groups and vagility classes at multiple spatial scales. *Ecography* 27(2): 207-217.
- Blake, J. G. y Loiselle, B. A. (2000). Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *Auk* 117(3): 663-686.
- Borges, S. H. (2004). Species poor but distinct: bird assemblages in white sand vegetation in Jaú National Park, Brazilian Amazon. *Ibis* 146(1): 114-124.
- Cano, E. B. (Ed.). (2006). *Biodiversidad de Guatemala, Vol. 1*. Ciudad de Guatemala, Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala.

- Cerezo, A. y Ramírez, M. (2001). *Evaluación de la Avifauna del Area Protectora de Manantiales Cerro San Gil*. Ciudad de Guatemala, Guatemala: Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación.
- Cerezo, A., Ramírez, M., Enríquez Ortiz, H., Weber, D. y Bucklin, J. (2005). *Listado de campo de las aves de Cerro San Gil y alrededores*. Ciudad de Guatemala, Guatemala: Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación.
- Cerezo, A., Robbins, C.S. y Dowell, B. (2009). Uso de hábitats modificados por aves dependientes de bosque tropical en la región caribeña de Guatemala. *Revista de Biología Tropical* 57(1-2): 401-419.
- Cerezo, A., Ramírez, M., López, A., Javier, O. y Barrientos, M. (2012). *Listado Ecológico de las Aves de Izabal*. Ciudad de Guatemala, Guatemala: Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación.
- Colwell, R. K. y Coddington, J. A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 345(1311): 101-118.
- Comisión Nacional de Areas Protegidas de Guatemala (CONAP). (2009). *Listas Rojas de Fauna y Flora*. Ciudad de Guatemala: Consejo Nacional de Áreas Protegidas. <http://www.conap.gob.gt>.
- DeFries, R., Hansen, A., Newton, A. C. y Hansen, M. C. (2005). Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. *Ecological Applications* 15(1): 19-26.
- Eisermann, K. (2001). *Caracterización de la avifauna del área de protección especial Punta de Manabique, Izabal, Guatemala*. Ciudad de Guatemala, Guatemala: Fundación Mario Dary.
- Eisermann, K. y Avendaño, C. (2006). Diversidad de aves en Guatemala, con una lista bibliográfica, En E. Cano, (Ed.). *Biodiversidad de Guatemala, Vol. 1* (pp. 525-623). Ciudad de Guatemala, Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala.
- Frahm, J. P. y Gradstein, S. R. (1991). An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18(6): 669-678.
- Gauch, H. G., Jr. (1982). *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Nueva York, Nueva York, EEUU: Cambridge University Press.
- Gómez, C., Gómez-Bahamón, V., Cárdenas-Ortiz L. y Bayly, N. J. (2015). Distribution of Nearctic-Neotropical migratory birds along a South American elevation gradient during spring migration. *Wilson Journal of Ornithology* 127(2): 72-86.
- Grubb, P. J. (1971). Interpretation of the 'Massenerhebung' effect on tropical mountains. *Nature* 229(1): 44-45.
- Hansen, A. J. y Defries, R. (2007). Ecological mechanisms linking protected areas to surrounding lands. *Ecological Applications* 17(4): 974-988.
- Henderson, A., Galeano, G. y Bernal, R. (1995). *Field Guide to the Palms of the Americas*. Princeton, Nueva Jersey, EEUU: Princeton University Press.
- Holder, C.D. (2004). Rainfall interception and fog precipitation in a tropical montane cloud forest of Guatemala. *Forest Ecology and Management* 190(2-3): 373-384.
- Howell, S.N.G. y Webb, S. (1995). *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford, Reino Unido: Oxford University Press.
- Instituto Nacional de Sismología, Vulcanología, Meteorología e Hidrología (INSIVUMEH). (2010). *Datos meteorológicos de la estación Pto. Barrios, Izabal, Guatemala, para el periodo 1993-2003*. Ciudad de Guatemala. [www.insivumeh.gob.gt](http://www.insivumeh.gob.gt).
- IUCN, Conservation International and NatureServe. (2006). *Global Amphibian Assessment*. EEUU: IUCN, Conservation International and NatureServe. [www.globalamphibians.org](http://www.globalamphibians.org).
- IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2018-2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>; Downloaded on 21 August 2018.
- Jenkins, C. N. y Joppa, L. (2009). Expansion of the global terrestrial protected area system. *Biological Conservation* 142(10): 2166-2174.
- Jongman, R. H. G., Ter Braak, C. J. F. y Van Tongeren, O. F. R. (Eds.). (1995). *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Joppa, L., Loarie, S. R. y Pimm, S. L. (2008). On the protection of "protected areas". *Proceedings of the Natural Academy of Sciences-Biology*. 105: 6673-6678.
- Kaspari, M., O'Donnell, S. y Kercher, J. R. (2000). Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist* 155(18): 280-293.
- Kerr, J. T. (1997). Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology* 11(5): 1094-1100.
- Kerr, J. T. y Packer, L. (1997). Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* 385(1): 252-254.
- Legendre, P. y Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. Amsterdam, Países Bajos: Elsevier.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. y Hartshorn, G.S. (1996). Tropical forest structure and composition on the large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84(2): 137-152.
- Ludwig, J. y Reynolds, J. (1988). *Statistical Ecology. a Primer on Methods and Computing*. Nueva York, Nueva York, EEUU: John Wiley y Sons.

- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton, Nueva Jersey, EEUU: Princeton University Press.
- McCain, C. M. (2005). Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86(2): 366-372.
- McCune, B. y Mefford, M. J. (1999). *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.0*. Gleneden Beach, Oregon, EEUU: MjM Software.
- McVean, C. y Schuster, J. C. (1981). Altitudinal distribution of passalid beetles (Coleoptera, Passalidae) and Pleistocene dispersal on the volcanic chain of northern Central America. *Biotropica* 13(1): 29-38.
- Mittelbach, G. G., Steiner, C. F., Scheiner, S. M., Gross, K. L., Reynolds, H. L., Waide, R. B., Willig, M. R., Dodson, S. I. y Gough, L. (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82(9): 2381-2396.
- Olson, D. M. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience* 51(11):933-938.
- Orozco, A. L. (2002). *Comunidades de palmas (Familia Arecaceae) silvestres en la Reserva Protectora de Manantiales Cerro San Gil, Izabal, Guatemala* (Tesis de licenciatura). Universidad del Valle de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Guatemala.
- Pimm, S. L., Ayres, M., Balmford, A., Branch, G., Brandon, K., Brooks, T., Bustamante, R., Costanza, R., Cowling, R., Curran, L. M., Dobson, A., Farber, S., da Fonseca, G. A. B., Gascon, C., Kitching, R., McNeely, J., Lovejoy, T., Mittermeier, R. A., Myers, N., Patz, J. A., Raffle, B., Rapport, D., Raven, P., Roberts, C., Rodríguez, J. P., Rylands, A. B., Tucker, C., Safina, C., Samper, C., Stiassny, M. L. J., Supriatna, J., Wall, D. H. y Wilcove, D. (2001). Can we defy nature's end? *Science* 233(5538): 2207-2208.
- Ponciano, J. M. (1998). *Comunidades de aves en función de la zona de vida y la distancia con la frontera agrícola en la Sierra de las Minas* (Tesis de licenciatura). Universidad del Valle de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Guatemala.
- Pressey, R. L., Humphries, C. J., Margules, C. R., Vane-Wright, R. I. y Williams, P. H. (1993). Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology and Evolution* 8(4): 124-128.
- Rahbeck, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18(2): 200-205.
- Rahbeck, C. (1997). The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *American Naturalist* 149(5): 875-902.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. y Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. General Technical Report PSW-GTR-159. Albany, California, EEUU: U.S. Forestry Service.
- Rodríguez, G. (2001). *Inventario de mamíferos en Cerro San Gil*. Ciudad de Guatemala, Guatemala: Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación.
- Schuster, J. C. y Cano, E. B. (2005). La distribución Mesoamericana de Montaña: Síntesis de Passalidae (Col. Scarabaeoidea) para Mesoamérica Nuclear. En J. Llorente y J. J. Morrone (Eds.). *Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y Tópicos Afines. Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED)* (pp. 257-268). Ciudad de México, México: Facultad de Ciencias, UNAM.
- Schuster, J. C. y Cano, E. B. (2006). What can scarabaeoidea contribute to the knowledge of the biogeography of Guatemala? *Coleopterists Society Monographs* 60(5): 57-70.
- Scott, J. M., B. Csuti, J. D. Jacovi, y S. Caicco. (1990). Gap analysis assessing protection needs. En Hudson, W. E. (Ed.). *Landscape linkages and biodiversity* (pp. 15-26). Island Press, Wash. D.C., USA.
- Simberloff, D. (1998). Flagships, umbrellas and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83(3): 247-257.
- Smith, E. N. (2005). Two new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) of the *Alfredi* group from eastern Guatemala. *Herpetologica* 61(3): 286-295.
- Standley, P. C. y Steyermark, J. A. (1958). *Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany, Volume 24, Part I*. Chicago, Michigan, EEUU: Field Museum of Natural History.
- Stiles, F. G. y Skutch, A. F. (1989). *A Guide to the Birds of Costa Rica*. Ithaca, Nueva York, EEUU: Cornell University.
- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker III, T. A. y Moskovitz, D. K. (1996). *Neotropical Birds: Ecology and Conservation*. Chicago, Michigan, EEUU: University of Chicago Press.
- Su, J. C., Debinski, D. M., Jakubauskas, M. E. y Kindscher, K. (2004). Beyond species richness: community similarity as a measure of cross-taxon congruence for coarse-filter conservation. *Conservation Biology* 18(1): 167-173.
- Waide, R. B., Willig, M. R., Steiner, C. F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S. I., Juday, G. P. y Parmenter, R. (1999). The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 257-300.
- Wishart, D. (1969). An algorithm for hierarchical classifications. *Biometrics* 25(1): 165-170.
- Young, B. E., DeRosier, D. y Powell, G. V. N. (1998). Diversity and conservation of understory birds in the Tilarán Mountains, Costa Rica. *Auk* 115(4): 998-1016.



# Apéndice 1:

**Tabla 3**

Listado de especies detectadas en el estudio.

Nombre científico	Inund.		0-100 m.s.n.m.		100-400 m.s.n.m.		400-800 m.s.n.m.		800-1300 m.s.n.m.	
	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.
<i>Tinamus major</i>		0.30		0.37		0.44		0.46		0.30
<i>Crypturellus soui</i>						0.15		0.13		0.10
<i>Crypturellus boucardi</i>				0.32		0.43		0.46		0.27
<i>Ortalis vetula</i>		0.30		0.07				0.05		0.05
<i>Penelope purpurascens</i>				0.05				0.50		
<i>Penelopina nigra</i>								0.10		0.35
<i>Odontophorus guttatus</i>						0.10		0.18		0.07
<i>Harpagus bidentatus</i>	0.01		0.01							
<i>Rupornis magnirostris</i>				0.05						
<i>Eurypiga helias</i>						0.05				
<i>Patagioenas cayennensis</i>				0.40						
<i>Patagioenas flavirostris</i>						0.45		0.10		0.10
<i>Patagioenas nigrirostris</i>				0.64		0.42		0.61		0.55
<i>Claravis pretiosa</i>				0.30		0.10				
<i>Claravis mondetoura</i>										0.40
<i>Geotrygon montana</i>	0.05		0.01	0.45	0.03	0.28	0.03	0.25	0.01	0.30
<i>Leptotila cassinii</i>			0.01	0.38	0.01	0.27	0.01	0.26		0.28
<i>Leptotila plumbeiceps</i>			0.01	0.28		0.05	0.02			
<i>Zentrygon albifacies</i>										0.15
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	0.02									
<i>Dromococcyx phasianellus</i>						0.05				
<i>Piaya cayana</i>				0.10		0.13		0.15		0.05
<i>Megascops guatemalae</i>						0.05		0.13		
<i>Glaucidium griseiceps</i>						0.33		0.18		0.20
<i>Ciccaba virgata</i>						0.05		0.08		0.08
<i>Florisuga mellivora</i>	0.02				0.01					0.05
<i>Threnetes ruckeri</i>					0.02					
<i>Phaethornis longirostris</i>	0.14	0.20	0.04	0.19	0.09	0.20	0.07	0.20	0.05	
<i>Phaethornis striigularis</i>	0.03	0.05	0.02	0.25	0.02	0.16		0.13	0.01	
<i>Colibri delphinae</i>							0.01	0.05	0.01	0.35
<i>Colibri thalassinus</i>									0.03	0.05
<i>Lampornis viridipallens</i>									0.06	0.10
<i>Lampornis amethystynus</i>									0.01	
<i>Campylopterus curvipennis</i>						0.05				

Nombre científico	Inund.		0-100 m.s.n.m.		100-400 m.s.n.m.		400-800 m.s.n.m.		800-1300 m.s.n.m.	
	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.
<i>Campylopterus hemileucurus</i>					0.01	0.05	0.06	0.13	0.09	0.15
<i>Thalurania colombica</i>					0.03	0.07	0.07	0.13	0.10	0.10
<i>Eupherusa eximia</i>					0.02		0.02	0.10	0.11	0.12
<i>Amazilia candida</i>			0.01	0.33	0.02	0.37	0.09	0.19	0.01	0.08
<i>Amazilia tzacatl</i>	0.10	0.93	0.02	0.28	0.01	0.08		0.05	0.01	0.20
<i>Trogon massena</i>		0.20		0.34		0.31		0.39		0.24
<i>Trogon melanocephalus</i>		0.05		0.18		0.23				
<i>Trogon caligatus</i>				0.30		0.49		0.34		0.28
<i>Trogon collaris</i>				0.20		0.33		0.40		0.55
<i>Hylomanes momotula</i>					0.03	0.20	0.02	0.17	0.01	0.30
<i>Momotus lessoni</i>			0.02	0.33	0.02	0.54	0.05	0.61		0.36
<i>Electron carinatum</i>						0.22		0.36		0.21
<i>Electron platyrhynchum</i>								0.05		
<i>Chloroceryle aenea</i>	0.02		0.03		0.01					
<i>Malacoptila panamensis</i>			0.01							
<i>Galbula ruficauda</i>					0.02	0.15				
<i>Aulacorhynchus prasinus</i>								0.08		0.36
<i>Pteroglossus torquatus</i>		0.15		0.10				0.14		0.10
<i>Ramphastos sulphuratus</i>		0.15		0.28		0.23		0.29		0.35
<i>Melanerpes pucherani</i>						0.25		0.40		0.18
<i>Melanerpes aurifrons</i>				0.20		0.08		0.18		
<i>Picoides fumigatus</i>					0.01	0.15	0.02	0.09		
<i>Colaptes rubiginosus</i>					0.01			0.19		0.15
<i>Celeus castaneus</i>		0.05		0.20		0.20		0.28		0.13
<i>Dryocopus lineatus</i>				0.05				0.08		
<i>Campephilus guatemalensis</i>		0.35		0.32		0.30		0.20		0.10
<i>Micrastur ruficollis</i>					0.01		0.01	0.05	0.01	0.11
<i>Micrastur semitorquatus</i>								0.10		
<i>Falco rufigularis</i>						0.05		0.05		
<i>Pyrilia haematotis</i>				0.10		0.37		0.34		0.24
<i>Pionus senilis</i>		0.10		0.20		0.20		0.15		0.12
<i>Amazona autumnalis</i>				0.45						
<i>Amazona farinosa</i>						0.46		0.24		
<i>Eupsittula nana</i>				0.09		0.15		0.10		
<i>Thamnophilus doliatus</i>				0.10						
<i>Thamnophilus atrinucha</i>	0.01	0.40	0.02	0.64		0.25				
<i>Dysithamnus mentalis</i>				0.05	0.02	0.18	0.01	0.26	0.03	0.25
<i>Myrmotherula schisticolor</i>				0.15	0.01	0.05	0.03	0.05	0.04	

Nombre científico	Inund.		0-100 m.s.n.m.		100-400 m.s.n.m.		400-800 m.s.n.m.		800-1300 m.s.n.m.	
	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.
<i>Microrhopias quixensis</i>				0.18		0.20		0.10		
<i>Cercromacroides tyrannina</i>		0.45	0.01	0.95		0.20				
<i>Grallaria guatemalensis</i>							0.01			
<i>Formicarius analis</i>			0.01	0.27	0.01	0.38	0.01	0.32	0.01	0.26
<i>Sclerurus mexicanus</i>							0.02		0.03	
<i>Sclerurus guatemalensis</i>			0.02	0.13	0.01	0.10	0.04	0.33		0.25
<i>Sittasomus griseicapillus</i>					0.01	0.10		0.20	0.02	0.25
<i>Dendrocincla homochroa</i>			0.02		0.01		0.02	0.05	0.02	0.08
<i>Dendrocincla anabatina</i>			0.02	0.10	0.03	0.18	0.03	0.21	0.03	0.07
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>			0.03	0.10	0.05	0.08	0.04	0.18	0.02	0.10
<i>Dendrocolaptes sanctithomae</i>			0.01	0.08	0.02	0.10		0.14		0.18
<i>Xiphocolaptes promeropyrinchus</i>								0.07		
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	0.04	0.33	0.02	0.45	0.01	0.43		0.49		0.05
<i>Xiphorhynchus erythropygius</i>					0.01	0.13	0.02	0.29	0.02	0.70
<i>Lepidocolaptes souleyetti</i>			0.02			0.25		0.05		
<i>Xenops minutus</i>			0.02	0.10	0.02	0.05	0.01	0.08	0.02	
<i>Anabacerthia variegaticeps</i>									0.01	0.05
<i>Automolus ochroloaemus</i>				0.13	0.02	0.15	0.03	0.28	0.02	0.12
<i>Ornithion semiflavum</i>				0.25		0.11		0.10		
<i>Myopagis viridicata</i>					0.01	0.13				0.05
<i>Mionectes oleagineus</i>	0.04		0.09	0.10	0.12	0.08	0.15	0.14	0.06	0.33
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>					0.01	0.15		0.05		
<i>Oncostoma cinereigulare</i>	0.02	0.18	0.03	0.76	0.02	0.47	0.01	0.36	0.01	0.37
<i>Rhynchocyclus brevirostris</i>							0.01		0.01	
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>			0.01	0.30	0.01	0.16	0.01	0.18		
<i>Platyrrhynchus cancrivorus</i>			0.01	0.07	0.03	0.13	0.05	0.12	0.01	0.13
<i>Onychorhynchus coronatus</i>		0.05	0.01	0.13	0.01	0.15	0.04	0.07		
<i>Terentotriccus erythrurus</i>			0.03		0.02	0.10	0.01	0.05		
<i>Myiobius sulphureipygius</i>			0.01		0.03	0.05	0.05		0.02	
<i>Contopus virens</i>						0.28		0.15		0.13
<i>Contopus cinereus</i>						0.10		0.10		
<i>Empidonax flaviventris</i>				0.13	0.02	0.10		0.13		0.25
<i>Empidonax flavescens</i>								0.10	0.05	0.23
<i>Attila spadiceus</i>		0.25	0.01	0.60	0.02	0.25		0.33		0.38
<i>Rhytipterna holerythra</i>				0.55		0.22		0.33		0.29
<i>Myiarchus tuberculifer</i>			0.01	0.05		0.18		0.10		
<i>Myiarchus crinitus</i>		0.40		0.07						

Nombre científico	Inund.		0-100 m.s.n.m.		100-400 m.s.n.m.		400-800 m.s.n.m.		800-1300 m.s.n.m.	
	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.
<i>Pitangus sulphuratus</i>				0.05						
<i>Megarhynchus pitangua</i>				0.10		0.08				
<i>Myiodynastes maculatus</i>				0.05				0.05		
<i>Myiodynastes luteiventris</i>						0.27		0.20		0.10
<i>Tyrannus melancholicus</i>				0.15						
<i>Lipaugus unirufus</i>			0.01	0.35	0.02	0.34		0.46		0.10
<i>Manacus candei</i>	0.11	0.05	0.09	0.15	0.02	0.05				
<i>Ceratopipra mentalis</i>			0.06	0.13	0.12	0.13	0.05	0.19	0.02	0.28
<i>Tityra semifasciata</i>				0.08		0.20		0.18		0.30
<i>Schiffornis veraepacis</i>	0.08	0.53	0.03	0.28	0.03	0.08		0.20		
<i>Pachyramphus cinnamomeus</i>				0.05		0.05		0.13		
<i>Pachyramphus major</i>									0.01	
<i>Vireolanius pulchellus</i>				0.15	0.01	0.43		0.39		0.35
<i>Tunchiornis ochraceiceps</i>	0.01	0.15	0.05	0.62	0.03	0.40	0.03	0.41	0.02	0.15
<i>Pachysylvia decurtata</i>		0.98		0.43		0.44		0.31		0.33
<i>Vireo griseus</i>									0.01	
<i>Vireo philadelphicus</i>						0.05				
<i>Vireo gilvus</i>										0.05
<i>Vireo flavoviridis</i>						0.10				0.10
<i>Psilorhinus morio</i>				0.18		0.30		0.13		0.10
<i>Cyanocorax yncas</i>				0.05		0.08				
<i>Microcerculus philomela</i>				0.25	0.01	0.25	0.01	0.10		0.22
<i>Troglodytes aedon</i>									0.01	
<i>Campylorhynchus zonatus</i>						0.05		0.10		0.20
<i>Pheugopedius maculipectus</i>	0.07		0.01	0.61	0.02	0.46		0.39	0.01	0.10
<i>Cantorchilus modestus</i>								0.10		0.08
<i>Henicorhina leucostica</i>	0.04	0.48	0.02	0.59	0.03	0.53	0.06	0.58	0.02	0.59
<i>Henicorhina leucophrys</i>					0.01			0.15	0.03	0.60
<i>Ramphocaenus melanurus</i>			0.01	0.13	0.01	0.27		0.14	0.01	0.05
<i>Polioptila plumbea</i>				0.13		0.09		0.25		
<i>Myadestes unicolor</i>					0.01	0.20	0.02	0.45	0.03	0.85
<i>Catharus mexicanus</i>								0.15	0.03	0.18
<i>Catharus ustulatus</i>	0.02		0.01		0.05	0.25	0.04	0.11	0.01	0.50
<i>Hylocichla mustelina</i>	0.09	0.15	0.16	0.34	0.04	0.35	0.03	0.20	0.01	0.10
<i>Turdus grayi</i>			0.01	0.05	0.01	0.08		0.17		0.13
<i>Turdus assimilis</i>			0.01		0.06	0.33	0.06	0.24	0.02	0.58
<i>Dumetella carolinensis</i>	0.18	0.88	0.07	0.13	0.02					
<i>Seiurus aurocapilla</i>	0.06		0.02		0.02		0.01		0.02	0.05

Nombre científico	Inund.		0-100 m.s.n.m.		100-400 m.s.n.m.		400-800 m.s.n.m.		800-1300 m.s.n.m.	
	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.
<i>Helmitheros vermivorum</i>	0.02	0.05	0.03		0.02					
<i>Parkesia motacilla</i>	0.02				0.01				0.01	
<i>Parkesia noveboracensis</i>	0.02	0.05	0.02	0.15	0.02					
<i>Mniotilta varia</i>	0.02	0.05	0.01		0.01	0.10		0.10		0.05
<i>Geothlypis philadelphia</i>	0.12									
<i>Geothlypis formosa</i>	0.11	0.15	0.05	0.06	0.03	0.13	0.03	0.05	0.01	
<i>Geothlypis trichas</i>						0.05				
<i>Setophaga citrina</i>	0.03	0.08	0.02	0.10	0.01	0.15	0.01	0.05	0.03	0.13
<i>Setophaga ruticilla</i>		0.40	0.01	0.15	0.01	0.15		0.08	0.03	
<i>Setophaga magnolia</i>	0.05	0.40	0.01	0.20	0.01	0.16		0.20	0.01	0.05
<i>Setophaga fusca</i>								0.08		0.13
<i>Setophaga pennsylvanica</i>			0.01	0.10	0.01	0.09		0.20		0.10
<i>Basileuterus culicivorus</i>					0.02	0.25	0.03	0.34	0.05	0.39
<i>Cardellina canadensis</i>						0.05	0.01			
<i>Cardellina pusilla</i>						0.05		0.20	0.03	
<i>Myioborus miniatus</i>								0.13	0.03	0.70
<i>Eucometis penicillata</i>			0.01							
<i>Lanio aurantius</i>					0.01			0.20	0.01	
<i>Ramphocelus sanguinolentus</i>								0.05		
<i>Thraupis abbas</i>								0.08		0.08
<i>Tangara larvata</i>						0.05				
<i>Cyanerpes lucidus</i>								0.05		0.05
<i>Cyanerpes cyaneus</i>				0.20		0.05		0.08		0.05
<i>Chlorophanes spiza</i>						0.13		0.10		0.20
<i>Sporophila funerea</i>			0.02							
<i>Sporophila corvina</i>					0.02	0.05				
<i>Sporophila torqueola</i>								0.05		
<i>Coereba flaveola</i>								0.05	0.02	0.15
<i>Saltator maximus</i>							0.01			0.13
<i>Saltator atriceps</i>								0.18		0.13
<i>Chlorospingus flavopectus</i>							0.02	0.18	0.05	0.61
<i>Arremon aurantirostris</i>			0.01	0.05	0.02					
<i>Arremon brunneinucha</i>									0.03	
<i>Atlapetes albinucha</i>									0.01	
<i>Icteria virens</i>	0.05									
<i>Piranga rubra</i>		0.15		0.18	0.01	0.08		0.12	0.01	
<i>Piranga bidentata</i>								0.05		
<i>Habia rubica</i>					0.03	0.32	0.04	0.64	0.02	0.60



Nombre científico	Inund.		0-100 m.s.n.m.		100-400 m.s.n.m.		400-800 m.s.n.m.		800-1300 m.s.n.m.	
	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.	Cap.	P.C.
<i>Habia fuscicauda</i>			0.03	0.15	0.02	0.19		0.20		
<i>Caryothraustes poliogaster</i>				0.30		0.23		0.23		0.29
<i>Pheucticus ludovicianus</i>									0.02	
<i>Cyanoloxia cyanoides</i>			0.02	0.18	0.01	0.15	0.01	0.08	0.01	0.08
<i>Passerina cyanea</i>	0.02		0.01		0.00				0.02	
<i>Passerina ciris</i>									0.01	
<i>Psarocolius wagleri</i>				0.10		0.21		0.32		0.05
<i>Psarocolius montezuma</i>		0.48		0.68		0.18		0.15		0.28
<i>Icterus galbula</i>						0.10		0.07		
<i>Dives dives</i>				0.05				0.15		0.05
<i>Quiscalus mexicanus</i>				0.05						
<i>Euphonia affinis</i>						0.05		0.10		
<i>Euphonia gouldi</i>				0.15	0.06	0.26	0.06	0.20	0.03	0.17
<i>Euphonia minuta</i>						0.10				0.05

Se muestran datos de la abundancia relativa para las capturas (Cap.) y constancia para los puntos de conteo (P.C.), para el bosque inundable (Inund.) y los estratos altitudinales. El orden taxonómico concuerda con la 6ta. edición del listado mundial de aves de Clements (The Clements Checklist of Birds of the World, 2007), con las modificaciones publicadas hasta el 2017.

## Apéndice 2:

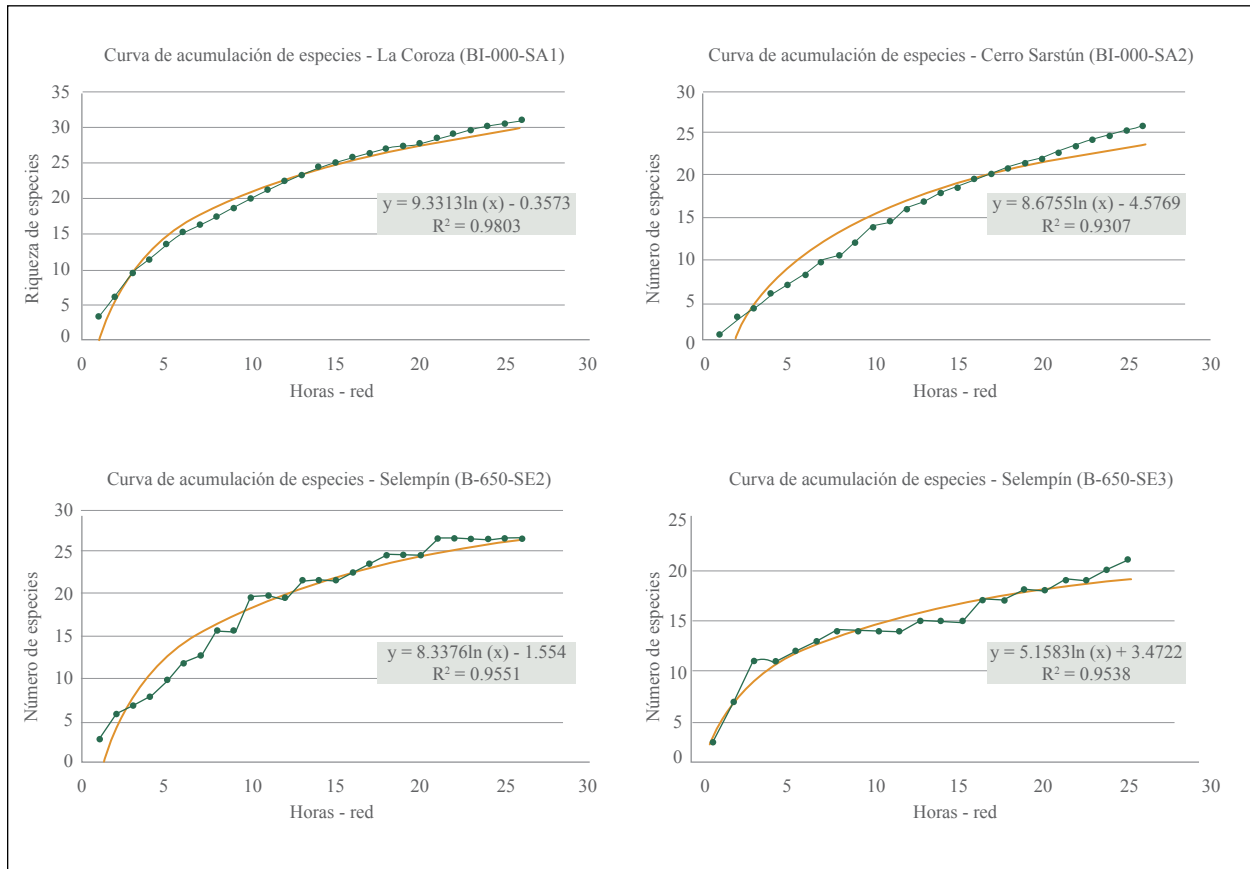


Figura 7. Curvas de acumulación de especies para los cuatro sitios que fueron muestreados con 12 redes. La ecuación de predicción se utilizó para extrapolar el número de especies esperado para un esfuerzo equivalente al de 16 redes.

## Apéndice 3:

**Tabla 4**

*Comparación de la diferencia media en la abundancia relativa de 51 especies, entre sitios con 12 redes y sitios con 16 redes.*

Variable	n	Media	Desv.Est.	T	p
DIF_BI000SA1	51	0.000529	0.028816	0.131202	0.8961
DIF_100SA3	51	0.000647	0.026806	0.172385	0.8638
DIF_SELEM	51	0.000608	0.026344	0.164777	0.8698

La hipótesis nula indica que no hay diferencia ( $H_0 = 0$ ). En ninguna prueba se rechaza esta hipótesis ( $p \gg 0.05$ )