

ORNITOLOGIA NEOTROPICAL

Volume 20

2009

No. 2

ORNITOLOGIA NEOTROPICAL 20: 157–170, 2009
© The Neotropical Ornithological Society

ESTACIONALIDAD DE LA COMUNIDAD DE AVES EN UN BOSQUE DECIDUO TUMBESINO EN EL SUR OCCIDENTE DE ECUADOR

Boris A. Tinoco¹

Escuela de Biología del Medio Ambiente, Universidad del Azuay, Cuenca, Ecuador.
E-mail: btinoco@life.bio.sunysb.edu

Abstract. – Seasonality of the bird community in the Tumbesian dry forest in south west Ecuador.

– The Tumbesian region is of global priority for biodiversity conservation due to the high levels of endemism. Despite this fact, the knowledge about avian communities is particularly deficient. A main environmental characteristic of the region is an extremely seasonal rain pattern, which leads to two highly pronounced weather seasons: wet and dry. The aim of this research was to characterize the structure and composition of the bird community during the two weather seasons in La Ceiba reserve, located in southwestern Ecuador. In nine months during the year 2003, bird censuses were performed using microtransects. A detrended correspondence analysis revealed that the bird assemblage was strongly influenced by seasonal rain, showing a gradient in the position of the months, from rainy to dry months. The wet season had a greater species richness supported by a species accumulation curve and the Chao 2 statistics; this pattern is similar to what has been found in other tropical dry forests habitats. Insectivorous and omnivorous species were more abundant in the wet season, which could be related to seasonality in food resources. Intra-tropical migrant bird species comprised an important component of the avian assemblage, which affects conservation planning within the Tumbesian region in that some level of habitat connectivity is required to facilitate the dispersal of birds in this severely disturbed region.

Resumen. – Los bosques secos Tumbesinos son una prioridad de conservación mundial debido a sus altos niveles de endemismo. Pese a esto, es poco lo que se conoce sobre su avifauna a nivel de comunidad. Esta región presenta una pluviosidad marcadamente estacional, con una estación seca y otra lluviosa. La intención de esta investigación fue caracterizar la estructura y composición de la comunidad de aves en ambas estaciones climáticas, en la reserva La Ceiba, localizada al suroccidente del Ecuador. En nueve meses, durante el año 2003, se realizaron censos de aves por medio de microtransectos de observación. El análisis de correspondencia sin tendencia indicó que la comunidad de aves está influenciada por la estacionalidad de las lluvias, mostrando un gradiente en la posición de los meses, que va desde los meses lluviosos a los meses secos. La estación de lluvias mostró mayor riqueza de especies

¹*Dirección actual:* Department of Ecology and Evolution, 650 Life Science Building, Stony Brook University, Stony Brook, New York 11794, USA.

en la curva de acumulación de especies y el estadístico Chao 2; este patrón es similar a lo encontrado en otras investigaciones en bosques secos tropicales. Las especies omnívoras e insectívoras mostraron valores superiores de abundancia relativa en la estación lluviosa, lo que respondería a la disponibilidad estacional de los recursos alimenticios para estas especies. Las aves migratorias intratropicales, que incluyen especies endémicas Tumbesinas, fueron componentes importantes de la comunidad; esto trae repercusiones para la planificación de la conservación en la región Tumbesina, pues estas especies necesitarían de un mosaico de hábitat conectados que permitan sus movimientos en esta región altamente disturbada. *Aceptado el 20 de Febrero de 2009.*

Key words: Community, Tumbesian dry forest, intratropical migrants, guilds, seasonality, Ecuador.

INTRODUCCIÓN

En los trópicos en general, los bosques secos han sido menos estudiados que los bosques lluviosos (Murphy & Lugo 1986, Bullock *et al.* 1995). La región de bosque seco del occidente de Ecuador y noroccidente de Perú, conocida como región Tumbesina (Stattersfield *et al.* 1998), no es la excepción (Best & Kressler 1995, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005) pese a ser una de las zonas prioritarias para la conservación de aves a nivel mundial debido a sus altos niveles de endemismo y elevado número de especies amenazadas (Stattersfield *et al.* 1998). La mayor parte de investigaciones en la región tratan sobre inventarios de diversidad, notas sobre la biología de especies y reportes de eventos reproductivos (Marchant 1959, Schulenberg & Parker 1981, Best & Kressler 1995, Jiggins *et al.* 1999). Mientras estudios sobre los patrones y procesos de las comunidades de aves Tumbesinas son escasos.

Las comunidades de aves tropicales conforman una mezcla compleja de especies con fluctuaciones temporales (Loiselle & Blake 1992). Estas fluctuaciones están regidas por varios factores, dentro de los cuales el clima es preponderante (Faaborg *et al.* 1984, Wiens 1989). En el Neotrópico la temperatura es generalmente estable, pero regímenes de lluvia estacionales son comunes (Pearson 1975, Windsor 1990, Munday & Munday 1992). Esto influye la estructura de la vegetación y disponibilidad de recursos, provocando respuestas por parte de las aves como son migra-

ciones altitudinales y latitudinales, cambios en el uso de hábitat e inicio de eventos reproductivos en distintas especies (Karr 1976, Levey 1988, Loiselle & Blake 1991, Malizia 2001).

La lluvia en la región Tumbesina es marcadamente estacional (Munday & Munday 1992, Maldonado 2002), por ello se piensa que tiene una fuerte influencia en la composición de las comunidades de aves (Best & Kressler 1995). Chapman (1926) fue el primero en mencionar que las especies en la región podrían realizar movimientos entre hábitat húmedos y secos dependiendo de la estación climática, lo que ha sido notado en investigaciones posteriores (Marchant 1959, Williams & Tobias 1994, Jiggins *et al.* 1999, Becker & Agreda 2005) pero no ha sido objeto de estudio. En este sentido, el monitoreo de los cambios temporales de la avifauna puede proveer información valiosa sobre la dinámica de las poblaciones y estructura de las comunidades. Este trabajo presenta los resultados de la primera investigación en la región Tumbesina que, a través de monitoreos mensuales, tanto para la estación lluviosa como para la estación seca, caracteriza la estructura y composición de una comunidad de aves en una reserva de bosque seco al suroccidente de Ecuador.

MÉTODOS

Área de estudio. Esta investigación se llevó a cabo en la reserva La Ceiba (04°15'S,

80°19'O), localizada en el cantón Zapotillo, provincia de Loja, al extremo suroccidente del Ecuador. La reserva tiene cerca de 10 000 ha y es manejada por la fundación no gubernamental Naturaleza y Cultura Internacional.

La topografía en la reserva es irregular, con altitudes entre 200 y 450 m s.n.m. Su vegetación está clasificada como Bosque Deciduo de Tierras Bajas de la Costa (Sierra 1999). La estructura vertical del bosque está dividida en tres estratos: (1) estrato emergente (20–25 m), representado por *Ceiba trichistandra* (Bombacaceae), *Eriotheca ruizii* (Bombacaceae) y *Ficus* spp. (Moraceae); (2) estrato medio, en donde se encuentran especies como *Bursera graveolens* (Burseraceae), *Terminalia valverdeae* (Combretaceae) (10–15 m), *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) y *Erythrina* spp. (Fabaceae); y (3) estrato bajo (1–2 m), con especies como *Erythroxylum glaucum* (Erythroxylaceae), *Simira ecuadorensis* (Rubiaceae) y *Pisonia aculeata* (Nyctaginaceae) (Aguirre *et al.* 2001).

Históricamente La Ceiba ha sido afectada por extracción selectiva de madera y pastoreo caprino intensivo. Esto provoca un bosque altamente heterogéneo en diferentes estados de sucesión (Aguirre *et al.* 2001). En la actualidad el pastoreo caprino aún se permite mediante un régimen de cuotas por familia. Se calcula que alrededor de 2000 cabras se alimentan diariamente dentro de la reserva (Paladines & Tello no publ.).

El clima en el suroccidente del Ecuador es marcadamente estacional, con una época de lluvias entre Enero hasta Mayo, en donde se da el 96% de la precipitación anual; y una época seca, de Junio a Diciembre. Esta estacionalidad en las lluvias tiene fuertes efectos en la mayoría de especies vegetales, las cuales pierden sus hojas en la época seca, provocando marcadas diferencias en la cobertura de la vegetación entre las dos estaciones climáticas. La precipitación promedio anual en la estación meteorológica Zapotillo (a 16 km de La

Ceiba) es de 593 mm (período 1964–1994), con elevada variabilidad entre años (Maldonado 2002). En el periodo que se desarrolló esta investigación (2003), el total anual de precipitación fue de 321 mm (Proyecto de Riego Zapotillo, no publicado), que aunque es un valor menor al promedio anual, no se considera un año particularmente seco, debido a la inestabilidad climática en el suroccidente de Ecuador (Munday & Munday 1992, Maldonado 2002).

Censos de aves. En investigaciones comparativas de comunidades de aves neotropicales el empleo de técnicas que estimen la abundancia relativa o índices de abundancia de las distintas especies es usualmente lo más utilizado (Bibby *et al.* 1998, Blake & Loiselle 2001, Herzog *et al.* 2002) debido a la complejidad que requiere el obtener parámetros de densidades poblacionales (Terborgh *et al.* 1990, Ornelas *et al.* 1993, Robinson *et al.* 2000). Se realizaron censos de aves utilizando el método propuesto por Williams (en prep.), que básicamente es una combinación de las metodologías de transectos y puntos de conteo con radio fijo descritos por Bibby *et al.* (1992), denominado microtransectos. Cada microtransecto inicia registrando las aves en un punto de conteo de 5 min con un radio fijo de 30 m. Luego el observador recorre por 10 min una distancia de 120 m, con bandas fija de 30 m a cada lado. Por último, el observador completa otro punto de conteo de 5 min con radio fijo de 30 m. Así, el área muestreada dentro de cada microtransecto es 1 ha con un esfuerzo total de 20 min. Se puso especial atención en seguir cada registro dentro del microtransecto para evitar el doble conteo de individuos. Se registró a todas las aves vistas o escuchadas dentro de los límites del microtransecto, pero las aves en sobrevuelo fueron excluidas de los análisis. La nomenclatura de las especies se basó en Ridgely & Greenfield (2001).

Se seleccionaron cuatro senderos que recorren áreas con similar estructura de la vegetación y se trazaron seis microtransectos en cada sendero, para un total de 24 microtransectos. Los microtransectos estuvieron localizados sistemáticamente cada 200 m el uno del otro para buscar independencia entre ellos (Bibby *et al.* 1992), siempre empezando a 300 m del borde del bosque para reducir la posibilidad de efecto de borde.

Los censos se desarrollaron entre las 06:00–10:00 h, cubriendo seis microtransectos por día, en cuatro días consecutivos. En total se realizaron nueve períodos de censos (todos los microtransectos censados) en el año 2003, cuatro durante la estación climática de lluvias: Febrero 6–9, Marzo 22–25, Abril 22–26, Mayo 28–31; y cinco en la estación climática seca: Julio 17–20, Agosto 15–18, Octubre 5–8, Noviembre 8–11 y Diciembre 15–18.

De acuerdo a su estatus de residencia las especies fueron agrupadas en: (1) residentes, especies registradas durante las dos estaciones; (2) migrantes de la estación lluviosa, especies registradas únicamente entre Febrero y Mayo; (3) migrantes de la estación seca, especies registradas exclusivamente entre Julio y Diciembre; (4) ocasionales, especies con registros irregulares aparentemente independientes de la estación climática; (5) accidentales, especies con escasos registros que no pudieron ser incluidas en ninguno de los grupos anteriores.

Se agrupó a las especies en gremios basados en su dieta principal, utilizando observaciones de campo y literatura (Fitzpatrick 1980, Remsen *et al.* 1993, Ridgely & Greenfield 2001). Los grupos incluidos fueron: insectívoros, frugívoros, granívoros, nectarívoros y omnívoros.

Análisis de datos. Se obtuvo un índice de abundancia de cada especie, que provino de su número de detecciones dentro del área

cubierta por cada microtransecto. Diferentes técnicas de estadística multivariada han sido tradicionalmente empleadas para explorar patrones a nivel de comunidades biológicas, y entre estas técnicas se ha destacado el análisis de correspondencia sin tendencia (detrended correspondance analysis) para datos no lineales, como lo son las fluctuaciones interanuales de las especies de aves (ver Rotenberry & Chandler 1999). Se empleó esta prueba utilizando el programa MVSP, versión 3.13, (Kovach 2005) incluyendo el promedio mensual del índice de abundancia de cada especie.

En cualquier inventario biológico de campo, y especialmente con animales, es poco probable que se consiga medir la riqueza total real de especies del sitio investigado (Colwell & Coddington 1994). Por tanto, para estimar la riqueza de especies en cada estación climática se generaron curvas de acumulación de especies (Gotelli & Colwell 2001) y del estadístico Chao 2 (Chao 1987), empleando el programa EstimateS (Colwell 2006) con 100 aleatorizaciones. Existe controversia sobre cual es la mejor medida para estimar la riqueza de especies (Walther & Moore 2005), sin embargo, Chao 2 ha probado obtener mediciones robustas en diversos casos y con distintas taxas (Colwell & Coddington 1994, Herzog *et al.* 2002, Unterseher *et al.* 2008). Chao 2 es un estimador no paramétrico que se basa en la presencia de especies únicas y duplicadas entre las distintas muestras (Chao 1987).

Se utilizó el software Statistica ver. 5.1 (Statsoft 1998) para realizar una serie de análisis descritos en Zar (1984). Se utilizaron pruebas “Wilcoxon de los rangos signados” para examinar diferencias en la abundancia relativa entre las dos estaciones climáticas en las diez especies con mayor número de registros en cada época, en base a su promedio estacional en cada microtransecto. De la misma manera se empleó esta prueba para explorar la riqueza y abundancia estacional en las agrupaciones

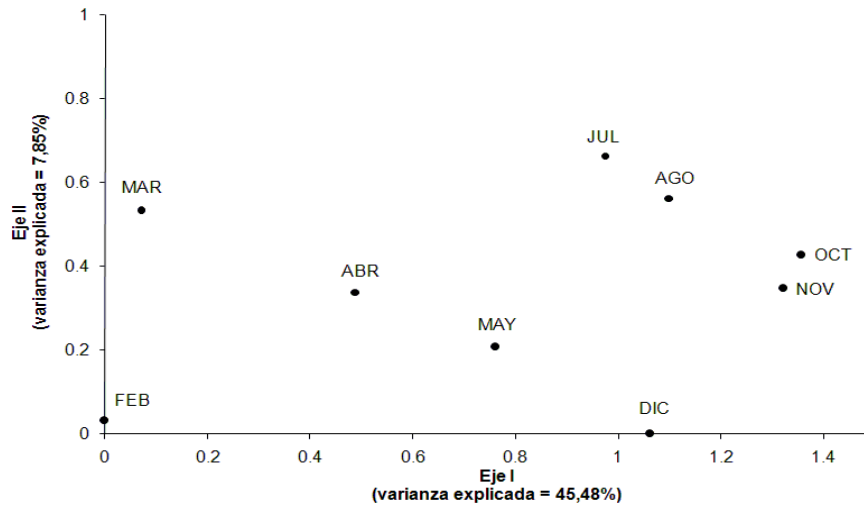


FIG. 1. Análisis de correspondencia sin tendencia en base al índice de abundancia de las especies de aves registradas en censos mensuales durante el año 2003 en la reserva La Ceiba, Ecuador.

gremiales alimenticias. Se aplicó la prueba de corrección de Bonferroni secuencial sobre un α de $P < 0,05$ para controlar el error tipo I que se da en pruebas ejecutadas sobre un mismo grupos de datos (Rice 1989).

RESULTADOS

Durante el período de estudio se registraron un total de 63 especies (Tabla 1) y 2461 detecciones en censos dentro de 216 microtransectos en el bosque de la reserva La Ceiba. El análisis de correspondencia sin tendencia, tuvo en el eje I un valor propio de 0,209 y mostró claramente un gradiente basado en la estacionalidad climática, en donde se aprecian los censos de la época lluviosa con autovalores menores y los censos de la época seca con autovalores mayores (Fig. 1). El eje dos con valor propio bajo, no contribuye mayormente a la varianza explicada en el análisis (Fig. 1).

Tanto la curva de acumulación de especies como la estimación del estadístico Chao 2 llegan a estabilizarse en ambas estaciones climá-

ticas, y mostraron que la comunidad de aves es más rica en especies en la época de lluvias que en la época seca (Curva de acumulación: lluviosa $58 \pm 1,53$ vs seca $49 \pm 1,38$; Estadístico Chao 2: lluviosa $59,89 \pm 2,14$ vs seca $50,19 \pm 1,83$) (Fig. 2).

Se encontró que 35 especies fueron residentes durante todo el año (55,5%), seis migratorias invernales (9,5%), una migratoria de verano (1,6%), 13 de residencia ocasional (20,3%) y ocho especies catalogadas como accidentales (12,7%) (Tabla 1). Entre las especies endémicas Tumbesinas existieron dos migratorias de invierno, cinco ocasionales y dos accidentales (Tabla 1).

Al examinar las 10 especies con mayor abundancia en cada estación (Tabla 2), que conformaron más del 60% de registros, se halló que dos especies incrementaron su abundancia en la época lluviosa: Mirlo Dorsiplomizo (*Turdus revex*) y Soterrey Criollo (*Troglodytes aedon*), mientras que una, Perlita Tropical (*Polioptila plumbea*), fue más abundante durante la época seca. La mayoría de las especies dominantes permanecieron con abundan-

TABLA 1. Listado de especies de aves registradas en cada período de censo durante el año 2003, en el bosque seco de la reserva La Ceiba, Ecuador. Se incluye información sobre gremio alimenticio y estatus de residencia de las especies. El asterico (*) representa a especies endémicas Tumbesinas (Stattersfield *et al.* 1998). Gremio alimenticio incluye FR: Frugívoro, OM: omnívoro, NE: nectarívoro, IN: insectívoro, GR: granívoro. Estatus de residencia incluye RE: residente, MI: migratoria de invierno, MV: migratoria de verano, ? : ocasionales, AC: accidentales.

Especie	Familia	Gremio	Estatus	Meses											
				alimenticio	residencia	FEB	MAR	ABR	MAY	JUL	AGO	OCT	NOV	DIC	
<i>Crypturellus transfasciatus*</i>	TINAMIDAE	FA	RE		x	x	x	x		x		x	x		
<i>Columbina cruziana</i>	COLUMBIDAE	GR	AC			x									
<i>Leptotila verreauxi</i>	COLUMBIDAE	GR	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Leptotila obraceiventris*</i>	COLUMBIDAE	GR	AC							x					
<i>Forpus coelestis*</i>	PSITTACIDAE	GR	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	CUCULIDAE	OM	AC		x										
<i>Glaucidium peruanum*</i>	STRIGIDAE	OM	RE	x	x	x	x				x		x		
<i>Leucippus baeri*</i>	TROCHILIDAE	NE	?	x						x		x	x		
<i>Amazilia amazilia</i>	TROCHILIDAE	NE	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Helimaster longirostris</i>	TROCHILIDAE	NE	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Myrmia micrura*</i>	TROCHILIDAE	NE	?	x			x			x		x			
<i>Trogon mesurus</i>	TROGONIDAE	OM	?	x	x		x								
<i>Momotus momota</i>	MOMOTIDAE	OM	?					x			x				
<i>Picumnus sclateri*</i>	PICIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Piculus rubiginosus</i>	PICIDAE	IN	?			x		x	x	x					
<i>Veniliornis callonotus</i>	PICIDAE	IN	RE	x		x	x	x	x			x	x		
<i>Campephilus gajaquilensis</i>	PICIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x			x		
<i>Furnarius cinnamomens</i>	FURNARIIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x			x		
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	DENDROCOLAPTIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x			x	x			
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	DENDROCOLAPTIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Sakesphorus bernardi*</i>	THAMNOPHILIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Melanopareia elegans*</i>	RHINOCRYPTIDAE	IN	?	x	x										
<i>Camptostoma obsoletum</i>	TYRANNIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Phaenomyias tumbezana</i>	TYRANNIDAE	IN	AC			x									
<i>Mecocerculus calopterus</i>	TYRANNIDAE	IN	MI			x	x								

TABLA 1. Continuación.

Especie	Familia	Gremio	Estatus		Meses								
			alimenticio	residencia	FEB	MAR	ABR	MAY	JUL	AGO	OCT	NOV	DIC
<i>Euscarthmus meloryphus</i>	TYRANNIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Todirostrum cinereum</i>	TYRANNIDAE	IN	MV						x		x	x	x
<i>Tolmomyias sulphureus</i>	TYRANNIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Myiophobus fasciatus</i>	TYRANNIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Contopus punensis</i>	TYRANNIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	TYRANNIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Attila torridus</i>	TYRANNIDAE	IN	AC						x				
<i>Myiarchus sp.</i>	TYRANNIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Megarhynchus pitangua</i>	TYRANNIDAE	IN	RE	x	x	x	x		x	x	x	x	x
<i>Myiodynastes maculatus</i>	TYRANNIDAE	IN	MI	x	x	x	x						x
<i>Myiodynastes bairdii*</i>	TYRANNIDAE	IN	?		x	x		x		x	x		
<i>Tyrannus melancholicus</i>	TYRANNIDAE	IN	?			x							x
<i>Tyrannus niveigularis</i>	TYRANNIDAE	IN	MI	x	x	x							
<i>Cyanocorax mystacalis*</i>	CORVIDAE	OM	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	VIREONIDAE	IN	RE	x			x		x	x	x	x	x
<i>Vireo olivaceus</i>	VIREONIDAE	IN	?	x	x	x	x	x					x
<i>Turdus reevei*</i>	TURDIDAE	OM	?	x	x	x	x	x	x				x
<i>Campylorhynchus fasciatus</i>	TROGLODYTIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Troglodytes aedon</i>	TROGLODYTIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Poliophtila plumbea</i>	POLIOPTILIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Parula pitiayumi</i>	POLIOPTILIDAE	IN	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Basileuterus fraseri*</i>	POLIOPTILIDAE	IN	AC		x								
<i>Coereba flaveola</i>	THRAUPIDAE	NE	?				x			x			
<i>Euphonia lamirostris</i>	THRAUPIDAE	FR	RE		x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Thraupis episcopus</i>	THRAUPIDAE	FR	RE		x	x	x		x	x	x	x	x
<i>Piranga lutea</i>	THRAUPIDAE	FR	?			x		x	x	x	x	x	x
<i>Saltator striatipectus</i>	CARDINALIDAE	FR	RE	x	x	x			x	x	x	x	x
<i>Phenicticus chrysogaster</i>	CARDINALIDAE	FR	RE	x	x		x		x	x	x	x	x

ESTACIONALIDAD DE LAS AVES EN EL BOSQUE TUMBEÑO

TABLA 1. Continuación.

Especie	Familia	Gremio	Estatus		Meses								
			alimenticio	residencia	FEB	MAR	ABR	MAY	JUL	AGO	OCT	NOV	DIC
<i>Rhodospingus cruentus</i> *	EMBERIZIDAE	FR	MI			x	x						
<i>Sporophila corvina</i>	EMBERIZIDAE	GR	AC									x	
<i>Phrygilus plebejus</i>	EMBERIZIDAE	GR	?				x	x	x	x			
<i>Sicalis faveola</i>	EMBERIZIDAE	GR	AC			x							
<i>Atlapetes albiceps</i> *	EMBERIZIDAE	OM	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Arremon abeillei</i> *	EMBERIZIDAE	OM	RE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cacicus cela</i>	ICTERIDAE	OM	MI	x	x	x							
<i>Icterus graceanae</i> *	ICTERIDAE	OM	RE	x	x	x	x	x			x	x	x
<i>Carduelis siemiradzkyi</i> *	FRINGILLIDAE	GR	MI			x	x	x					

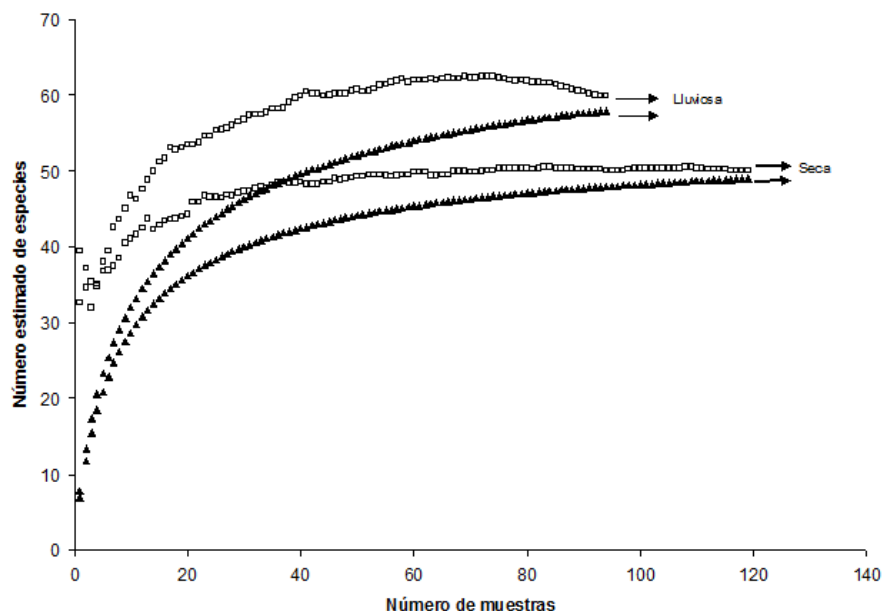


FIG. 2. Curva de acumulación de especies (filled triangles) y del estimador de riqueza Chao 2 (open squares) en el ensamble de aves durante la estación climática lluviosa y seca en el año 2003 en la reserva La Ceiba, Ecuador.

cia estable en las dos estaciones climáticas (Tabla 2).

Analizando las fluctuaciones gremiales alimenticias invierno-verano se encontró cambios en la abundancia y riqueza en los distintos gremios (Tabla 3). Los omnívoros tuvieron mayor riqueza de especies ($Z = 4,14$, $P < 0,001$) y abundancia de individuos ($Z = 2,51$, $P < 0,001$) durante la época de lluvias comparada con la época seca; los insectívoros fueron más abundantes durante la temporada de lluvias ($Z = 2,31$, $P < 0,01$); la riqueza de especies del gremio frugívoro fue mayor en la época seca ($Z = 2,69$, $P < 0,01$), mientras que los gremios nectarívoros y granívoros no mostraron variación estacional.

DISCUSIÓN

Los resultados mostraron que la estructura y composición de la comunidad de aves en la

reserva La Ceiba esta influenciada por la estacionalidad de las lluvias. Así lo respaldó el análisis de correspondencia sin tendencia, el cual mostró un gradiente entre los censos de la época de lluvias y los censos de la época seca. La presencia de especies migratorias, sumado a cambios estacionales en la abundancia de ciertas especies, serían los factores que provocarían esta diferenciación en la comunidad de aves entre las dos estaciones climáticas. El patrón de mayor riqueza de especies encontrado en la estación lluviosa concuerda con otras investigaciones en bosques secos tropicales (Karr 1976, Corcuera & Butterfield 1999, Vereá & Solórzano 2001).

Los patrones de fluctuaciones poblacionales de las especies aves han sido tradicionalmente ligados a cambios en la oferta de recursos alimenticios (Karr 1976, Blake & Loiselle 1991, Lefebvre & Poulin 1996). Utilizando esta premisa, las diferencias estaciona-

TABLA 2. Índice abundancia relativa por microtransecto de las diez especies de aves con mayores registros en las estaciones de invierno y verano, durante el año 2003, en la reserva La Ceiba Ecuador. El asterisco (*) indica diferencia significativa bajo el umbral $P < 0.05$ usando la técnica de corrección de Bonferroni. NA: No registrada.

Especies	Familia	Índice de abundancia	
		Estación lluviosa	Estación seca
<i>Amazilia amazilia</i>	TROCHILIDAE	0,70 (\pm 0,46)	0,61 (\pm 0,58)
<i>Heliomaster longirostris</i>	TROCHILIDAE	0,22 (\pm 0,27)	0,39 (\pm 0,30)
<i>Picumnus sclateri</i>	PICIDAE	0,23 (\pm 0,26)	0,44 (\pm 0,46)
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	DENDROCOLAPTIDAE	0,90 (\pm 0,64)	0,86 (\pm 0,52)
<i>Sakesphorus bernardi</i>	THAMNOPIHILIDAE	0,39 (\pm 0,36)	0,34 (\pm 0,27)
<i>Camptostoma obsoletum</i>	TYRANNIDAE	0,44 (\pm 0,31)	0,67 (\pm 0,36)
<i>Myiopagis subplacens</i>	TYRANNIDAE	0,52 (\pm 0,37)	0,37 (\pm 0,36)
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	TYRANNIDAE	0,44 (\pm 0,38)	0,27 (\pm 0,20)
<i>Myiodynastes maculatus</i>	TYRANNIDAE	0,59 (\pm 0,54)	NA
<i>Cyanocorax mystacalis</i>	CORVIDAE	0,55 (\pm 1,22)	0,35 (\pm 0,68)
<i>Turdus reevei</i>	TURDIDAE	0,87 (\pm 0,39)*	0,12 (\pm 0,17)
<i>Troglodytes aedon</i>	TROGLODYTIDAE	0,84 (\pm 0,45)*	0,28 (\pm 0,23)
<i>Poliophtila plumbea</i>	POLIOPTILIDAE	0,73 (\pm 0,63)	1,36 (\pm 0,69)*
<i>Euphonia laniirostris</i>	THRAUPIDAE	0,64 (\pm 0,81)	0,67 (\pm 0,53)

les entre los gremios alimenticios insectívoros, omnívoros y frugívoros se deberían a fluctuaciones en la disponibilidad de sus alimentos. Aunque en esta investigación no se realizaron mediciones directas de la abundancia y riqueza de insectos, Segovia (2007) halló mayor abundancia y diversificación de nichos en artrópodos en la estación lluviosa en comparación con la época seca en un bosque seco Tumbesino con similares características, a 50 km de la reserva. Si en La Ceiba ocurre lo mismo, las aves insectívoras podrían estar aprovechando este aumento de recursos que se da con la venida de las lluvias. Es complejo explicar la mayor riqueza y abundancia hallada en aves omnívoras durante la época de lluvias, pues estas especies tienen dietas variadas y pueden ser oportunistas, sin embargo, en varias especies omnívoras los insectos son parte fundamental de su dieta (Wiens & Rotenberry 1979, Naoki 2007, Riehl & Adelson 2008) y se ha demostrado que responden a cambios en la abundancia de artrópodos

(Karr 1976, Riehl & Adelson 2008). La fenología reproductiva de la vegetación ha sido poco estudiada en los bosques secos Tumbesinos, pero se sabe que existen variaciones interespecíficas e intraespecíficas, que permiten períodos de floración y fructificación tanto en la época lluviosa como en la época seca (Murphy & Lugo 1986, Best & Kressler 1995, Lozano 2002), lo que permitiría un recurso estable para las aves que se alimentan de estos recursos.

Cambios temporales en la detectabilidad de las especies podrían haber influenciado los patrones de abundancia encontrados en ciertas especies. En la región Tumbesina la principal época reproductiva se da en la estación lluviosa (Marchant 1959, Best 1992), provocando un incremento en la actividad vocal de las especies (observ. pers.). La amplia visibilidad para detectar aves en este tipo de bosque abierto, incluso en la época de lluvias, disminuye la influencia de este factor. El efecto de la variación en la actividad vocal en la detec-

TABLA 3. Promedios del número de especies y abundancia de individuos por microtransecto en cinco agrupaciones gremiales de la comunidad de aves en las estaciones climáticas de invierno y verano durante el año 2003, en el bosque seco de la reserva La Ceiba, Ecuador. El asterisco (*) indica diferencia significativa bajo el umbral $P < 0.05$ usando la técnica de corrección de Bonferroni.

Gremio	Riqueza		Abundancia	
	Estación lluviosa	Estación seca	Estación lluviosa	Estación seca
Frugívoros	0,35 (\pm 0,65)	0,61 (\pm 0,82)*	1,05 (\pm 2,90)	1,13 (\pm 1,97)
Granívoros	0,31 (\pm 0,51)	0,25 (\pm 0,45)	0,46 (\pm 0,93)	0,36 (\pm 0,70)
Insectívoros	5,19 (\pm 2,81)	4,75 (\pm 2,65)	7,99 (\pm 5,01)*	6,80 (\pm 4,67)
Nectarívoros	0,80 (\pm 0,67)	0,81 (\pm 0,78)	1,03 (\pm 1,03)	1,10 (\pm 1,46)
Omnívoros	1,18 (\pm 0,67)*	0,55 (\pm 0,82)	2,20 (\pm 2,61)*	1,26 (\pm 2,41)

ción de especies debería ser más evidente en las especies visualmente crípticas, como Mirlo Dorsiplomizo y Soterrey Criollo, sin embargo la diferencia estacional en estas especies se mantiene incluso utilizando únicamente los registros de individuos observados (Mirlo Dorsiplomizo: $Z = 4,22$, $P < 0,001$; Soterrey Criollo: $Z = 3,11$, $P < 0,001$).

El nivel de conocimiento sobre la avifauna Ecuatoriana ha mejorado sustentablemente en los últimos años (Freile 2005), sin embargo, aún quedan muchas interrogantes sobre la distribución y movimientos migratorios de las especies en el país (Ridgely & Greenfield 2001). De las especies catalogadas como migratorias en esta investigación, dos especies, Tirano Goliníveo (*Tyrannus niveigularis*) y Pinzón Pechicarmesí (*Rhodopinguus cruentus*), son reconocidas como migratorias intratropicales en Ecuador por Ridgely & Greenfield (2001) con individuos registrados en los bosques siempreverdes de la provincia de Esmeraldas en época no reproductiva. Los mismos autores comentan sobre movimientos estacionales en Mosquero Rayado (*Myiodynastes maculatus*) en la provincia de Esmeraldas, y del Jilguero Azafranado (*Carduelis semiradzeiki*) en la provincia de Loja, al igual que lo encontrado en este trabajo. Según esta investigación, Tiranillo Alirufó (*Mecocerculus calopterus*), Espatulilla Común (*Todirostrum cinereum*) y Cacique

Lomiamarillo (*Cacicus cela*) también serían especies que realizan movimientos estacionales en el suroccidente de Ecuador. Es necesaria mayor investigación sobre los movimientos migratorios de las especies en Ecuador, solamente por medio de la implementación de programas de anillamiento de aves, aplicación de técnicas de telemetría, radioisotopos o genética molecular, se podrá evaluar la distancia y magnitud de estas migraciones. Por otro lado, sería importante implementar técnicas de monitoreo de aves que permitan estimaciones poblacionales de aves con rangos grandes como Accipitridae y Psittacidae, pues estas conforman taxones diversos en los bosques Tumbesinos (Best & Kressler 1995), e incluyen varias especies endémicas y con problemas de conservación.

Los resultados de esta investigación tienen implicaciones para el manejo y conservación de las aves en la región Tumbesina, pues se evidencia que una parte importante de sus especies, incluso endémicas, realizan algún tipo de movimiento migratorio y, por tanto, utilizan varios hábitat dentro de su rango de distribución. Las especies migratorias son particularmente sensibles debido a que el estado de sus poblaciones depende de varios factores que tienen influencia en todos sus hábitat utilizados (Loiselle & Blake 1992, Rappole & MacDonald 1994, Latta & Baltz 1997). En tal

sentido, la planificación para el mantenimiento a largo plazo de la avifauna Tumbesina debe incluir la conexión de un mosaico de hábitat que permita el flujo de las especies entre estos. Aunque las especies migratorias han llamado la atención de distintos programas de conservación internacional (Duna *et al.* 2005, BirdLife Internacional 2006), estos no toman en cuenta a las especies migratorias intratropicales. En este sentido, urge poner mayor atención en las especies de aves que realizan movimientos dentro de los trópicos y emprender programas de investigación enfocados en su investigación y conservación.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se financió con el apoyo de Naturaleza y Cultura Internacional. Se agradece a Fabián Rodas y Felipe Serrano por su apoyo al diseño y constante soporte durante el desarrollo del proyecto. Igualmente, se agradece a Don Galo Castillo y toda su familia el alojamiento y desinteresado apoyo en el trabajo de campo. Maceo Galindo, Mayte Rodríguez y Cesar Caraguay apoyaron en distintas ocasiones a la toma de datos en el campo. Steven Latta, Pedro Astudillo, Juan Fernando Freile, Jorge Velásquez, Raymond McNeil, Olaf Jahn y dos revisores anónimos realizaron importantes contribuciones a este documento. El resumen en inglés fue editado por Jessie Knowlton.

REFERENCIAS

- Aguirre, Z., E. Cueva, B. Merino, W. Quizhpe, & A. Valverde. 2001. Evaluación ecológica rápida de la vegetación en los bosques secos de La Ceiba y cordillera Arañitas, provincia de Loja, Ecuador. Pp. 15–35 *in* Vázquez, M. A., M. Larrea, L. Suárez, & P. Ojeda (eds.). Biodiversidad en los bosques secos del suroccidente de la provincia de Loja: un reporte de las evaluaciones ecológicas y socioeconómicas rápidas. EcoCiencia, Ministerio del Ambiente, Herbario Loja y Proyecto Bosque Seco, Quito, Ecuador.
- Becker, C. D., & A. Agreda. 2005. Bird community differences in mature and second growth Garúa forest in Machalilla National Park, Ecuador. *Ornitol. Neotrop.* 16: 163–180.
- Best, B. J. 1992. The threatened forest of southwest Ecuador. Biosphere Publications, Leeds, UK.
- Best, B. J., & M. Kressler. 1995. Biodiversity and conservation in Tumbesian Ecuador and Peru. Birdlife International, Cambridge, UK.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess, & D. A. Hill. 1992. Bird census techniques. Academic Press, Cambridge, UK.
- Bibby, C., M. Jones, & S. Mardsen. 1998. Expedition field techniques. Bird surveys. BirdLife International, Cambridge, UK.
- BirdLife International. 2006. Conservando las aves migratorias neotropicales en los Andes tropicales. BirdLife International & U. S. Fish and Wildlife Service, Quito, Ecuador.
- Blake, J. G., & B. A. Loiselle. 1991. Variation in resources abundance affects capture rates in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk* 108: 114–130.
- Blake, J. G., & B. A. Loiselle. 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forest, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts. *Auk* 118: 304–326.
- Bullock, S. H., H. A. Mooney, & E. Medina. 1995. Seasonally tropical dry forest. Cambridge Univ. Press, New York, New York.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783–791.
- Chapman, F. 1926. The distribution of bird-life in Ecuador. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 40: 1–784.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Available from <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Colwell, R. K., & J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* 345: 101–118.
- Corcuera, P., & J. E. L. Butterfield. 1999. Bird communities of dry forest and oak woodland of western Mexico. *Ibis* 141: 240–255.

- Dunn, E. H., B. L. Altman, J. Bart, C. J. Beardmore, H. Berlanga, P. J. Blancher, G. S. Butcher, D. W. Demarest, R. Dettmers, W. C. Hunter, E. E. Inigo-Elias, A. O. Panjabi, D. N. Pashley, C. J. Ralph, T. D. Rich, K. V. Rosenberg, C. M. Rustay, J. M. Ruth, & T. C. Will. 2005. High priority needs for range-wide monitoring of North American landbirds. *Partners in Flight Technical Series no. 2*. Available from <http://www.partnersinflight.org/pubs/ts/02-MonitoringNeeds.pdf>
- Faaborg, J., W. J. Arendt, & M. S. Kaiser. 1984. Rainfall correlates of bird population fluctuations in a Puerto Rican dry forest: a nine year study. *Wilson Bull.* 96: 575–593.
- Fitzpatrick, J. W. 1980. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82: 43–57.
- Freile, J. F. 2005. Gustavo Orcés, Fernando Ortiz y el desarrollo de la ornitología hecha en Ecuador. *Ornitol. Neotrop.* 16: 321–326.
- Gotelli, N. J., & R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4: 379–391.
- Herzog, S. K., M. Kressler, & T. M. Cahill. 2002. Estimating species richness of tropical communities from rapid assessment data. *Auk* 119: 749–769.
- Jiggins, C., P. Andrade, E. Cueva, S. Dixon, S. Isherwood, & J. Willis. 1999. The conservation of three forest in south-west Ecuador. *Biosphere Publications*, Otley, UK.
- Karr, J. R. 1976. Seasonality, resources availability, and community diversity in tropical bird communities. *Am. Nat.* 110: 973–994.
- Kovach, W. L.. 2005. *MVSP - A Multivariate Statistical Package for Windows*, ver. 3.1. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK.
- Latta, S. C., & M. E. Baltz. 1997. Population limitation in Neotropical migratory birds: comments on Rappole & MacDonald (1994). *Auk* 114: 754–762.
- Lefebvre, G., & B. Poulin. 1996. Seasonal fluctuation of migrant birds and food resources in Panamanian mangrove forest. *Wilson Bull.* 108: 748–759.
- Levey, D. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit-eating bird abundance. *Ecol. Monogr.* 58: 251–269.
- Loiselle, B., & J. G. Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180–193.
- Loiselle, B., & J. G. Blake. 1992. Population variation in tropical bird community: implications for conservation. *Bioscience* 11: 838–845.
- Lozano, P. 2002. Los tipos de bosque en el sur del Ecuador. Pp. 29–49 *in* Aguirre, Z., J. Madsen, E. Cotton, & H. Balsev (eds.). *Botánica Austroecuatorialiana-Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora-Chinchipec*. Ediciones Abya Yala, Quito, Ecuador.
- Maldonado, N. 2002. Clima y vegetación de la región sur del Ecuador. Pp. 1–28 *in* Aguirre, Z., J. Madsen, E. Cotton, & H. Balsev (eds.). *Botánica Austroecuatorialiana. Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora-Chinchipec*. Ediciones Abya Yala, Quito, Ecuador.
- Malizia, L. R. 2001. Seasonal fluctuations of bird, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. *Condor* 103: 45–61.
- Marchant, S. 1959. The breeding season in south-west Ecuador. *Ibis* 100: 137–152.
- Munday, M., & G. Munday. 1992. The climate of south-west Ecuador. Pp. 7–71 *in* Best, B. J. (ed.). *The threatened forest of south-west Ecuador*. *Biosphere Publications*, Leeds, UK.
- Murphy, P., & A. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67–88.
- Naoki, N. 2007. Arthropods resource partitioning among omnivorous tanager (*Tangara* spp.) in western Ecuador. *Auk* 124: 197–209.
- Ornelas, J. F., M. Del Coro Arizmendi, L. Márquez-Valdelamar, M. L. Navarrijo, & H. A. Berlanga. 1993. Variability profiles for line transect bird censuses in a tropical dry forest in México. *Condor* 95: 422–441.
- Parker, T. A., III, T. S. Schulenberg, M. Kressler, & W. H. Wust. 1995. Natural history and conservation of the endemic avifauna in north-west Peru. *Bird Conserv. Int.* 5: 201–231.
- Pearson, D. 1975. The relation of foliage complexity to ecological diversity of three Amazonian bird communities. *Condor* 77: 452–466.
- Riehl, C., & G. S. Adelson. 2008. Seasonal insectivory by Black-headed Trogons, a tropical dry forest frugivore. *J. Field Ornithol.* 79: 371–380.

- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223–225.
- Ridgely, R., & P. Greenfield. 2001. *The birds of Ecuador. Status, distribution, and taxonomy.* Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
- Rappole J. H., & M. V. MacDonald. 1994. Cause and effect in population declines of migratory birds. *Auk* 111: 652–660.
- Remsen, J., M. Hyde, & A. Chapman. 1993. The diets of Neotropical trogons, motmots, barbets and toucans. *Condor* 95: 178–192.
- Robinson, W. D., J. D. Brawn, & S. K. Robinson. 2000. Forest bird community structure in central Panama: influence of spatial scale and biogeography. *Ecol. Monogr.* 70: 209–235.
- Rotenberry, J. T., & C. R. Chandler. 1999. Dynamics of warbler assemblages during migration. *Auk* 116: 769–780.
- Sanchez-Azofeifa, G. A., J. P. Rodríguez, & J. Nasar. 2005. Research priorities in tropical dry forests environments. *Biotropica* 37: 477–485.
- Schulenberg, T. S., & T. A. Parker III. 1981. Status and distribution of some northwest Peruvian birds. *Condor* 83: 209–216.
- Segovia, E. 2007. Comparación de la diversidad de la entomofauna entre dos parches de bosque seco en el noroccidente del Ecuador. Tesis de licenciatura, Escuela de biología. Univ. del Azuay, Cuenca, Ecuador.
- Sierra, R. 1999. Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de la vegetación para el Ecuador Continental. Proyecto INEFAN, GEF, BIRE, EcoCiencia, Quito, Ecuador.
- Statsoft. 1998. *Statistica ver. 5.1.* Statsoft Inc., Tulsa, Oklahoma.
- Stattersfield, A. J., M. J. Crosby, A. J. Long, & D. C. Wege. 1998. Endemic bird areas of the world: priorities for biodiversity conservation. *Bird Life Conserv. Ser. no. 7.* BirdLife International, Cambridge, UK.
- Terborgh, J., S. K. Robinson, T. Parker III, C. Munn, & N. Pierpont, 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecol. Monogr.* 60: 213–238.
- Unterseher, M., M. Schnittler, C. Dormann, & A. Sickert. 2008. Application of species richness estimators for the assessment of fungal diversity. *FEMS Microbiol. Lett.* 282: 205–213.
- Verea, C., & A. Solórzano. 2001. La comunidad de aves del sotobosque de un bosque deciduo tropical en Venezuela. *Ornitol. Neotrop.* 12: 235–253.
- Walther, B. A., & J. L. Moore. 2005. The definitions of bias, precision, and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28: 815–829.
- Wiens, J. A. 1989. *Ecology of bird communities.* Volume 2. Processes and variations. Cambridge Univ. Press, London, UK.
- Wiens, J. A., & J. T. Rotenberry. 1979. Diet niche relationships among North American grassland and shrubsteppe birds. *Oecología* 42: 253–292.
- Williams, R., & J. Tobias. 1994. *The conservation of southern Ecuador's threatened avifauna: final report of the Amaluza 1990-1991 Project.* BirdLife International, Cambridge, UK.
- Windsor, D. M. 1990. *Climate and moisture variability in a tropical forest: long term records from Barro Colorado Island, Panamá.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Zar, J. 1984. *Biostatistical analysis.* 2nd ed. Prentice Hall, New Jersey.