

00343  
8

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**



**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS**

**ASPECTOS REPRODUCTIVOS, ABUNDANCIA  
POBLACIONAL, CONDUCTA FORRAJERA Y USO DEL  
HABITAT DE DOS ESPECIES DE PARULIDOS  
(Aves: Parulidae), EN EL VOLCAN HOLOTEPEC,  
ESTADO DE MEXICO.**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS  
(BIOLOGIA ANIMAL)**

P R E S E N T A

**SABEL RENE REYES GOMEZ**

DIRECTORA DE TESIS:

M. en C. KATHLEEN ANN BABB STANLEY

MEXICO, D. F.

MAYO, 2003

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**TESIS  
CON  
FALLA DE  
ORIGEN**

# **PAGINACIÓN DISCONTINUA**

**DEDICATORIA**

La Dirección General de Bibliotecas,  
para difundir en formato electrónico e impreso,  
el contenido de mi trabajo de tesis.

NOMBRE: *Sabot Pineda Reyes Gómez*

FECHA: *14-NOV-2003*

CODIGO:

*A mis padres y hermanos por el gran amor que siento por ellos.*

*A todos mis sobrinos y en especial a Sarahí por quererme tanto.*

*A Elisa Ramírez, José León, Noé Pacheco y Héctor Olgún,  
por el gran amor, cariño, respeto y admiración que siento por  
ellos, y por ser una parte importante en mi vida profesional.*

**Agradecimientos:**

***A la M. en C. Kathleen Ann Babb Stanley por su acertada dirección y aportaciones a este trabajo; a los Doctores Adolfo G. Navarro Ciguenza y Patricia Escalante Pliego y Maestros en Ciencias María Fanny Rebon Gallardo y Marco Antonio Gurrola Hidalgo por sus aportaciones, comentarios y críticas en la revisión del manuscrito que sin duda lo enriquecieron.***

***A la muy estimada Dra. Graciela Gómez Álvarez por enseñarme a ser además de un académico un verdadero profesional.***

***A la M. en C. Elisa Ramírez Lomelí por su valiosa colaboración técnica en la realización de esta tesis.***

C

---

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## ÍNDICE

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	2
INTRODUCCIÓN .....	3
ANTECEDENTES .....	8
Reproducción .....	8
Abundancia .....	12
Conducta forrajera y uso del hábitat .....	14
Comentarios sobre las variables forrajeras .....	15
Limitación de recursos y competencia .....	17
Teoría del nicho forrajero .....	19
Uso del hábitat .....	21
Sobrelapamiento y amplitud de nicho forrajero .....	23
Patrones temporales .....	25
Patrones espaciales .....	26
HIPÓTESIS .....	28
OBJETIVOS .....	29
General .....	29
Particulares .....	29
ZONA DE ESTUDIO .....	30
Localización geográfica .....	30
Aspectos Históricos .....	30
Área de estudio .....	31
Suelo e hidrología .....	33
Clima .....	34
Vegetación .....	34
Fauna .....	35
MÉTODO .....	36
Trabajo de campo .....	36
RESULTADOS .....	43
Observaciones reproductivas .....	43
Índices de abundancia relativa para ambas especies .....	45
Conducta forrajera y uso del hábitat .....	55
Sobrelapamiento de la conducta y actividad forrajera .....	62
Amplitud de nicho forrajero .....	65
DISCUSIÓN .....	69
Observaciones reproductivas .....	69
Índices de abundancia relativa .....	75
Conducta forrajera y uso del hábitat .....	79
Sobrelapamiento de la conducta y actividad forrajera .....	83
Amplitud de nicho forrajero .....	85
CONCLUSIONES .....	87
RECOMENDACIONES .....	89
LITERATURA CITADA .....	90

---

**RESUMEN**

Durante dos años se estudiaron aspectos reproductivos, conducta forrajera, uso del hábitat y abundancia poblacional de dos parúlidos (*Ergaticus ruber* y *Basileuterus belli*) sobre un transecto altitudinal en un bosque de encino-pino en el Estado de México. La conducta y actividad forrajera fueron examinadas por medio del análisis de los componentes principales (PCA). Los índices de solapamiento y amplitud de nicho forrajero, se analizaron por medio de ecuaciones de Pianka (1973) y Levins (1968) respectivamente.

La época reproductiva de *E. ruber* fue de junio a septiembre, los nidos son contruídos con una cubierta superior (techados), y puestos entre la base de gramíneas en claros de bosque, el sitio de anidación conservó una pendiente de inclinación de 45°. La nidada fue en promedio de tres huevos. Con excepción de primavera, *E. ruber* resultó ser más abundante que *B. belli* en el resto del año. Por otro lado *E. ruber*, mostró una mayor distribución espacial en comparación con *B. belli* a lo largo del transecto. En verano ambas especies mostraron un cambio significativo en la conducta y actividad forrajera, lo cual coincide con la época reproductiva, demostrando con ello, cierta plasticidad en la utilización del hábitat en respuesta a la disponibilidad del recurso alimenticio y a las interacciones con otras aves. Se encontró que el sitio y estrato forrajero, son las dos dimensiones que más influyen en la configuración del nicho espacial y temporal. Ambas especies se separan más durante el año en el uso del estrato y sitio forrajero, ya que estas dos dimensiones presentaron menores porcentajes de solapamiento, en contraste con la técnica forrajera, que es la que menos se segrega. El menor índice de amplitud de nicho forrajero de *B. belli*, demostró que esta especie usa el espacio de manera más especialista con respecto a *E. ruber*. La conducta forrajera y uso del hábitat, ofrecen importantes elementos para interpretar patrones reproductivos, abundancia poblacional con relación a la explotación de los recursos, así como las capacidades de estas dos especies para coexistir en un mismo hábitat.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



---

**ABSTRACT**

Warbler's reproductive aspects, foraging behavior, habitat use and population abundance were studied during two years on an latitudinal transect in the State of Mexico. Behavior and foraging activity were analyzed using principal components analysis. The index for overleaping and extent of foraging niches, were analyzed by means of the Pianka and Levins equations.

Reproductive period of *Ergaticus ruber* occurs from June to September, nests are constructed with a superior cover, and placed within the grass. The nesting sites have a slope of 45 degrees. *Ergaticus ruber* was more abundant than *Basileuterus belli*. On the other side, *E. ruber* showed a greater spacial distribution comparing to *B. belli*. In summer both species presented significant changes in behavior and foraging activity, coinciding with the reproductive period, which demonstrates plasticity in habitat use. Site and foraging strata are the two dimensions which influence most in the spatial and temporal configuration of the niche. The species diverge more during the year in using the foraging site and strata, contrary with the foraging technique which separated them less. The minor index for foraging niche amplitude of *B. belli* demonstrates that this species uses the environment in a more specialist way, with respect to *E. ruber*. The foraging behavior and habitat use offer important elements to understand reproductive patterns and population abundance related with the exploitation of natural resources, and also as the capabilities of these species to coexist in the same habitat type.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

---

## INTRODUCCIÓN

La avifauna mexicana se destaca por el gran número de especies distribuidas en el territorio nacional. De las aproximadamente 10,000 especies registradas en el mundo, 1060 (11%), se encuentran en México, de las cuales 128 especies son consideradas entre endémicas y cuasiendémicas (Escalante y Peterson 1992, Navarro y Benítez 1993, Flores y Geréz 1994 y A.O.U. 1998).

En particular las aves constituyen un grupo de vertebrados, que no sólo por el deterioro y transformación de sus hábitats, sino también por el comercio ilegal que se ejerce de sus especies se encuentra situadas en alguna categoría de riesgo (Ceballos 1993).

Es importante poner especial atención al estudio de aquellas especies que por distribuirse únicamente en nuestro territorio, tenemos la gran responsabilidad de vigilar su conservación. Por consiguiente, es necesario que se privilegie el estudio de esas especies, aportando el conocimiento necesario que contribuya a la búsqueda de alternativas para su preservación.

En el presente trabajo se estudiaron dos especies de aves, pertenecientes al orden Passeriformes, de la familia Parulidae; una de ellas considerada como endémica y la otra cuasiendémica, ambas de bosques templados mexicanos. Con ellas se buscó contribuir, no sólo con algunos aspectos del conocimiento de su reproducción, sino también con lo relacionado con sus abundancias poblacionales y sus interacciones con el hábitat, tales especies son *Ergaticus ruber* (Swainson 1827) y *Basileuterus belli* (Giraud 1841), (Figuras 1 y 2).

La importancia de estudiar a las aves que se encuentran dentro de la familia Parulidae, radica en que éstas son un grupo de organismos que reflejan una gran sensibilidad a cambios en la vegetación y son considerablemente más sensibles a los cambios en la estructura vegetacional y estados sucesionales, y más aún a manipulaciones silvícolas (Morse 1971a, 1977 y 1985). Ejemplos de estos casos lo

constituyen las especies: *Cardellina rubrifrons* que no ocupa áreas con grados de perturbación significativa, *Dendroica graciae* que es una especie muy sensible a la tala de los bosques y *Dendroica virens* que es extremadamente sensible a cambios en el tamaño del hábitat no ocupando hábitats pequeños y fragmentados (Beals 1960, Franzreb 1978, Titterington *et al.* 1970). Por lo anterior se desprende que el estudio de los parúlidos endémicos y cuasiendémicos y la relación que existe con sus hábitats, puede mostrar información valiosa sobre el estado de conservación en el que se encuentran las zonas donde estas aves habitan ya que no se sabe con certeza cuáles son sus interacciones con el hábitat. Por otro lado el estudio del uso del hábitat, podría ayudar a la búsqueda de estrategias para la conservación de las especies de parúlidos endémicos y cuasiendémicos en nuestro país. Otra ventaja importante de estudio de los parúlidos lo propone Morse (1985), indicando que estas aves ofrecen excelentes oportunidades para el estudio sobre selección del hábitat, debido a su conspicuidad y a la tolerancia hacia otros congéneres.

La susceptibilidad a la depredación, el éxito reproductivo y la forma como se proveen del recurso alimenticio, así como la abundancia del propio recurso, determinan en gran medida en las aves paserinas su permanencia en un hábitat determinado (Lack 1966; Wiens 1989). Por esto, las investigaciones sobre reproducción, uso del hábitat y conducta forrajera tienen una gran relevancia sobre todo en las especies con distribución restringida (González y Pozas 1982). Los estudios en nuestro país sobre estos aspectos no son escasos; aún así es necesario se realicen trabajos que aborden con mayor profundidad estos temas.

Los parúlidos son aves que se encuentran distribuidas ampliamente en el Nuevo Mundo. Son generalmente pequeñas, de hábitos insectívoros y algunas frugívoras estacionales, miden entre 100 a 180 mm de longitud. Son comunes en bosques deciduos de coníferas y regiones tropicales y subtropicales, la distribución de estas especies en el Continente Americano va desde el norte de los Estado Unidos, hasta las regiones tropicales y subtropicales de Sudamérica (AOU. 1998). La mayoría de ellas migran en bandadas en busca de mejores condiciones para alimentarse y/o reproducirse

(Morrison *et al.* 1992). En zonas templadas, generalmente hacen uso de los estratos arbóreos para la búsqueda de su alimento, pero algunas especies también suelen situarse en los estratos más bajos de la vegetación como el arbustivo y herbáceo, inclusive utilizan el estrato rasante (Petit *et al.* 1993). Otras tantas como *Mniotilta varia*, hacen uso de los troncos de los árboles para buscar su alimento, de la misma manera que lo hacen otras aves de las familias Certhiidae y Sittidae (Martin y Finch 1995). La AOU (1998), cita 88 especies de parúlidos para el continente americano, de éstos en México se encuentran 6 especies endémicas, 11 residentes y 48 migratorias (AOU. 1998; Howell y Webb 1995).

El esclarecimiento sobre aspectos reproductivos, abundancia poblacional y uso del hábitat, en estas dos especies de parúlidos endémicos (*Ergaticus ruber* y *Basileuterus belli*), podrían ayudarnos a comprender sus interacciones y requerimientos con su medio. Creemos que la información que aporte el presente trabajo, puede ser de gran utilidad, para poder entender y proponer en un futuro, estrategias de conservación para estas y otras especies endémicas.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

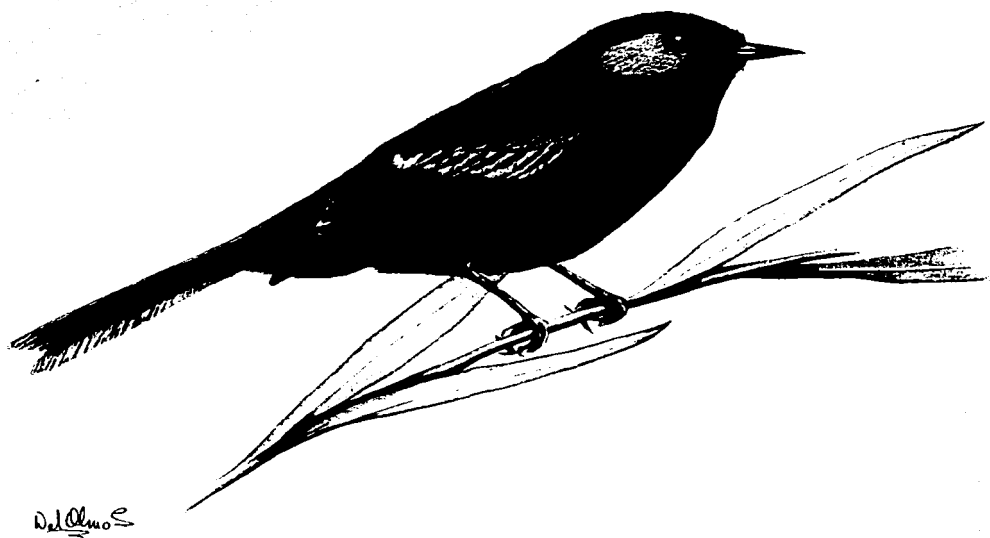


Figura 1. *Ergaticus ruber* (Chipe rojo mejillas plateadas).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Figura 2. *Basileuterus belli* (Chipe cejidorado).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

---

**ANTECEDENTES*****Reproducción***

La selección del sitio de anidación es importante para asegurar el éxito reproductivo en muchas especies de aves (Pleszczynska 1978, Clark *et al.* 1983). Las especies que sitúan su nido en zonas abiertas (claros del bosque), pueden verse mayormente afectadas por los cambios climáticos, la extrema fragmentación de los hábitats y la depredación (Sockman 2000). Las especies de aves que anidan en bosques templados están asociados con hábitats específicos, debido a que les proporcionan las fuentes necesarias para la reproducción y sobrevivencia, de tal manera que los sitios de anidación, son seleccionados teniendo en cuenta diversos factores bióticos y abióticos, que de no estar presentes, pondrán en riesgo la reproducción e incluso la propia supervivencia de la especie (Steele 1993). Otros autores insisten que la selección del microhábitat para localizar el sitio de anidación, es importante en la obtención de los requerimientos metabólicos, para el debido desarrollo de los pollos (Calder 1973, Austin 1974).

La mayoría de investigadores, únicamente señalan que los recursos alimenticios, deben estar accesiblemente dispuestos para cubrir el gasto energético requerido por las crías, y que en consecuencia, la disponibilidad del alimento es importante en los distintos sucesos reproductivos (*P. ej.* Rodenhouse 1986, Simons y Martin 1990). Para las aves insectívoras que se reproducen en bosques templados, la disponibilidad de sitios de anidación y lugares para conseguir alimento varían ampliamente de un hábitat a otro y tienen un efecto significativo en su selección (Martín 1988). Dichos sitios de anidación, deben también ser seleccionados en lugares donde la tasa de depredación de pollos y huevos resulte mínima (Rodenhouse 1986). Las aves insectívoras pequeñas de zonas templadas que anidan en el suelo, como sucede en muchos parúlidos (Skutch 1954), se encuentran dentro de los grupos más susceptibles y afectados, debido al cambio en la estructura del hábitat, que los han llevado al decremento en sus poblaciones por depredación, competencia de orilla o por parasitismo de otras aves

(Ambuel y Temple 1983, Blake y Karr 1984, Robbins *et al.* 1989, Gates y Gysel 1978, y Wilcove 1985). En este sentido, Latta *et al.* (1995) y Keyser *et al.* (1998), han experimentado con nidos artificiales, para esclarecer los patrones y tasas de depredación de huevos en selvas tropicales y zonas templadas. Estos investigadores concluyen, que las tasas de depredación fueron mayores en los nidos que son colocados en el suelo, que aquellos que son puestos entre la vegetación. En este sentido autores como MacArthur (1958), Ricklefs (1969) y George (1987), opinan que las formas de depredación de nidos que son colocados en diversos estratos, puede ser un mecanismo importante de regulación de las poblaciones, en especial en diversas especies de parúlidos

Últimamente, muchos especialistas como Haskell (1995), Latta *et al.* (1995), King (1995), Murcia (1995), Major (1996), Igl y Johnson (1997), Keyser *et al.* (1998), Small y Hunter (1988), Rangen *et al.* (2000), Powell y Steidi (2000) entre otros, han enfocado todos sus esfuerzos en estudiar las causas del decline poblacional en aves de zonas templadas y tropicales, argumentado que la mayor preocupación de estos eventos son la acelerada degradación y fragmentación de los hábitats, propiciando altos niveles de depredación de nidos, acentuándose tales acontecimientos en los bordes de bosques alterados, induciendo con ellos al parasitismo por parte de otras aves, en especial por el género *Molothrus*.

En general los estudios sobre aspectos reproductivos en las aves no son muy abundantes, siendo más recientes los realizados por Burke y Nol (1998), Braden (1999), Ricketts y Ritchison (2000), Powell y Steidi (2000) y Sockman (2000). Burke y Nol (1998), argumentan que *Seiurus aurocapillus*, selecciona territorios con alta biomasa de presas, generalmente invertebrados, los cuales se encuentran en proporción de 10 a 36 veces más alta en los sitios seleccionados para la anidación que en el resto del bosque. Braden (1999), encontró que la colocación del nido de *Poliophtila californica*, no es al azar con respecto a la composición y estructura de la vegetación, él sugiere que la elección del sitio de anidación de este silvido, está enteramente relacionado con la disponibilidad tanto de los sitios de anidación como de los recursos alimenticios. Ricketts y Ritchison (2000), afirman que los nidos del parúlido *Icteria virens*, son puestos en áreas con mayor



cantidad de follaje arbustivo y menos cobertura del dosel de árboles, concluyendo que estas características estructurales de la vegetación tienen relación con la menor depredación de huevos en el nido y de volantones. Powell y Steidi (2000), argumentan que la causa más común del fracaso reproductivo en la especie *Vireo bellii*, es la depredación, seguida del parasitismo por otras aves. Por el contrario Sockman (2000), argumenta que no existen evidencias que la variación en la cobertura vegetal, afecte la depredación de los nidos y que la localización de éste, está determinada por otros factores como el microclima y el éxito de los propios padres para alimentar a las crías. Los nidos que son colocados en claros del bosque, responden a muchos factores, uno de ellos es la depredación. La selección del sitio óptimo de anidación, implicará un mayor desgaste en tiempo y energía, y una ganancia en el éxito reproductivo; el mismo autor concluye que el hecho de que las aves construyan sus nidos en sitios abiertos trae como consecuencia una ganancia favorable en cuanto a termorregulación de los huevos y pollos, ya que los rayos solares favorecen generando un microclima al penetrar directamente al sitio de anidación. Las conclusiones de Sockman (2000), indican que ésto es apenas el comienzo, para entender la dinámica sobre la elección de los sitios de anidación, en las aves que anidan en el suelo.

Durante la revisión bibliográfica, no se encontró literatura que refiriera aspectos reproductivos de *Basileuterus belli*. Por el contrario para *Ergaticus ruber*, existen trabajos realizados por Elliott (1969) y Haeming (1977), que han estudiado a la especie en el Parque Nacional Desierto de los Leones, Miguel Hidalgo y el Parque Nacional Iztapalapa en México, respectivamente. Ambos autores señalan que los individuos de esta especie, construyen sus nidos en los claros de los bosques maduros de coníferas, donde los rayos solares penetran directamente tres horas diarias en promedio, los mismos autores mencionan que existe una creciente competencia por la demanda de sitios de anidación. El área de reproducción defendida previo a la nidada, varía dependiendo del número de machos, densidad de la vegetación y configuración del terreno. En las localidades estudiadas, Elliott (1969), señala que esta especie coloca sus nidos dentro del estrato herbáceo, directamente en una leguminosa de la especie *Acaena elongata*, por su parte Haeming (1977), descubre que la especie construye sus nidos entre el zacatón compuesto por la especie *Epicampes macroura*, así mismo en un

estudio realizado por Reyes (1993) en el Parque Nacional Malinche, Tlaxcala, encontró que *Ergaticus ruber* también construye sus nidos dentro de gramíneas amacolladas, compuestas particularmente por la gramínea *Epicampes macroura*, que conforma el estrato predominante en ese sitio.

Elliott (1969) menciona que *E. ruber* construye nidos de dos tipos, en forma de copa y en forma de horno, no encontrando una correlación significativa entre la forma del nido con la cobertura del follaje y/o la estructura de la vegetación. Al respecto, Skutch (1954) señala que es típico de los parúlidos, construir sus nidos en forma de horno (techados). Por su parte Dawn (1963), apoya este hecho al estudiar el congénere *Ergaticus versicolor* en el estado de Chiapas México. Por otro lado, Rowley (1966), encontró un nido de *Ergaticus ruber* en forma de copa, en la Sierra Madre del Sur en el estado de Oaxaca, a finales de junio cuando la época reproductiva está finalizando.

Respecto al tamaño de la nidada, diversos autores han hipotetizado, que las aves ponen un promedio de huevos en cada nidada que magnifique su éxito reproductivo (Lack 1947b, Drent y Daan 1980, Lassells 1991, Stearns 1992). En este sentido Kluyver (1951) demostró que la densidad poblacional tiene un efecto sobre el tamaño de la nidada, de tal manera que en recientes experimentos Both *et al.* (1998), demostraron que la media anual en el tamaño de la nidada en las aves está frecuentemente relacionada inversamente con la densidad poblacional, a este suceso los especialistas le han llamado "densidad dependiente del tamaño de la nidada". Both (2000) apoyó este hecho, argumentando que dicha densidad es una respuesta conductual de las hembras para ajustarse, sobre la base de la densidad poblacional y así asegurar el alimento disponible de la progenie, durante el proceso reproductivo. Boht (2000) concluye experimentalmente que la "densidad dependiente del tamaño de la nidada" tiene un fuerte componente "adaptativo," que predice el número de parejas reproductoras que pueden alimentarse eficientemente, ya que a partir de ese momento en adelante la competencia por el recurso alimenticio durante este periodo es importante.

Con respecto al tamaño de la nidada de *E. ruber* y *B. belli*, Skutch (1954) argumentó que en general para las especies de la familia Parulidae, ésta consta de 2 a

4 huevos, siendo de 3 en promedio, lo cual se encuentra en función tanto de la disponibilidad de los recursos alimenticios, como de la abundancia de la especie.

### **Abundancia**

Los estudios sobre densidad y abundancia poblacional de parúlidos en bosques templados no han sido escasos, destacan entre ellos los de Springer y Stewart (1948), Eisenmann (1955), MacArthur (1958), Stenger (1958), Mayfield (1973), Morse (1976), Moore (1980), Morrison (1981), Dunning y Brown (1982), Nocedal (1984), Weinrich (1989), Gómez y Reyes (1992), Rodenhouse y Holmes (1992) y Wenny *et al.* (1993). Por ejemplo desde las propuestas de Springer y Stewart (1948) a los argumentos de Rodenhouse y Holmes (1992), todos han enfatizado sobre la importancia de la disponibilidad de los recursos alimenticios como un factor determinante en la reproducción, la cual influye directamente sobre la densidad y abundancia poblacional de aves passeriformes como los parúlidos. Otros investigadores como Clutton-Brock *et al.* (1987) han concluido en la existencia de una relación directa entre la densidad de una población y su éxito reproductivo, trayendo como consecuencia que el aumento en la densidad poblacional, provoque un incremento en la competencia por los recursos en las poblaciones. En este sentido, Morse (1990), argumenta que el impacto de cómo, cuando y donde toma el recurso alimenticio una especie (forrajeo), sobre otros miembros de la misma o incluso sobre otras especies, repercute sobre sus abundancias.

Nocedal (1984) relaciona la densidad de algunos parúlidos residentes y migratorios con el tipo de hábitat en bosques templados, encontrando que *Ergaticus ruber* fue más abundante en el bosque de pino-aile, con respecto al bosque de encino en la estación de verano, por el contrario *Basileuterus belli* sólo se registró en este último tipo de bosque en verano, con una densidad mucho menor que la de *Ergaticus ruber*. En el mismo sentido, Gómez y Reyes (1992) en un estudio con parúlidos en un bosque de pino-aile encontraron que existe una relación entre la densidad de estas aves y el hábitat en el que se encuentran, señalando que *Ergaticus ruber* es el parúlido más abundante dentro de ese hábitat.

Morrison (1991), estudió tres especies de parúlidos (*Vermivora celata*, *Oporornis tolmiei* y *Wilsonia pusilla*) en una plantación joven de Abeto de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), encontrando que la densidad de estas especies no se correlaciona con simples diferencias en la estructura de la vegetación, dicho autor señala que los árboles deciduos y arbustos fueron abundantes en dicha plantación, y estos fueron muy usados por la especie *Vermivora celata*. La especie *Oporornis tolmiei* se concentró en arbustos y *Wilsonia pusilla*, explotó los árboles deciduos, dicho autor concluyó que la densidad poblacional de parúlidos no siempre se correlaciona con la estructura del hábitat. Wenny *et al.* (1993) han tratado de interrelacionar la densidad de los parúlidos *Oporornis formosus*, *Seiurus aurocapillus* y *Helmitheros vermivorus* con el hábitat y los requerimientos de área mínima, encontrando que las densidades más altas para estas especies fueron las partes internas de bosques con extensiones territoriales mayores a 800 ha.

Las mayores discusiones, se centran en el sentido de explicar las bajas densidades de los parúlidos en los márgenes de los bosques, con respecto a la parte interna, argumentando que en las orillas, estas aves sufren un incremento en los niveles de parasitismo de crianza por *Molothrus ater* (Wenny *et al.* 1993). Así también otros factores que afectan el éxito reproductivo de los parúlidos que anidan en el suelo en el interior de los bosques, son la depredación y las desproporciones de sexos (Burger 1988). Estos dos factores junto con la fragmentación de los hábitats, son los que más han contribuido a reducir las poblaciones de aves en edad reproductiva en bosques fragmentados (Burger 1988, Haskell 1995, Latta *et al.* 1995, King 1995, Murcia 1995, Major 1996, Igl y Johnson 1997, Keyser, *et al.* 1998, Small y Hunter 1988, Rangen *et al.* 2000, Powell y Steidi 2000). Finalmente Wenny *et al.* (1993), concluyen que las relaciones cualitativas entre la densidad de los parúlidos y las variables de la vegetación, no son fácilmente predecibles y todavía aún son oscuras y que son necesarios estudios adicionales, para esclarecer las relaciones entre la densidad de parúlidos y la estructura de la vegetación.

En la actualidad, la reciente preocupación de muchos ornitólogos, sobre el decline poblacional de numerosas especies de aves paserinas, los ha llevado a investigar dicho

fenómeno en bosques templados. Ambuel y Temple (1983), Blake y Karr (1984), y Robbins *et al.* (1989) por ejemplo, han señalado que las aves insectívoras que anidan en el suelo, como muchos parúlidos, están entre las más afectadas por la extensa fragmentación de los bosques.

Blake *et al.* (1994) estudiaron las variaciones anuales en poblaciones de aves de bosques de coníferas, encontrando que las fluctuaciones en abundancia en algunos parúlidos residentes, ocurren en respuesta a los eventos reproductivos y a cambios sucesionales en el hábitat, los mismos investigadores proponen considerar, que las variaciones temporales en abundancia poblacional se dan en una escala distinta a la espacial. Estos autores concluyen que se deben separar las fluctuaciones en abundancia poblacional de corto plazo (*P. ej.* entre estaciones del año) ya que no son más que un componente natural de las dinámicas poblacionales influenciadas por la disponibilidad de los recursos alimenticios y los eventos reproductivos, de las fluctuaciones a largo plazo, que son las que sugieren fundamentalmente cambios en las abundancias de las especies y que tienen importancia crítica para la conservación.

### ***Conducta forrajera y uso del hábitat***

Los patrones de forrajeo (búsqueda y elección del alimento) y la repartición de los recursos son temas abordados ampliamente por diversos ecólogos de aves, por ejemplo estudios sobre las diferencias y técnicas de forrajeo (Szaro *et al.* 1990), selección del alimento (Airola y Barret 1985), uso de substratos y preferencias en los tipos de vegetación (Kuban y Neill 1980), estructura de la vegetación (Holmes y Robinson 1981, Parker 1986 y Morrison *et al.* 1985, 1987), búsqueda y eficiencia de tácticas forrajera (Maurer y Whitmore 1981, Robinson y Holmes 1982), disponibilidad de recursos (Robinson y Holmes 1982, Holmes y Recher 1986), forrajeo óptimo (Szaro y Balda 1979, Alatalo 1981), posturas y posiciones de forrajeo (Alatalo 1982). Sin embargo pocos estudios han enfatizado en examinar cambios anuales en la conducta forrajera, aún cuando las diferencias sustanciales en la abundancia de aves, composición de especies y patrones temporales afectan directamente la disponibilidad del alimento, así como la

selección de territorios reproductivos (Grubb 1975, 1977, 1978; Szaro y Balda 1986 y Szaro 1986).

Los estudios sobre la explotación de los recursos alimenticios, han sido una gran motivación desde hace 35 años para numerosos investigadores que se dedican a estudiar la conducta forrajera y el uso del hábitat en las aves. Estos trabajos se han enfocado en tres aspectos fundamentales: 1) las variables forrajeras, que frecuentemente no reciben una adecuada atención; 2) la limitación del alimento con relación a la competencia y 3) la teoría del forrajeo óptimo y la teoría del nicho. Los anteriores tópicos involucran, desde luego tres niveles jerárquicos: individuos, poblaciones y comunidades. La explotación de los recursos comprenden muchas y diversas variables que interactúan para saber dónde, cuándo y cómo toman los recursos alimenticios las aves, lo cual constituye un aspecto complejo de estudio.

#### *Comentarios sobre las variables forrajeras*

Distintas variables forrajeras han sido frecuentemente mal manejadas en estudios que involucran aspectos de forrajeo en las aves (Morse 1990), este autor propone que dichas variables se deben manejar bajo cuatro perspectivas básicas: (1) la variabilidad en escala de observaciones y estandarización de terminología, así como tamaño de la muestra; (2) la variabilidad individual; (3) la variación temporal y (4) variación entre miembros de una población.

Un problema en la falta de uniformidad en la escala de observaciones es hacer divisiones muy arbitrarias del hábitat, que pueden llegar a subestimar o sobre estimar las variables forrajeras. Los estudios en la conducta forrajera en aves terrestres adolecen de una falta de estandarización del grupo de datos incluidos, así como el uso de terminologías para clasificar diferentes actividades forrajeras (Remsen y Robinson 1990). El mismo autor propone que cinco debieran ser las categorías estandarizadas para estudiar conductas forrajeras en los cuales estarían incluidos: la forma de búsqueda del alimento, la forma de ataque, los sitios específicos de forrajeo, los estratos o superficies donde forrajean las aves y el tipo de alimento consumido (taxón del

---

alimento consumido). Morse (1990) indica que es necesario el uso de una escala estandarizada para todas aquellas variables utilizadas para el forrajeo de las aves.

La segunda categoría que propone Morse (1990), para garantizar el buen manejo de los datos sobre forrajeo, es tomar en consideración la variabilidad en el ámbito hogareño del individuo. Esto se refiere que hay individuos más fáciles de detectar en deferentes partes del hábitat que otros, lo cual tiene que ver con la conspicuidad de la especie y la fenología de la vegetación, ya que en un determinado momento un ave puede ser muy conspicua pero la cobertura del follaje influirá en su localización.

La tercera categoría que propone Morse (1990) es que la variación temporal puede también meter muchos sesgos en los estudios de forrajeo. Esto generalmente se refiere al manejo de las escalas de tiempo. Estudios realizados en cortos periodos de tiempo, corren un gran riesgo de presentar resultados alterados o con una gran ausencia de información. El mismo investigador recomienda homogenizar los tiempos de muestreo, así como el hacer comparaciones congruentes de temporadas. Otra variación temporal que incide fuertemente en los patrones de forrajeo son los cambios climáticos. La época de lluvias trae como consecuencia la humedad del follaje y éste es uno de los factores más serios que afectan a las aves que colectan su alimento en esos sitios, así que una comparación entre el forrajeo de un follaje seco contra un follaje húmedo, los resultados pueden diferir marcadamente (Morse 1990).

Por último la variabilidad entre los miembros de la población conduce a diferencias sobre las predicciones de los patrones de forrajeo, esto debe ser considerado en una propuesta de estudio. Por el contrario las diferencias entre machos y hembras, adultos y juveniles, es un aspecto que ha sido considerado en muchos trabajos. Selander (1966), por ejemplo encontró diferencias entre el tamaño de los picos de hembra y machos del carpintero *Centurus striatus*. Sherry y Holmes (1985) descubrieron que los machos de *Dendroica caerulescens* forrajean en niveles más bajos que las hembras. En este mismo sentido Hanowski y Niemi (1990) señalan que el desconocimiento de los sexos en el análisis de datos sobre forrajeo induce a percepciones erróneas, ya que en un estudio, él detectó que los machos de *Dendroica*

---

*coronata* forrajean más alto que las hembras. Por otro lado, Davies y Green (1976) señalan que los fenómenos de subordinación entre adultos y juveniles influyen en la percepción de la conducta forrajera, incluyendo conductas de dominancia y segregación de individuos dentro del hábitat.

#### *Limitación de recursos y competencia*

Los experimentos realizados para probar limitaciones de los recursos alimenticios se han hecho dentro de un laboratorio, por medio de manipulación y suministro de alimento. Pocos de ellos se han efectuado directamente en campo con aves passeriformes (*P.ej.* Krebs 1971). Dichos experimentos de campo se realizaron durante el invierno, ya que especialistas como Lack (1954), Pulliam y Millikan (1982), aseguran que los recursos alimenticios para aves residentes de regiones boreales están limitados en esta estación.

Por otro lado, el invierno no es la única estación climática en la que existe limitación de recursos alimenticios, muchas veces suele ocurrir así, pero no es la regla (Morse 1990). Los estudios sobre forrajeo, se han enfocado sobre tiempos cortos para esclarecer la sobrevivencia únicamente de las aves adultas, especialmente en el invierno (Morse 1990). Sin embargo la supervivencia de invierno constituye sólo una parte de la problemática de las aves, ya que otro factor mayor es su reproducción.

La reproducción en la inmensa mayoría de aves passeriformes de zonas templadas, ocurre durante la primavera y el verano (Morse 1990). Este es el periodo más favorable para tal evento y es una condición importante que les permite a las aves acumular recursos energéticos adicionales para la reproducción, e incluso estas mismas reservas les puede ayudar a sobrevivir en el invierno cuando el alimento es más escaso, sin embargo, algunas especies de passeriformes tienen una alta tasa de mortalidad, de tal manera que la importancia de los sucesos reproductivos y las contingencias de invierno son dos componentes que se relacionan con la sobrevivencia en las aves, aunque estos dos componentes también suelen ser independientes (Morse 1990). Morse (1976) documentó este aspecto en estudios hechos con parúlidos, donde detectó un decline poblacional mayor al 50% de estas aves, concluyendo que tales sucesos se



---

debieron a la falta de alimento para los pollos durante periodos de aguaceros que influyeron en las altas tasas de mortalidad.

Los desastres ocurridos durante la época reproductiva no pueden ser atribuidos únicamente a la escasez de los recursos alimenticios, bien puede ser una de las causas, pero no la única (Diamond 1978), este mismo autor argumenta respecto a lo anterior, que los cambios aparentes en el nicho forrajero no pueden cuantificar ampliamente las evidencias sobre la competencia alimenticia, pero que dichos cambios pueden ser utilizados para explicar parsimoniosamente algunos eventos que ocurren dentro del nicho forrajero. Por otro lado Connell (1975), asume que la competencia no es un factor estructural importante en las comunidades de aves, concluye que las pruebas sobre limitación de los recursos y competencia no son fáciles para ser demostradas en el campo, especialmente en aves. No obstante Connor y Simberloff (1979) aseguran haber obtenido importantes avances en el esclarecimiento de la competencia e incluso Schoener (1983), es más alentador en sus investigaciones, argumentando que en 150 trabajos experimentales, la competencia fue adecuadamente demostrada en el campo, aunque solo siete de ellos, se refieren a las aves.

Morse (1990) propone que la conducta forrajera asociada con la limitación de los recursos, induce a promover conductas agresivas inter o intraespecífica, pero también argumenta que existen conductas agresivas aún cuando los recursos no se encuentran aparentemente limitados. Esto lo explica al observar interacciones hostiles entre parúlidos, durante la mayor abundancia de alimento (insectos), concluyendo que tal conducta modifica los patrones de forrajeo. Las conductas de agresividad entre los parúlidos no pueden tomarse como evidencia para señalar una limitación de los recursos alimenticios (Morse 1990)

Las especies que muestran semejanzas ecológicas importantes, deben diferir de alguna manera para lograr su permanencia en un mismo tipo de hábitat (Martin y Finch 1995, Gómez 2002). Tales diferencias señalan los límites de competencia interespecífica sobre el número de especies que pueden coexistir en un mismo hábitat (Schoener 1974, Gómez 2002). A este respecto Lack (1971) señala que especies del

género *Parus*, difieren en cuanto a su morfología, así como al tamaño y tipos de presas consumidas, tales diferencias interespecíficas los limitan a explotar sitios específicos y estratos donde toman su alimento durante las estaciones del año. En este sentido diversos autores como Morse (1974), Lawton y Hansell (1981), Connell (1983) y Schoener (1983), han afirmado que la competencia interespecífica es a veces asimétrica. Por lo que Morse (1985), afirma que los parúlidos ofrecen excelentes oportunidades para estudios de este tipo de interacciones e incluso para estudios de selección de hábitat, ya que el mismo investigador señala que cinco a seis congéneres de parúlidos, pueden estar coexistiendo en un mismo tipo de hábitat con distintas estrategias de explotación de recursos.

#### *Teoría del nicho forrajero*

Por su conspicuidad y hábitos, las aves se han usado como modelo para el estudio de la teoría del nicho forrajero. Autores como Emlen (1966), MacArthur y Pianka (1966), Krebs *et al.* (1983), Krebs y McCleery (1984), Stephens y Krebs (1986), Stephens (1990), Sherry (1990), han aportado extensa información sobre los modelos de la teoría forrajera. Uno de los modelos predijo que la especialización de la dieta, podría variar positivamente con la abundancia de los recursos (Emlen 1966, MacArthur y Pianka 1966).

La teoría del nicho forrajero, ha generado amplias discusiones, ya que ha sido tomado como una medida para valorar la especialización de la dieta alimenticia. El término "nicho" aunque en la actualidad es un término que se ha vuelto más comprensible, históricamente fue un concepto muy difícil de definir y cuantificar. Por ejemplo Grinnell (1904), concebía el "nicho" en términos de "microhábitat," lo que hoy conocemos como nicho espacial. Elton (1927), fue uno de los primeros quien concibió al nicho como el estado funcional de un organismo en su comunidad y no como sinónimo de su hábitat. Los experimentos clásicos de Gause (1934), señalan un principio de exclusión importante: si dos especies coexisten en un mismo tipo de hábitat, deben estar ocupando nichos diferentes. Este principio sentó las bases para que Hutchinson (1965), construyera una rigurosa teoría del nicho. En sus inicios Hutchinson (1953),

---

sugirió que el nicho podía representarse como un espacio multidimensional, en cuyo seno, el medio permite al individuo o a la especie sobrevivir indefinidamente.

El concepto de nicho de Hutchinson (1957), es susceptible de medición y de manipulación matemática. Por su parte MacArthur y Levins (1967), han señalado que el término ecológico "nicho" y el término genético "fenotipo," son conceptos paralelos, porque ambos comparten un número infinito de atributos, siendo los más importantes, que ambos sirven para verificar diferencias entre individuos y especies.

En los estudios para integrar la teoría del forrajeo óptimo y la teoría del nicho Werner (1977), usó la teoría del forrajeo óptimo para hacer predicciones acerca de las relaciones del nicho y la coexistencia de tres especies de gorriones (*Lepomis macrochirus*, *L. cyanelus* y *Micropterus salmoides*), construyó curvas de costo-beneficio para encontrar la relación en el forrajeo de presas, bajo condiciones controladas de laboratorio, usando como variable el tiempo y la eficiencia de captura de diferentes artículos alimenticios por cada una de las tres especies. El tamaño y la forma de estas aves en relación con el tipo de alimento consumido fueron factores que afectaron fuertemente los resultados. Por ejemplo la especie *Lepomis cyanelus*, sólo coexistió en el mismo sitio por segregación del hábitat, en cambio *Lepomis macrochirus* y *Micropterus salmoides* se sobrelaparon fuertemente en la utilización del mismo tamaño de presas. Las técnicas aplicadas por Werner (1977) para integrar la teoría del forrajeo con el nicho, dieron más luz para entender los mecanismos en la estructura de la organización de las comunidades y dieron un enlace entre la morfología, la eficiencia en el uso de recursos y el sobrelapamiento en el uso de los recursos alimenticios.

Partiendo de la definición que hace Root (1967) sobre el concepto de gremio, numerosos trabajos han sido enfocados a caracterizar las maneras como las aves toman el recurso alimenticio dentro de los hábitats. además de reunirlos en grupos, distinguió sus preferencias alimentarias (insectívoras, granívoras, frugívoras y omnívoras). Trabajos como los de Balda (1969), Cody (1974), Willson (1974), Williams y Batzli (1978), Holmes *et al.* (1979), Landres y MacMahon (1980, 1983), Wagner (1981) y Nocedal (1984), han analizado estos conceptos en algunos parúlidos, reconociendo

diferentes tipos de gremios, los cuales están en función del grado de especialización que tienen algunas especies para aprovisionarse del recurso alimenticio.

De acuerdo con Elliott (1969) y Nocedal (1984), las especies *E. ruber* y *B. belli*, fueron caracterizadas como especies insectívoras colectoras en el follaje, sin embargo en otro trabajo realizado por Gómez y Reyes (1992) en un bosque de pino-aile, refieren a *E. ruber* con una mayor amplitud en la técnica forrajera, describiéndola no sólo como colectora de insectos en el follaje y al vuelo, sino también en la superficie de la corteza y ramas de los árboles. Por el contrario López-Islas (1994) en un estudio en bosque mixto, encuentra que *B. belli* es un parúlido insectívoro colector en el follaje y en las ramas del estrato arbustivo.

#### *Uso del hábitat*

Las relaciones ecológicas en el forrajeo de las aves, han sido examinadas por diversos autores como: Dilger (1956), Morse (1971 y 72), Schoener (1974) Bertin (1977), Ulfstrand (1977), Morse (1978), Herrera (1980), Noon (1981), Alatalo (1982), Landres y Macmahon (1983), James *et al.* (1984), Carrascal y Tellería (1985). La mayoría de ellos, enfatizan la importancia de la segregación espacial entre especies de aves forestales. En particular Carrascal y Tellería (1985), concluyen que la selección de árboles y substratos dentro de los hábitats, son las dos dimensiones que determinan la segregación interespecífica, y que la razón de esta segregación, se da según el empleo de substratos, así como de los propios árboles, la cual viene determinada por el hecho de que las adaptaciones morfológicas se producen teniendo en cuenta dimensiones discretas que inciden en la utilización de sitios específicos para forrajear.

Holmes y Robinson (1988), señalan que la segregación espacial de aves que forrajean en el suelo, no es como consecuencia de la competencia interespecífica, sino más bien refleja las diferencias entre las especies por la preferencia de sus hábitats, ya que las aves de suelo pueden vivir buscando sus presas en el humus o en la hierba, lo cual depende de sus capacidades morfológicas.

Los anteriores investigadores, afirman que el uso horizontal y vertical de la vegetación, en aves forrajeras de bosques templados, muestran diferencias en uno o más aspectos (morfológicos y conductuales) en el uso del espacio en su conducta forrajera. La gran interrogante de estos especialistas es: ¿Estas diferencias determinan un número particular y una combinación de especies forrajeras que subsisten en un bosque en particular? La respuesta más parsimoniosa a esta interrogante según Moermond (1989), es que la estructura de la vegetación y la disposición de los recursos alimenticios en los hábitats son determinantes sustanciales en el número y riqueza de especies presentes en un hábitat. Holmes y Robinson (1988) concluyen que la segregación ecológica espacial entre especies coexistentes, está relacionada con la forma de búsqueda y captura de la presa, así como con el tipo de alimento consumido, tales conclusiones soportan la teoría de competencia propuesta por MacArthur (1972).

La relativa facilidad que existe para observar el forrajeo en las aves, ha contribuido en las investigaciones realizadas sobre el uso del hábitat, éstas se han basado principalmente en contemplar las estrategias forrajeras, más que en la dieta de las especies (Wiens 1989, Gómez 2002). Tales aportaciones, se han conducido bajo el supuesto que las diferencias de dichas estrategias forrajeras, reflejan la manera como las especies hacen uso del recurso alimenticio (MacArthur 1958, 1972; Morse 1968 y 1971a, Gómez 2002). MacArthur (1958) compara los nichos de cinco parúlidos del género *Dendroica*, en un bosque de pinabeto durante el verano, él observó que dichas especies diferían en la manera de obtener el recurso, así como el sitio de aprovisionamiento de éste, encontrando que dos especies se traslapaban fuertemente.

Holmes y Robinson (1988) encontraron diferencias estadísticamente significativas, al comparar las observaciones entre las frecuencias de distribución vertical (alturas de forrajeo) y el uso del substrato forrajero (follaje, ramas y troncos). Wagner (1981) y Gómez (2002), señalan que existen especies que se reparten el recurso alimenticio en distintos sitios del hábitat, sin mostrar diferencias morfológicas significativas, evitando así la competencia directa, o que también existen especies que convergen en el mismo sitio, pero difieren en su morfología y conducta forrajera. Kendeigh (1947) afirma que la mayoría de parúlidos, muestra una adaptación en sus

estrategias de abastecimiento del recurso, que los limitan a un sitio en particular, trayendo como consecuencia una división del recurso alimenticio. Por lo anterior se infiere que la estructura del hábitat representa un papel importante en la selección del recurso, y la morfología de las aves por si misma, puede delimitar en parte el intervalo del hábitat que son capaces de explotar (Morse 1985).

Especies de parúlidos, ocupan marcadamente diferentes sitios dentro del hábitat. Por ejemplo *Geothypis trichas* concentra su actividad en la vegetación densa que va de 0 a 60 cm de altura; *Dendroica petechia* se encuentra dentro de vegetación que va de 90 cm a 3 m, y *Oporornis tolmiei* es una especie que ocupa estratos más altos (Martin y Finch 1995).

*E. ruber* ocupa niveles medios y bajos del estrato arbóreo (Elliott 1969), herbáceos y arbustivos (Gómez y Reyes 1992), y arbustivos (López-Islas 1994). *B. belli*, sólo ocupa niveles arbustivos y herbáceos (López-Islas 1994). Algunas especies están más segregadas por alturas o por parámetros alternativos más precisos que otras, lo cual sugiere que los requerimientos de hábitat difieren, no sólo en cualidad sino también en cantidad. Las especies ampliamente distribuidas, pueden ser aquellas con un amplio espectro de tolerancia hacia los hábitats y con exigencias alimenticias distribuidas ampliamente (Morse 1985).

Los parúlidos son un grupo de aves que reflejan una gran sensibilidad a factores; como cambios asociados con las características estructurales de la vegetación y a estados sucesionales y más aún a manipulaciones silvícolas. Por ejemplo Franzreb (1978), observó que *Cardellina rubrifrons* no ocupa áreas con algún grado de perturbación, al igual que *Dendroica graciae*. En este mismo sentido Morse (1971 y 1977), señala que *Dendroica virens*, se mostró extremadamente sensible a los cambios en el tamaño del hábitat, ya que ésta no ocupa sitios pequeños ni fragmentados.

### **Sobrelapamiento y amplitud de nicho forrajero**

Los primeros modelos sobre el uso de los recursos y sus similitudes de explotación, asumieron que la competencia entre especies por los recursos alimenticios

se concebían como amplios y continuos, dentro de los cuales las especies se segregaban, los grados de especialización en la segregación, dependían sobre la similitud de los recursos y sus abundancias (Recher 1990). Para MacArthur y Livins (1964), la especialización es favorecida si los recursos son abundantes y diversos, por consiguiente, si una especie generalista domina la disponibilidad de recursos alimenticios, ahí debería haber pocas oportunidades para la coexistencia de otras especies. Estos simples modelos han dado un marco conceptual sobre una generación de ecólogos que han basado sus estudios sobre la ecología forrajera en aves, y han aportado mucha información para aquellos especialistas que han rechazado las propuestas, que las especies necesariamente compiten por los recursos alimenticios (*P. ej.* Wiens 1977, Simberloff y Boecklen 1981).

No hay duda que los modelos de MacArthur y Levins (1964) han aportado información extremadamente valiosa, razón por la cual hoy existe un sinnúmero de literaturas sobre ecología forrajera en aves terrestres, pero aún existen algunos vacíos, ya que la mayoría de los estudios sobre la ecología forrajera de aves terrestres se han enfocado únicamente en la época reproductiva.

Los cuestionamientos sobre si una especie es "especialista o generalista" han generado numerosos trabajos para tratar de explicar los cambios espaciales y temporales en el uso de los recursos forrajeros. Por ejemplo Ford *et al.* (1990), presentaron datos sobre los cambios en las dietas de parúlidos australianos (Familia: Acanthizidae) como consecuencia del decremento en la abundancia del alimento durante una larga sequía. Martin y Karr (1986), estudiaron la conducta forrajera de parúlidos de Norte América durante la estación de migración, contrastando sus resultados con la conducta de algunas especies durante la estación reproductiva. Rosenberg *et al.* (1982), describieron la ecología forrajera y especialización de forrajeo en el dosel de los árboles, en relación con la abundancia de recursos (alimento y substratos de percha) y la presencia y ausencia de competidores potenciales.

No sólo las especies cambian en el uso diferencial de los recursos a través del tiempo y el espacio, hay que considerar también el cambio en otras dimensiones. Un

---

patrón. de cambio en la dimensión en el uso de los recursos es tan significativo como una parte de la ecología de una especie, así como el uso de los mismos en un tiempo y un lugar particular (Recher 1990).

### *Patrones temporales*

Los cambios en la conducta en el uso de los recursos dentro de las estaciones del año y entre años, ocurren en respuesta a los cambios en la abundancia y disponibilidad del alimento y sirven para satisfacer los requerimientos fisiológicos que incluye la época reproductiva, muda y eventos migratorios (Blake *et al.* 1994). Estos cambios pueden ser detectados por un incremento o decremento de la especialización o generalización en el uso particular de recursos (Recher 1990). De tal manera que cuando ellos se hacen más abundantes, algunas especies usan un ancho intervalo de recursos y el solapamiento del nicho se incrementa (Bell 1985 y Recher 1989). Frecuentemente esos cambios, están asociados con patrones estacionales de abundancia (abundancia de alimento), donde se observa un mayor incremento en el solapamiento de nicho en las estaciones de primavera y verano, contrariamente con un decremento en la abundancia del alimento durante las estaciones de otoño e invierno donde el solapamiento de nicho disminuye (Ford *et al.* 1990, Recher 1989). Los trabajos sobre ecología de aves terrestres se han enfocado sobre la relación de las especies en la etapa reproductiva, poniendo especial atención en el uso de los recursos alimenticios, llegando con ello a establecer la hipótesis de que la competencia por dichos recursos, podría ser mayor durante la estación reproductiva y que el alimento podría ser un requerimiento crítico (Martin 1988).

Martin y Karr (1986), hacen énfasis sobre los recursos alimenticios y las interacciones competitivas en la época reproductiva, argumentando una coexistencia restringida de especies en los hábitats, lo cual no ha sido demostrado por otros autores.

Recher (1990), afirma que los cambios en la abundancia de los recursos, no sólo ocurren dentro de las estaciones climáticas, que incluso pueden ser más significativas entre años. Ford *et al.* (1985), Recher y Holmes (1985), han documentado severas condiciones de sequía en el sudeste de Australia durante 1982 y 1983, trayendo consigo



un fracaso reproductivo y gran mortalidad en aves de bosques. Por consiguiente, Ford *et al.* (1990), mostraron como las aves en condiciones de escasez, primero se pueden especializar sobre la explotación de un requerimiento en particular con un incremento en el solapamiento del nicho, para después cuando las condiciones del alimento se tornen más favorables, el solapamiento decrementa sobre una mayor amplitud de recursos alimenticios, tornándose las especies más generalistas.

### *Patrones espaciales*

La distribución y abundancia de los recursos no sólo cambian con el tiempo, también existen variaciones espaciales dentro de los propios hábitats. Autores como Keller *et al.* (1992) y Stephens (1990), utilizaron la presencia y ausencia de árboles de cicadas para estudiar la respuesta de las aves a una abundancia de alimento. Las cicadas, fueron un elemento importante donde las aves permanecieron, sin embargo, los mismos autores mencionan que fue complicado demostrar cambios espaciales significativos en la conducta forrajera. Recher (1990) señala que resulta problemático dar una respuesta demostrativa a estos cambios, ya que no se puede medir con exactitud la disponibilidad de la cantidad de alimento. Rosenberg (1982) demostró que las aves seleccionan el substrato donde el forrajeo es mayormente aprovechado (forrajeo óptimo).

El traslape de nichos, se da cuando dos especies utilizan el mismo tipo de recursos. El solapamiento se considera completo, cuando dos especies presentan nichos idénticos, no existe traslape si dos nichos son enteramente distintos (Hutchinson 1953). Según Williams y Batzli (1978) el valor del solapamiento sería de 1 para indicar un traslape total y 0 para indicar una separación completa. Aunque comúnmente en la naturaleza, los nichos se solapan sólo en forma parcial, siendo algunos recursos compartidos y otros de uso exclusivo para algunas especies (Pianka 1981).

En estudios de solapamiento y amplitud de nicho realizados sobre algunos parúlidos como *Dendroica coronata* y *Vermivora celata*, Wagner (1981) encontró que estas dos especies, mostraron una amplitud de nicho mayor al comparar las épocas del año, que entre los dos años que duró el estudio, así mismo, las especies de parúlidos

---

residentes, no mostraron grandes sobrelapamientos con los parúlidos migratorios. La misma investigadora concluye que el contraste del forrajeo de parúlidos entre años, puede ser tan grande como entre estaciones del año y la amplitud de nicho forrajero, puede ser más grande en la época reproductiva que en el resto del año.

El fenotipo en las aves (características anatómicas, morfológicas y fisiológicas), confiere una gran eficiencia en aves con alimentación especialista más que en especies generalistas, y que las especies residentes, son más especialistas que las migratorias (Sherry 1990). Van-Valen (1965), encontró que el largo y ancho del pico en las aves constituye un indicador de la amplitud de nicho, concluyendo que las especies que en general tienen un pico más ancho, presentan un nicho más amplio, consumiendo una mayor variedad de alimento en diversos hábitats. Otros estudios morfométricos, hechos por Wagner (1981) sobre la relación del tamaño del pico en las aves con el forrajeo, han demostrado que las especies las cuales se sobrelapan fuertemente en los sitios de forrajeo, fueron similares en cuanto a tamaño del pico.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

---

**HIPÓTESIS**

Los estudios sobre abundancia poblacional, reproducción, forrajeo y uso espacial y temporal de los hábitats, en especies de aves endémicas de bosques templados mexicanos han sido poco abordados en nuestro país. En el presente trabajo se consideran estos aspectos para estudiar dos especies de parúlidos; uno endémico y otro cuasiendémico, planteando para ello las siguientes hipótesis:

- Si las especies insectívoras residentes, manifiestan una especialización con las características de los hábitats que explotan, lo cual tiene que ver con su tamaño poblacional, entonces se espera que los índices de abundancia de los parúlidos *Ergaticus ruber* y *Basileuterus belli*, muestren alguna relación con la estructura del hábitat de la zona de estudio.
- Con base en lo propuesto por, Elliott (1969) y Skutch (1954), se cree que la forma de construir el nido (techado y no-techado) en éstos dos parúlidos y el sitio de anidación, esté correlacionada con la estructura horizontal y/o vertical de la vegetación.
- La estructura horizontal y vertical de la vegetación tiene un papel importante en la selección del hábitat en las aves. Se espera que la conducta forrajera y el uso del hábitat de ambas especies, varíen espacial y temporalmente de acuerdo a la fluctuación en el nivel de los recursos alimenticios y la estructura de la vegetación.
- En vida libre, se observa que diferentes especies de parúlidos coexisten en un mismo tipo de hábitat, ocupando espacial y temporalmente distintos sitios forrajeros. Se espera que, la coexistencia de *Ergaticus ruber* y *Basileuterus belli* como especies residentes en la zona de estudio, esté relacionada con diferencias en el uso del hábitat, lo cual se verá reflejado en el tamaño de la amplitud y el traslape de sus nichos forrajero.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## OBJETIVOS

### **General**

- Conocer aspectos sobre el nido y la nidada, abundancia poblacional, conducta forrajera y uso del hábitat de las especies *Ergaticus ruber* y *Basileuterus belli* en época reproductiva y no reproductiva en la ladera norte del Volcán Holotepec, Estado de México.

### **Particulares**

- Esclarecer la relación que existe entre la forma de construcción y ubicación del nido, así como el tamaño de la nidada de ambas especies, con la estructura de la vegetación.
- Conocer y comparar la abundancia poblacional de *Ergaticus ruber* y *Basileuterus belli* en la localidad de estudio en época reproductora y no reproductora.
- Correlacionar los parámetros de cobertura del follaje, estructura de la vegetación con la abundancia poblacional de ambas especies en época reproductiva y no reproductiva
- Comparar la conducta forrajera de *Ergaticus ruber* y *Basileuterus belli* (técnica forrajera, estrato forrajero, sitio forrajero y altura de forrajeo), en época reproductiva y no reproductiva.
- Conocer y comparar el tamaño del solapamiento y amplitud de nicho de ambos parúlidos en el uso de los recursos forrajeros y el hábitat, durante la época reproductiva y no reproductiva.

## **ZONA DE ESTUDIO**

### ***Localización geográfica***

El área de estudio se localiza en el Estado de México, en la porción central de la República Mexicana, dentro de la provincia biogeográfica denominada Eje Neovolcánico (CONABIO 1998).

El estudio se realizó en el municipio de San Mateo Texcalyacac, que se encuentra dentro de los límites más sureños de la región Neártica (West 1971)

San Mateo Texcalyacac, como cabecera municipal, ocupa una extensión de 20.44 Km<sup>2</sup>. Se encuentra ubicada geográficamente entre los 19°09'15"N y 99°28'55"O. Este pueblo se encuentra en colindancia con los siguientes municipios: al norte con Almoloya del Río, al sur con Joquicingo y Ocuilan, al poniente con Santa María Rayón, Tenango del Valle y San Antonio la Isla y al oriente con Santiago Tianguistenco (INEGI 1987).

### ***Aspectos Históricos***

Desde el punto de vista histórico, San Mateo Texcalyacac se ubica en lo que los antiguos mexicanos conocieron como "Matlalcingo". El Municipio se ubica en el sur del Valle de Toluca. Según datos de historiadores esta población ya existía antes de la conquista (Orihuela 1986).

Texcalyacac es una palabra de origen mexicano compuesta por "Tecalli," que significa pedregal, "yácatl," nariz, Literalmente significa "en la punta de la nariz del pedregal," pero si esto se ajusta a la geografía y a la topología del lugar, Texcalyacac quiere decir "en donde se inicia el pedregal". Texcalyacac, efectivamente está ubicado en la cordillera del monte que termina en forma de punto y que se caracteriza por ser un pedregal que colinda con lo que antiguamente se conoció como Valle de los

Matlatzincas. El nombre "Texcalyacac," aparece a partir de la colonia (1594), ya que antiguamente la población había tenido otros nombres (Orihuela 1986).

El glifo de Texcalyacac (costumbre de los Mexicas de utilizar ideogramas para representar sus pueblos), está representado por dos piedras superpuestas, una más grande que la otra, que significa el pedregal, y en la parte superior una bandera que representa el inicio o principio (Orihuela 1986).

### ***Área de estudio***

El área de estudio es un Parque Estatal que se encuentra situado dentro de una cadena montañosa denominada Volcán Cerro Holotepec, el cual cuenta con una altitud máxima de 3,250 m. Dicha zona pertenece al Municipio de San Mateo Texcalyacac, Estado de México. Las vías de acceso a esta localidad desde la Ciudad de México son: la autopista México Toluca hasta la Marquesa, en este punto se toma la carretera estatal que va a Tenago de Arista-Ixtapan de la Sal, y en el Km 45 sobre esta carretera se encuentra el acceso a la zona de estudio dentro del poblado de San Mateo Texcalyacac. En el área de estudio se delimitó un transecto altitudinal en la ladera norte de dicho Volcán de aproximadamente un km de longitud, que va de los 2624 a los 2824 msnm. Las coordenadas de ubicación de dicho transecto están entre los 19° 07' 30"N y 99° 29' 40"O (Figura 3).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

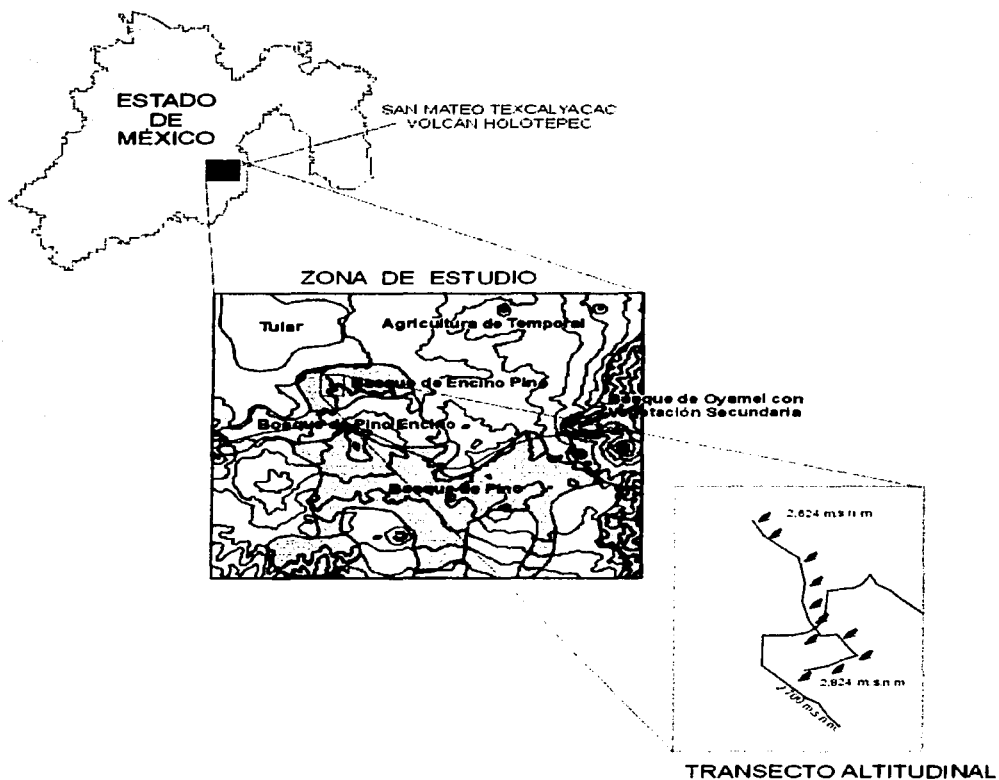


Figura 3. Ubicación de la zona de estudio en el bosque de encino pino. Volcán Holotepec, San Mateo Texcalyacac, Estado de México (CONABIO 1998).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

---

**Suelo e hidrología**

Los suelos predominantes en el área son los andosoles y litosoles. La zona tiene un alto grado de permeabilidad (INEGI 1987). El municipio de San Mateo Texcalyacac, está formado por tres taludes o niveles escalonados. La parte más baja, o primer nivel, está ocupada por lo que fue la Laguna de Chiconahuapan (en mexicano "el que posee 7 manantiales"), la cual está formada principalmente por el agua y sedimentos que bajan de los cerros. Aunque en otros tiempos la mayor parte de las aguas nacía de estos manantiales, en la actualidad sólo se inundan en la temporada de lluvias. Dicha laguna, corresponde también al inicio del Río Lerma-Santiago, el cual es una importante corriente que cruza la Altiplanicie Meridional, para conformar la cuenca Lerma-Chapala-Santiago, que abarca una superficie de 125,370 Km<sup>2</sup> (Tamayo 1974).

Los recursos hidrológicos del municipio son escasos, ya que la laguna de Chiconahuapan fue desecada, quedando sólo una ciénaga que se inunda en periodos de lluvia. La explotación de los 18 pozos profundos y que forman parte del sistema del Alto Lerma, que abastece da agua a buena parte del Distrito Federal, ha roto el ciclo ecológico de la zona, afectando severamente a la fauna acuática del lugar.

El segundo nivel, denominado intermedio, está formado por tierras de labranza y la cabecera municipal, conformado por dos barrios, Mexicapán y Otompa, dos colonias, Guadalupe y Santa Cecilia. Antiguamente, todos los pueblos que pertenecían a Texcalyacac, formaban el pueblo de Tlalasco, así consta en el Códice Mendocino (Archivo General de la Nación).

El tercer nivel, lo conforman una zona montañosa compuesta totalmente de lavas y materiales piroclásticos de rocas ígneas extrusivas, basaltos, tobas y brechas volcánicas que datan del periodo Cuaternario (INEGI 1987), así como de aluvión de origen lacustre del Terciario y Cuaternario, que no han sufrido perturbaciones desde que se formaron (López y Ramos. 1979).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



### Clima

El tipo de clima que se presenta en la región según los datos de la estación meteorológica de Santiago Tianguistenco, es el templado subhúmedo con lluvias en verano, el más seco de los subhúmedos C(w)2 (w) b(i), con una temperatura media del mes más frío entre  $-3^{\circ}$  y  $18^{\circ}\text{C}$ , con una oscilación de  $5.6^{\circ}\text{C}$ , la precipitación media anual es entre los 1000 y 1500 mm (García 1974). Los meses más calurosos son de junio a octubre, la dirección de los vientos es de noreste a suroeste, con periodos de tolvaneras en los meses de febrero a marzo. El periodo de frío perdura de noviembre a febrero, acentuándose en diciembre y enero (Figura 4).

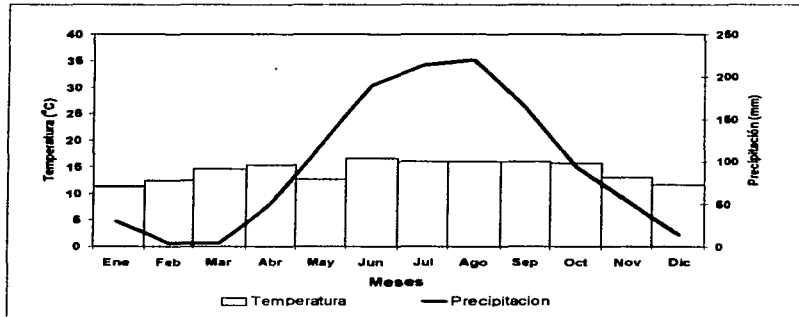


Figura 4. Temperatura y precipitación pluvial de la zona de estudio. Tomado de la estación meteorológica de Santiago Tianguistenco, Estado de México.

### Vegetación

La zona de estudio se encuentra localizada dentro del tercer nivel o talud. Está caracterizada por la presencia de un bosque templado de encino-pino. La vegetación arbórea predominante, está compuesta de encinos y pinos, correspondientes a las especies: *Quercus crassipes*, *Q. laurina*, *Q. mexicana*, *Q. crassifolia*, *Q. spp.* y *Pinus leiophylla*, *Pinus sp.*, respectivamente. Complementando la vegetación arbórea, se encuentran otras especies de árboles de los géneros: *Prunus*, *Rubus*, *Crateagus* y *Buddleia*. El estrato arbustivo se encuentra conformado por especies tales como:

*Arbutus glandulosa*, *Salvia elegans*, *Senecio barbajohannis*, *Baccharis conferta*, *Eupatorium glabratum*, *Bouvardia ternifolia* y por último en el estrato herbáceo, se encuentra representado por hierbas de los géneros *Penstemon*, *Stevia*, *Phaseolus*, *Cirsium* y *Begonia*, así como de algunas gramíneas de las especies *Festuca toluensis* y *Stipa ichu* (Rzedowski 1978, López-Islas 1994).

López-Islas (1994), realizó un análisis sobre la densidad de la vegetación en 1991 en esta misma zona de estudio. Ella registró en aquel entonces, 1,283.3 árboles por hectárea; 4,026.6 arbustos por hectárea y 6,240 hierbas por hectárea. Así mismo, evaluó la cobertura de la vegetación en el mismo espacio de muestreo que se utilizó en el presente trabajo, encontrando que para el estrato arbóreo era de 49.27%/ha en verano y de 23.64%/ha en invierno. La cobertura de arbustos fue evaluada por la misma autora en 48.18%/ha en verano y de 30.6%/ha en invierno.

### **Fauna**

La fauna de vertebrados es en general, la que se puede encontrar en la Cordillera Neovolcánica, que está principalmente conformada por especies neárticas y sólo algunas neotropicales (Álvarez y Lachica 1991). En particular, en el Municipio de San Mateo Texcalyacac, se han registrado una especie de anfibio y seis de reptiles, así como 132 especies de aves; 79 de ellas se encuentran en el bosque, incluidas 16 especies correspondientes a la familia Parulidae. El resto de las aves, corresponde a especies acuáticas y de zona de cultivo (Babb *et al.* 1989 y López-Islas 1994). Los mamíferos se encuentran representados en esa zona por 15 familias y 25 especies, 12 de ellas son roedores y el resto se encuentra representado por los órdenes Didelphimorphia, Insectívora, Chiroptera, Xenarthra, Lagomorpha, Carnívora y Artiodactyla (Monterrubio 1991).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## MÉTODO

La investigación abarcó tres etapas: En la primera se revisó la literatura especializada sobre las dos especies de parúlidos, objeto del presente estudio y en general sobre densidad, conducta forrajera, selección del hábitat y aspectos reproductivos (tamaño de la nidada, forma de nidos y sitios de anidación). La segunda fue el trabajo de campo, que incluyó los conteos de aves y las observaciones directas sobre forrajeo, aspectos reproductivos (forma del nido y tamaño de la nidada), así como las observaciones sobre los sitios reproductivos. Finalmente con la información obtenida se elaboró una base de datos con lo que se realizó el análisis.

### *Trabajo de campo.*

Este estudio se inició en mayo de 1998, y concluyó en octubre del año 2000. Se realizaron un total de 24 salidas al campo, 3 por cada estación climática del año, abarcando un total de 394.5 horas efectivas de trabajo de campo (Cuadro 1).

Cuadro 1. Calendario de salidas de campo y total de horas trabajadas.

Año Actividad / meses	1998												1999												2000											
	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Censos																																				
Observaciones de forrajeo																																				
Observaciones reproductivas																																				
Valoración de vegetación																																				
Horas (trabajo en campo)																																				
Total de horas (trabajo en campo)																																				

En dicha zona de estudio se seleccionaron 11 puntos de muestreo, con una separación de 100 m uno de otro. Dichos puntos se situaron a diferentes altitudes en un gradiente que va de los 2,624 a los 2,824 m abarcado aproximadamente un kilómetro de longitud. En dichos sitios se delimitaron parcelas circulares de 25 m de radio, donde se llevaron a cabo los conteos de los individuos de las especies objeto del presente estudio, así como las observaciones de forrajeo.

Los datos de campo sobre forma, construcción y ubicación del nido, así como el tamaño de la nidada de ambas especies, se realizaron por medio de observaciones directas. La localización de los territorios y posibles sitios de anidación, se hizo

detectando primero la formación de parejas reproductivas, tomando en consideración que *E. ruber* y *B. belli* son solitarios y que éstos sólo se reúnen en época reproductiva (Elliott 1969, Morse 1985), la cual generalmente tiene lugar de primavera a verano en zonas templadas (Velty 1975; Tejera 1989).

Los tamaños de los sitios de anidación (áreas reproductivas) fueron tomados arbitrariamente, éstos se midieron considerando únicamente el tamaño del claro del bosque, tomando como referencia al nido como punto central. En los sitios de anidación localizados se tomaron en cuenta algunos parámetros de la vegetación siguiendo lo propuesto por James y Shugart (1970).

Los nidos fueron medidos con un flexómetro, tomando en consideración el diámetro interno (entrada al nido), y su profundidad (Suertegary *et al.* 2000), así como el material utilizado en su construcción (Figura 5).

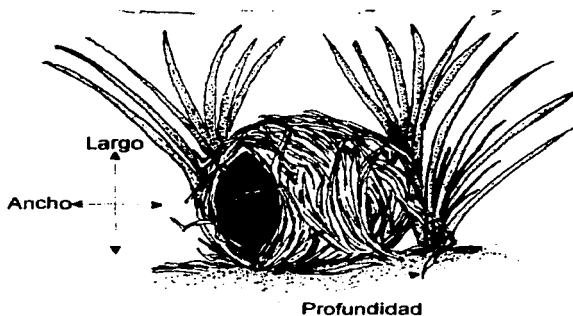


Figura 5. Forma de los nidos de *E. Ruber* y *B. Belli* y datos merísticos tomados en consideración

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Para determinar la cobertura del follaje y la estructura de la vegetación en cada punto de muestreo y en cada área reproductiva localizada, se contaron el número total de árboles, arbustos y hierbas; a los árboles se les midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) y a los arbustos y hierbas amacolladas (gramíneas) el área basal. Del

estrato herbáceo se contaron el número de hierbas por m<sup>2</sup> (James y Shugart 1970). Para cada punto y sitio de muestreo se definieron las variables siguientes: 1) Diversidad a la altura del follaje, que es parámetro que evaluó la estratificación horizontal del follaje de cada uno de los estratos (DAF), tomando en cuenta la cobertura basal evaluada a partir del área basal y el diámetro a la altura del pecho de las plantas pertenecientes a cada estrato (MacArthur y MacArthur 1961, Brower y Zar 1985, Gómez 2002), para después aplicar el índice de Shannon, ( $H' = -\sum P_i \log P_i$ ), donde  $P_i$ , es la proporción del área basal o del diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada individuo, entre  $n$  que es el número total de individuos; 2) Diversidad de estratos de plantas (DEP), contando el número de individuos pertenecientes a cada tipo de estrato (gramínea, hierba, arbusto y árbol) y aplicando también el índice de Shannon ( $H'$ ), donde  $P_i$ , es la proporción de individuos que conforman un mismo estrato, entre  $n$ , que es el número total de individuos que conforman todos los estratos del punto de muestreo. Finalmente se calculó la densidad de gramíneas y hierbas por m<sup>2</sup> y densidad de arbustos y árboles por área de muestreo.

La cobertura del follaje de arbustos y árboles, fue evaluada a partir del diámetro a la altura del pecho (DAP) y el área basal (AB) respectivamente, tomando en cuenta la siguiente relación:  $B_i = (B_i / B) \times 100$ ; de donde  $B_i$ , es el área de cobertura relativa registrada en porcentaje por superficie de muestreo;  $B_i$ , es la suma del área basal de los individuos del punto muestreados, y  $B$ , es la suma total de las áreas basales de todos los puntos muestreados (Chesneau y Frangi 1982).

Los índices de asociación entre las características de la vegetación y los índices de abundancia relativa en ambas especies por puntos de conteos, fueron analizados por medio del Rango de Correlación de Spearman's, utilizando el paquete estadístico "SAS" (SAS, Institutute 1985).

Las abundancias de las especies de aves se determinaron utilizando la técnica de puntos de conteo, con el método de radio fijo, propuesto por Hutto *et al.* (1986) para épocas reproductivas y no reproductivas. La técnica consiste en registrar: A) el número promedio de aves detectadas en un punto de conteo, dentro de un radio de 25 m del

observador al ave, multiplicado por 100, para obtener el porcentaje de abundancia; B) la frecuencia de ocurrencia de puntos con registro de las aves de interés vistas y escuchadas, dentro de un radio 25 m [f (25)]. La elección de un radio máximo de 25 m del observador al ave, fue propuesta en base a las características del hábitat (bosque templado), ya que para Hutto *et al.* (1986) a esta distancia se obtiene un 100% de detectabilidad de las aves en el área. El tiempo de duración del censo en cada punto de conteo, fue de 10 minutos. Para evitar el solapamiento entre puntos de conteo se eligió una distancia de 100 m entre cada punto, para mantener una distancia estadísticamente independiente (Reynolds *et al.* 1980). Los conteos para conocer los índices de abundancia de ambas especies, se realizaron de 6 a 10 a.m., en buenas condiciones climáticas.

Con los conteos realizados, se obtuvieron dos índices de abundancia para cada especie. El primero fue el número promedio de individuos, detectados en un punto de conteo de 25 m de radio, que se obtuvo, aplicando la relación:  $XP = A/B \times 100$ , donde XP, es el número promedio de individuos detectados por puntos de conteo dentro de un radio de 25 m; A, es el número total de individuos de la misma especie en un conteo, y B, es el número total de puntos de conteo. El segundo índice de abundancia para cada especie, fue calculado por la frecuencia de ocurrencia dentro del radio de 25 m en cada punto de conteo, con la siguiente relación:  $[ f(25) ] = Z / B$ , donde [ f(25) ], es la frecuencia de ocurrencia dentro del radio de 25 m. Z, es el número de puntos con registro de especies vistas y escuchadas dentro de un radio de 25 m, y B, es el número total de puntos.

Para comparar los índices de abundancia entre ambas especies y entre ambos años, se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas de "Rank Sum," que se basa en una modificación de la prueba del Rango de Wilcoxon y se aplica a muestras que provienen de una libre distribución (Ambrose y Peckham 1987).

Para comparar los índices de abundancia entre las estaciones del año y entre los puntos de conteo de cada especie estudiada, se utilizaron pruebas de significancias no

paramétricas, de Kruskal-Wallis, así como análisis de varianza (ANOVA) con la prueba de Tukey, usando los números promedio de las detecciones por conteo.

Para examinar los datos sobre las frecuencias de ocurrencia en los once puntos de conteo, se utilizó la prueba de "G", considerada como una alternativa con mayor precisión que  $\chi^2$ , para analizar si las frecuencias de ocurrencia de ambas especies observadas, se desvían de las esperadas (Zar 1984).

Para establecer la conducta forrajera y uso del hábitat, se hicieron observaciones directas durante la mañana de la 7 a las 10 horas, en buenas condiciones climáticas, contabilizando el número de eventos por unidad de tiempo. Estas se realizaron en cada punto de muestreo y durante las 24 salidas al campo, registrando en cada observación las siguientes variables: a) Técnica de forrajeo; b) Estrato de forrajeo; c) Sitio de forrajeo y d) Altura de forrajeo (Cuadro 2). Las subdivisiones referidas en el citado cuadro sobre el estrato, sitio, y altura de forrajero, fueron hechas arbitrariamente, ya que no existen subdivisiones obvias en las capas de la vegetación, ni en las alturas de los estratos, sin embargo se hizo lo posible para que estas fueran constantes y estandarizadas. Otros aspectos que fueron registrados durante el estudio, fueron ver si las dos especies de parúlidos se alimentan solitarios o con otros congéneres en época reproductiva y no reproductiva. Las observaciones fueron cualitativas y se realizaron registrando en segundos el tiempo que las aves utilizan la técnica, estrato, sitio y altura de forrajero (Noon y William 1990). El forrajeo se consideró, sólo si las dos especies tenían movimientos activos en la búsqueda de la presa, no se concibió como actividad forrajera el canto estacionario, los comportamientos agresivos, ni el cortejo. Una vez que el ave fue observada forrajeando, ésta se siguió el mayor tiempo posible hasta completar diez minutos de observación por individuo.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 2. Variables de la conducta y actividad forrajera observada durante el presente estudio.

Conducta y actividad forrajera	Variables forrajeras
Técnica	a) Colector entre el follaje b) Revoloteo en el c) Colector en las ramas d) Colector al vuelo
Tiempo de duración	Del forrajeo
Estrato	a) Rasante; herbáceo; arbustivo y arboreo b) Otros como árboles muertos en pie
Sitio	a) El tronco, en la rama o en la hoja. b) Parte interna, media y externa de la planta.
Altura	De 0 a 1m; de 2 a 3m; de 4 a 6m y de 7 a 10m.
Altura del sustrato	Incluye el cálculo del tamaño del arbusto o del árbol en metros, en el que se observó forrajeando al ave.

A los datos sobre forrajeo se les aplicaron los índices de frecuencias relativas (Davis y Winstead 1980), utilizando la relación:  $F_i = E_i/T \times 100\%$ ; donde  $F_i$ , es la frecuencia relativa;  $E_i$ , es la cantidad de tiempo que el evento a observar ocurre en la situación  $i$ , y  $T$ , es el tiempo total de observaciones.

Considerando que las variables que describen la conducta y actividad forrajera de las especies *Ergaticus ruber* y *Basileuterus belli*, en las cuatro estaciones del año, pudieran estar muy relacionadas, se emplearon análisis de componentes principales (PCA), con el propósito de obtener aquellos factores estructurales y de comportamiento que determinan en gran medida la conducta y actividad forrajera, que dan los elementos para conocer el uso del hábitat en cuanto a forrajeo de las dos especies. En el presente análisis, sólo se consideraron aquellos factores de fácil comprensión y sentido biológico claro (Nie *et al.* 1975, Bhattacharyya 1981).

El análisis multivariado de componentes principales (PCA), fue propuesto para correlacionar las medias de cada variable forrajera y es uno de los métodos más adecuados cuando se analizan matrices de datos, los cuales están basados sobre las distancias euclidianas, dando igual peso a todos los puntos analizados (Noon y Block 1990). Para todos los análisis referentes al PCA, se utilizó el paquete estadístico "SAS" (SAS Institute Inc. 1985).



Para determinar el índice de solapamiento sobre la conducta y actividad forrajera entre las dos especies de parúlidos (j, k), en época reproductiva y no reproductiva, estos fueron calculados con la fórmula de Pianka (1973):  $O_{jk} = \frac{\sum^n P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum p^2_{ij} \sum p^2_{ik}}}$ ; donde  $O_{jk}$ , es el tamaño de solapamiento del nicho entre las especies j y k (*Ergaticus ruber* y *Basileuterus belli*);  $P_{ij}$ , es la proporción de recursos en i, del total de recursos usados por la especie j;  $P_{ik}$ , es la proporción de recursos en i, del total de recursos usados por la especie k., y n, es el número total de recursos utilizados.

Con el porcentaje de solapamiento en el uso de los recursos forrajeros entre las dos especies consideradas, que resultó del producto de los valores calculados para cada una de las variables forrajeras como: técnicas forrajera, estrato forrajero, sitio forrajero y altura de forrajeo, se aplicaron cuadros de contingencia R x C, para obtener los valores del estadístico "G", y saber si hay alguna relación entre la conducta y actividad forrajera con las estaciones del año, en ambos años de estudio.

Para conocer el grado de especialización en cuanto a la conducta forrajera de las dos especies, en época reproductiva y no reproductiva, se utilizó la relación de Levins (1968), quien propone que la amplitud de nicho, debe ser estimada por el tamaño de la uniformidad de la distribución de los individuos, entre los recursos utilizados, con la siguiente relación:  $B = 1 / \sum P^2_j$ ; donde B, es la amplitud de nicho de Levins;  $P^2_j$ , es la proporción de tiempo que los individuos utilizan el recurso j. Para estandarizar esta medida de amplitud de nicho sobre una escala de 0 a 1, Hurlbert (1978), propone la siguiente relación:  $B_A = B - 1 / n - 1$ ; donde  $B_A$ , es la amplitud de nicho estandarizado a partir de la ecuación de Levins (1968). B, es el tamaño de la amplitud de nicho, y n, es el número total de recursos utilizados.

Para detectar los cambios sustanciales en cuanto al solapamiento y amplitud del nicho forrajero entre épocas del año y entre ambos años, se utilizaron tablas de contingencia R x C, para determinar los valores del estadístico "G", así como la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, la cual toma en cuenta los rangos de las observaciones y se fundamenta sobre datos, que provienen de una libre distribución (Ambrose y Peckham 1987).

---

**RESULTADOS****Observaciones reproductivas**

Durante el tiempo que duró el muestreo (dos años), se localizaron un total de siete nidos, situados entre los 2630 y 2800 msnm. Seis de éstos correspondieron a la especie *E. ruber* y sólo uno a la especie *B. belli*. Los nidos de *E. ruber* fueron encontrados en los márgenes de veredas, dentro de claros de bosque, ocultos en la base de zacatones (gramíneas del género *Mühlenbergia*). Los claros de bosque donde se localizaron los nidos midieron en promedio 40.6 m<sup>2</sup>, y el terreno tuvo una pendiente de inclinación de 45°. Estos sitios se caracterizaron por ser zonas abiertas donde los rayos solares penetraban directamente. Tres nidos fueron localizados en 1999 y tres en el año 2000. El periodo reproductivo de *E. ruber* fue observado de junio a septiembre en ambos años. El único nido de *B. belli* fue localizado el 13 de agosto de 2000, a 2672 msnm en un claro de bosque, en la base de una gramínea (zacatón del género *Mühlenbergia*).

A diferencia de los nidos de *E. ruber*, el nido de *B. belli* no tuvo ninguna relación cercana con veredas o caminos hechos por el hombre. El claro del bosque donde se localizó éste último medía en total 46.5m<sup>2</sup> y el terreno tenía una pendiente de inclinación de 40°. El lugar se caracteriza por ser una zona abierta, con poco estrato arbóreo ( $\bar{X}$  = 261.69 ind/ha), escaso estrato arbustivo ( $\bar{X}$  = 371.57 ind/ha), y menos estrato herbáceo ( $\bar{X}$  = 355,000 ind/ha) (Cuadro 4), en comparación con los resultados de la vegetación evaluados para las once parcelas de estudio (Cuadro 9). Se observó que los rayos solares del medio día penetraban directamente a este sitio. Todos los nidos encontrados de ambas especies, tuvieron forma de horno (techados) con una entrada en forma horizontal (Figura 6).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

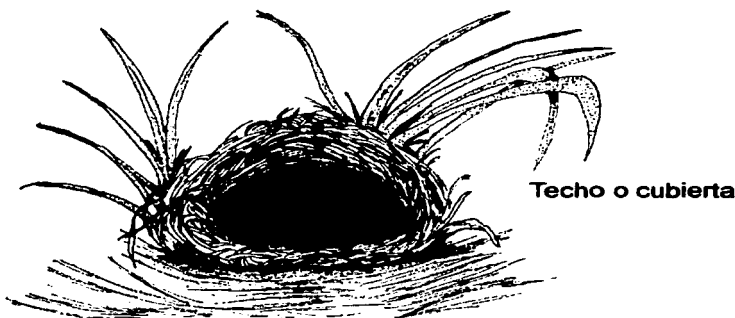


Figura 6. (a y b) Forma de los nidos de *E. ruber* y *B. belli*. Los nidos presentan una entrada horizontal y una cubierta o techo que les da la forma de horno.

La nidada en total fue de tres huevos. Los nidos se encontraron contruidos de material vegetal seco proveniente de gramíneas (zacatón) y acículas de pino, aunque en el nido de *B. belli* se observó la presencia de esporofitos de musgo; del género *Politrichum*, material que difirió de los nidos de *E. ruber*. El diámetro interior promedio en los seis nidos de *E. ruber*, fue de 40.5 x 53.8 mm, con una profundidad media de 63 mm (Cuadro 3). El único nido de *B. belli*, localizado durante el estudio, midió 41 x 53 mm de diámetro interno y 64 mm en profundidad.

Cuadro 3. Medidas, características de los nidos y observaciones reproductivas de *E. ruber* en el volcán Holotepec, Estado de México.

Fecha	Forma de nido	Medidas de nido	Material de construcción	Tamaño de la nidada	Localización y altitud	Ubicación
27-Jun-98	Techado	Di:40x54.3 P:63.5	Zacaton y acículas de pino	3 huevos	19°07'22" N y 99° 29'34"O, 2,670 m.s.n.m.	Claro del bosque, al pie de una gramínea (zacatón)
03-Jul-99	Techado	Di:40x54.3 P:62.5	Zacaton y acículas de pino	3 huevos	19°07'17" N y 99° 29'33"O, 2,630 m.s.n.m.	Claro del bosque, al pie de una gramínea (zacatón)
03-Jul-99	Techado	Di:40x55 P:64	Zacaton y acículas de pino	3 huevos	19°07'10" N y 99° 29'33"O, 2,655 m.s.n.m.	Claro del bosque, al pie de una gramínea (zacatón)
03-Jun-00	Techado	Di:40x52.5 P:62	Zacaton y acículas de pino	3 huevos	19°07'08" N y 99° 29'31"O, 2,700 m.s.n.m.	Claro del bosque, al pie de una gramínea (zacatón)
02-Julio-200	Techado	Di:41.5x53 P:62	Zacaton y acículas de pino	3 huevos	19°07'07" N y 99° 29'28"O, 2,670 m.s.n.m.	Claro del bosque, al pie de una gramínea (zacatón)
20-Julio-200	Techado	Di:42x54 P:64	Zacaton y acículas de pino	3 huevos	19°07'17" N y 99° 29'33"O, 2,630 m.s.n.m.	Claro del bosque, al pie de una gramínea (zacatón)

Nota: DI = Diámetro interno en mm y P = Profundidad en mm.

Cuadro 4. Variables de la vegetación evaluadas en cada sitio de anidación para *E. ruber* en el Volcán Holotepec, Estado de México. DAF = Diversidad a la altura del follaje. DEP = Diversidad de estratos de plantas.

Nido <i>E. ruber</i>	DAF		DEP	Cobertura del follaje*		Densidad**(ind/ha)		
	árboles	arbustos		arbóreo	arbustivo	árboles	arbustos	hierbas
N1	0.4810	0.5740	0.2900	35.92	58.30	246.10	340.60	320.000
N2	0.4419	0.5750	0.1682	41.86	64.00	336.13	509.29	400.000
N3	0.4420	0.4560	0.1183	40.18	46.20	202.85	264.83	300.000
N4	0.5080	0.5280	0.2291	40.86	50.08	291.11	424.94	360.000
N5	0.456	0.5085	0.1432	44.20	52.09	269.49	387.06	430.000
N6	0.4615	0.5150	0.2042	38.05	52.25	224.47	302.71	320.000
Promedio	0.4651	0.5261	0.1922	40.20	53.82	261.69	371.57	355.000

\* = % por hectárea. \*\* = individuos por hectárea.

### Índices de abundancia relativa para ambas especies

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

El índice de abundancia relativa de *E. ruber* registró poca variación durante los dos años y entre épocas del año, siendo verano y otoño las épocas con mayor registros en ambos años (52.94%Verano y 52.20%Otoño (1999); 48.59%Verano y 41.19%Otoño (2000)). Contrariamente primavera e invierno, fueron las épocas que presentaron un menor

índice (34.55%Primavera y 36.41%invierno (1999); 36.21%Primavera y 30.27%invierno (2000)). Los mayores índices de abundancia relativa de *B. belli*, tanto para 1999 como para el año 2000, fueron registrados en las estaciones de primavera (41.81%(1999) y 49.38%(2000)), y los menores en invierno (13.63%(1999) y 12.10%(2000)).

Al comparar los índices de abundancia relativa de *E. ruber*, versus *B. belli*, se encontró que con excepción de la estación de primavera, *E. ruber* fue la especie que presentó un mayor índice de abundancia con respecto a *B. belli* en ambos años (Figuras 7 y 8).

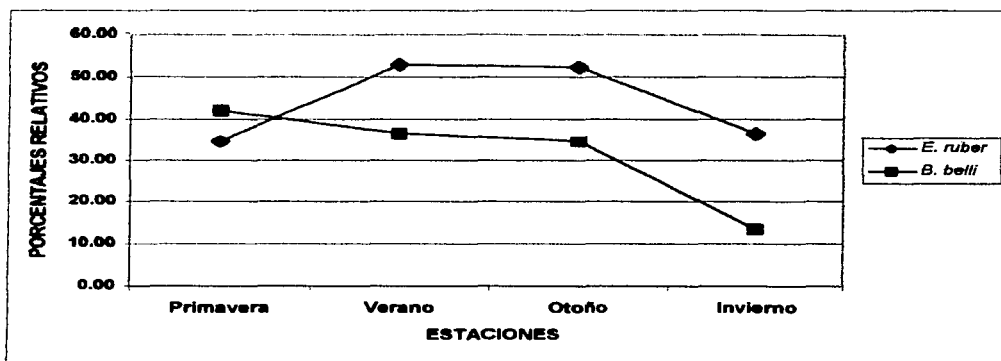


Figura 7. Abundancia relativa de *B. belli* y *E. ruber* durante las cuatro estaciones del año 1999.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

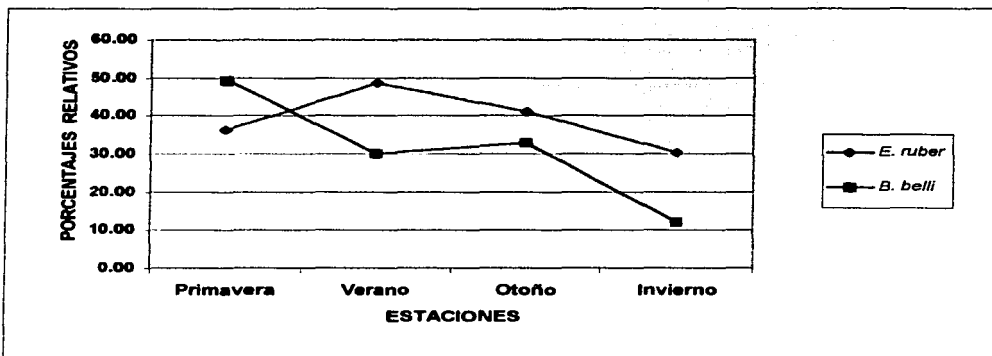


Figura 8. Abundancia relativa de *B. belli* y *E. ruber* durante las cuatro estaciones del año 2000.

Los índices de abundancia relativa, mostraron diferencias estadísticamente significativas al aplicar la prueba no paramétrica de Mann Whitney (U-test) entre ambos años y entre ambas especies (Cuadro 5).

Cuadro 5 Prueba de Mann-Whitney para comparar los índices de abundancia relativa de *E. ruber* y *B. belli* entre años, y entre especies.  $n = 4$ ;  $m = 4$  y  $\alpha = 0.05$ .

Entre años			Entre año y especies		
Especie	Años	Valor de U	Especies	Año	Valor de U
<i>E. ruber</i>	1999-2000	U = 11*	<i>E. ruber</i> y <i>B. belli</i>	1999	U = 13*
<i>B. belli</i>	1999-2000	U = 10*	<i>E. ruber</i> y <i>B. belli</i>	2000	U = 11*

Al comparar los índices de abundancia relativa entre ambas especies, por estaciones del año, durante 1999 y 2000, no se encontraron diferencias significativas (ns), aplicando la prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis ( $H = 1.5$  ns<sub>(1999)</sub> y  $H = 3.5$  ns<sub>(2000)</sub>).

Cuando se analizaron los índices de abundancia relativa de forma más detallada, aplicando la misma prueba estadística anterior, se obtuvo los siguientes resultados: Comparando los índices de ambas especies entre año y año de muestreo, se encontró que *E. ruber*, presenta diferencias significativas en su abundancia durante las cuatro estaciones del año y los once puntos de conteo ( $H = 9.60$ <sub>(1999)</sub>,  $H = 12.10$ <sub>(2000)</sub>,  $n=4$ ,

$p < 0.05$ ). En contraste para *B. belli*, no hubo diferencias significativas en las estaciones del año y puntos de conteo entre ambos años ( $H = 3.20_{(1999)}$ ,  $H = 6.13_{(2000)}$ ,  $n = 4$ ,  $p > 0.05$ ). De la misma manera, al analizar por separado los índices de abundancia relativa de *E. ruber*, solo para 1999 y después en el año 2000, no se registraron diferencias significativas tomando en consideración los puntos de conteo y las cuatro estaciones del año ( $H = 12.34_{(1999)}$ ,  $H = 15.32_{(2000)}$ ,  $n = 11$ ,  $p > 0.05$ ). Por el contrario para *B. belli* las diferencias significativas de su abundancia se registraron para los puntos de conteo y las cuatro estaciones del año, en ambos años que duró el muestreo ( $H = 30.79_{(1999)}$ ,  $H = 5.36_{(2000)}$ ,  $n = 11$ ,  $p < 0.001$ ).

Al analizar la abundancia relativa de *E. ruber* y de *B. belli* por puntos de conteo (parcelas circulares Hutto *et al.* 1986), se observó que los puntos con mayores registros de *E. ruber* en los dos años de muestreo, fueron el 4 y el 9, los cuales se situaron entre los 2,663 y 2,795 msnm. Así mismo, los mayores registros para *B. belli* estuvieron en los puntos 4 y 6, lo cuales se situaron a 6,663 y 2,672 msnm. A diferencia de *E. ruber*, *B. belli* nunca fue registrado en los puntos 1 y 2, así como en los puntos 10 y 11. *E. ruber* fue la especie registrada en todas los puntos de conteo en ambos años, aunque no en todas las estaciones del año (Figuras 9 y 11).

Por otro lado, *E. ruber* en otoño e invierno de ambos años, fue registrado en puntos a menor altitud (2624 a 2630 m), con respecto a primavera y verano, que se registró a mayor altura (2,800 a 2,824 m). Por el contrario *B. belli*, fluctuó en un intervalo exclusivo de altura (2,663 a 2,795 m), que correspondió a los puntos del 4 al 9 (Figuras 10 y 12).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

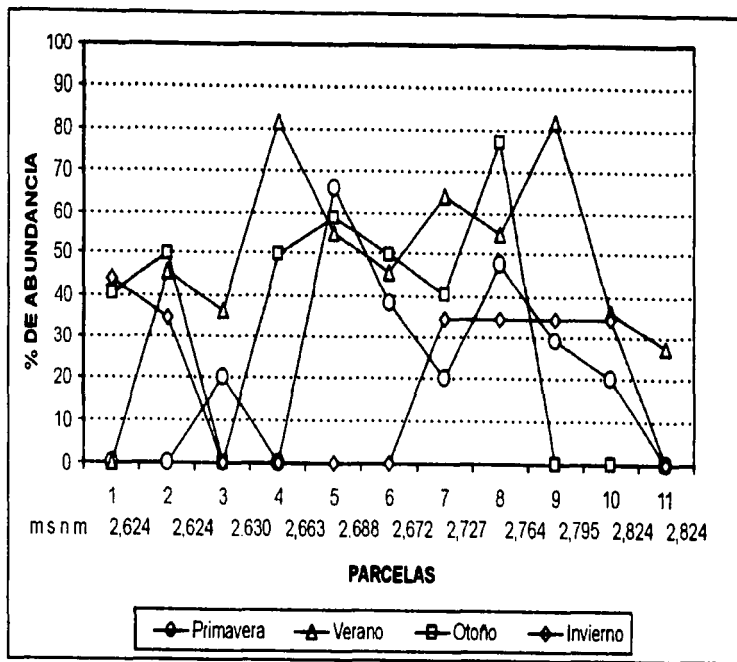


Figura 9. Porcentaje de abundancia relativa de *E. ruber* registrado en los 11 puntos de conteo durante 1999.



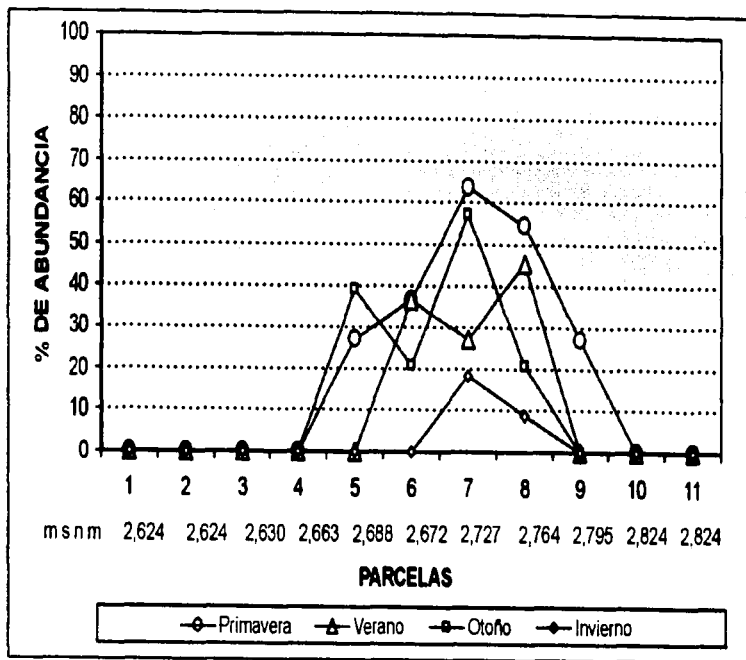


Figura 10. Porcentaje de abundancia relativa de *B. belli* registrado en los 11 puntos de conteo durante 1999.

TESIS C  
FALLA DE C

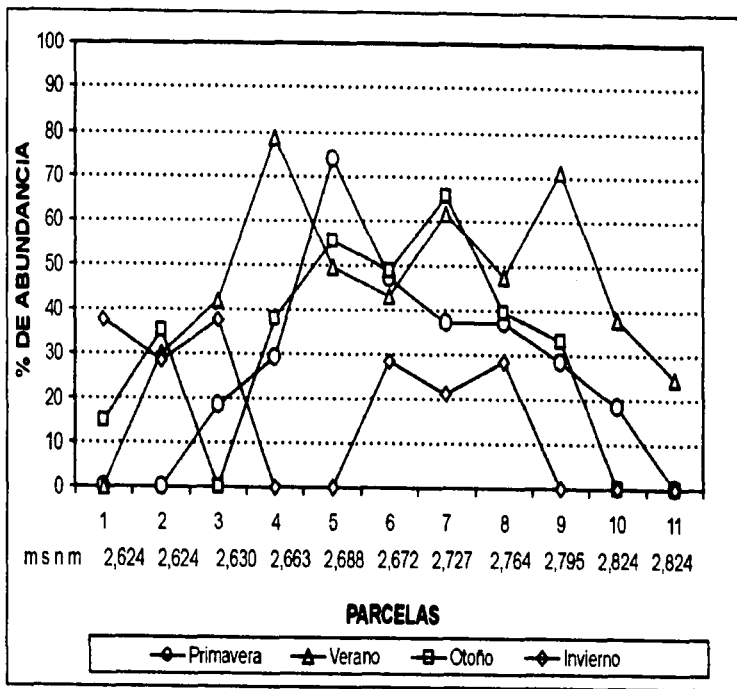


Figura 11. Porcentaje de abundancia relativa de *E. ruber* en los 11 puntos de conteo durante el año 2000.

TESIS  
FALLA DE

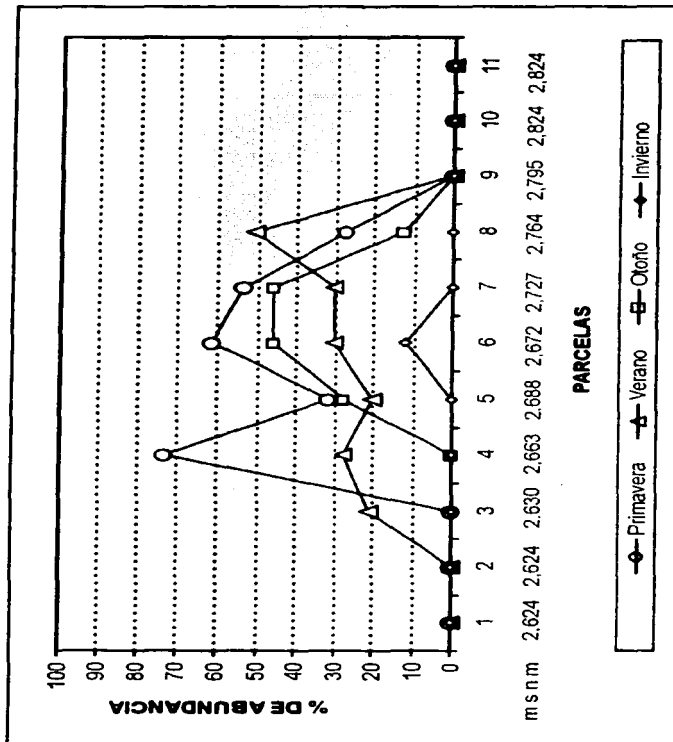


Figura 12. Porcentaje de abundancia relativa de *B. belli* en los 11 puntos de conteo durante el año 2000.

TESIS CON  
FALLA DE C

Al aplicar la prueba no paramétrica de Correlación de Spearman, entre las variables de la vegetación por cada uno de los puntos de conteo y los índices de abundancia de *B. belli* y *E. ruber* en las mismas parcelas, se encontró que *B. belli* presentó una correlación alta y significativa entre su abundancia y la "cobertura del follaje de arbustos" ( $CF_A$ ), ( $r_s = 0.8774$ ,  $p < 0.005$ ), así como con la variable "diversidad a la altura del follaje de arbustos" ( $DAF_A$ ), ( $r_s = 0.8873$ ,  $p < 0.005$ ). En contraste con *B. belli*, la especie *E. ruber*, sólo mostró una correlación significativa entre su abundancia y la

"diversidad de estratos de plantas" (DEP), ( $r_s = 0.6450$ ,  $p < 0.05$ ) en todos los puntos de conteo (Cuadro 6).

Cuadro 6. Variables de la vegetación e índices de abundancia relativa de *E. ruber* y *B. belli*, evaluadas por parcelas de muestreo en el Volcán Holotepec, Estado de México. DAF = Diversidad a la altura del follaje; DEP = Diversidad de estratos de plantas.

Parcelas Número	DAF		DEP	Cobertura del follaje*		Densidad**			Abundancias relativas	
	árboles	arbustos		arbóreo	arbusivo	árboles	arbustos	hierbas	<i>E. ruber</i>	<i>B. belli</i>
P1	0.6023	0.2448	0.3220	20.50	15.76	509.30	458.36	262,500	42.25	0.00
P2	0.5602	0.2576	0.3248	19.17	15.47	621.34	763.94	392,500	43.40	0.00
P3	0.8512	0.2240	0.3249	22.53	16.75	763.94	810.14	725,000	28.40	0.00
P4	0.5107	0.2495	0.4567	13.84	18.03	916.73	916.80	350,000	65.71	0.00
P5	0.5667	0.6019	0.4433	17.50	22.88	570.41	1,018.15	465,000	59.75	33.09
P6	0.8826	0.6555	0.6392	20.24	25.79	611.15	1,120.15	562,500	44.60	31.15
P7	0.7074	0.6957	0.6271	17.99	30.54	763.94	1,273.20	597,500	39.85	41.55
P8	0.6784	0.6739	0.7427	22.91	24.78	560.22	1,222.31	357,500	53.53	32.44
P9	0.5075	0.4071	0.3337	14.45	19.47	784.50	1,120.45	910,000	48.77	27.27
P10	0.619	0.2385	0.3065	18.53	14.58	982.80	916.73	415,000	30.56	0.00
P11	0.5759	0.2438	0.2432	17.43	17.20	667.66	814.67	237,500	27.43	0.00

\* = Porcentaje por hectárea. y \*\* = Individuos por ha.

Finalmente se compararon las diferencias de las medias de cada una de las variables analizadas obtenidas a partir del análisis de varianza (ANOVA), (Cuadro 7). Con los resultados alcanzados, se aplicó la prueba de "diferencia verdaderamente significativa" (DVS) o de Tukey. Dicha prueba demostró que *B. belli* en invierno, tuvo diferencias significativas en cuanto a su abundancia relativa en relación con *E. ruber* en Verano y otoño de 1999, de igual manera en el muestreo del año 2000, la prueba de Tukey, señaló diferencias en la abundancia de *B. belli* en invierno, con respecto a *E. ruber* en verano. *B. belli* en invierno demostró ser significativamente diferente en cuanto a su abundancia con la estación de primavera (Cuadro 8). La misma prueba arrojó diferencias significativas entre los once puntos de conteo en ambas especies para los años 1999 y 2000, donde el punto 10 y 11, así como el 5 y 11 en 1999, fueron distintos en abundancia y para el año 2000, la diferencia resultó significativa en los puntos 4 y 11 (Cuadro 9).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 7. ANOVA, aplicado a los índices de abundancia relativa de *E. ruber* y *B. belli* por estaciones del año y puntos de conteo en ambos años de muestreo.  $\alpha = 0.05$ .

Fuente de evaluación	g.l.	R.V.	F	P
Entre estaciones del año por puntos de conteo en 1999	3-10	8.75	3.71	<0.05
Entre estaciones del año por puntos de conteo en 2000	3-10	7.29	3.71	<0.05
Solo en puntos de conteo, 1999	10	6.02	2.98	<0.05
Solo en puntos de conteo, 2000	10	5.90	2.98	<0.05

g.l. = Grados de libertad. R.V. = Razón de variación (F calculada). F = Valor crítico de tablas.

Cuadro 8. Prueba de contrastación de Tukey para los índices de abundancia por estaciones del año durante 1999. **dm** = diferencia entre medias. **DVS** = Diferencia verdaderamente significativa.

Estaciones	Especies	DVS 1999	DVS 2000
Invierno vs. Verano	<i>B. belli</i> vs. <i>E. ruber</i>	DVS=23.2<dm39.2*	DVS=35.8<dm36.5*
Invierno vs. Otoño	<i>B. belli</i> vs. <i>E. ruber</i>	DVS=23.2<dm38.5*	
Invierno vs. Primavera	<i>B. belli</i> vs. <i>B. belli</i>		DVS=35.8<dm37.2*

\* =  $p < 0.05$

Nota: Regla de decisión, si  $dm > DVS$ , existe diferencia significativa (Wayne 1987).

TESIS COM  
FALLA DE C

Cuadro 9. Prueba de contrastación de Tukey para las medias de los índices de abundancia relativa entre los 11 puntos de conteo, para *E. ruber* y *B. belli* durante 1999 y 2000.

Especies	Años	Puntos de conteo	Valores de DVS
<i>E. ruber</i>	1999	10-11	28.09 < dm = 33.71*
<i>E. ruber</i>	1999	5-11	20.10 < dm = 21.64*
<i>E. ruber</i> y <i>B. belli</i>	2000	4-11	25.2 < dm = 26.60*

\* =  $p < 0.05$ ; DVS = Diferencia verdaderamente significativa; dm = diferencia de medias.  
Nota: Regla de decisión; si  $dm > DVS$ , existe diferencia significativa (Wayne, 1987).

Al analizar los índices de abundancia, por medio de la frecuencia de ocurrencia en las dos especies vistas y escuchadas durante los conteos de 1999 y 2000, no se encontraron diferencias significativas al aplicar los cuadros de contingencia R x C, esto

sugiere que las frecuencias de ocurrencia observadas en ambas especies en las cuatro estaciones del año y en los once puntos de conteo, no se desvían de la mayoría de las frecuencias esperadas (Cuadro 10).

Cuadro 10. Tabla de contingencia R x C (estadístico G) para evaluar las frecuencias de ocurrencia 1999 y 2000 en los 11 puntos de conteo en las 4 estaciones del año. ns = no significativo.

Estaciones del año g.l. 3		Puntos de conteo g.l.10	
<i>E. ruber</i> 1999	G = 5.128ns	<i>E. ruber</i> 1999	G = 4.101ns
<i>B. belli</i> 1999	G = 1.596ns	<i>B. belli</i> 1999	G = 1.662ns
<i>E. ruber</i> 2000	G = 4.30ns	<i>E. ruber</i> 2000	G = 4.20ns
<i>B. belli</i> 2000	G = 1.026ns	<i>B. belli</i> 2000	G = 1.56ns

Nota: Las observaciones se tomaron dentro de un radio de 25 m del observador a las aves vistas y escuchadas durante los muestreos.

### **Conducta forrajera y uso del hábitat**

Los datos sobre los cuales se realizó el análisis de componentes principales (PCA), referentes a los dos años que duró el presente estudio, se muestran en los Cuadros 15 y 16.

Todas las variables indicadas en los cuadros 11 y 12, fueron incluidas en el análisis de los componentes principales (PCA). En este análisis, se consideraron los tres primeros factores estructurales que en conjunto explicaron el 87.94% de la varianza acumulada (Cuadro 13).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 13. Porcentaje de varianza acumulada para los factores utilizados en el análisis de componentes principales (PCA).

Número de componentes	Porcentaje de varianza	Varianza acumulada
1	64.26	64.26
2	12.96	77.23
3	10.71	87.94
4	3.96	91.91
5	2.77	94.68
6	1.69	96.38
7	1.04	97.43
8	0.88	98.31
9	0.65	98.97
10	0.48	99.47
11	0.23	99.68
12	0.15	99.84
13	0.08	99.92
14	0.05	99.98
15	0.01	99.99
16	0.00	100.00

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 11. Frecuencia relativa en proporción de la conducta y actividad forrajera de *B. belli* y *E. ruber* durante las 4 estaciones del año 1999.

Estación	Técnica Forrajera Tiempo				Estado Forrajero				Sitio Forrajero						Albura de Forrajes			
	CF	RF	CR	CV	R	H	Arbo.	Arbo.	P. Int.	P. med.	P. Ext.	Tronco	Rama	Hoja	0-I	0-III	IV-VII	VIII-XI
<b>Primavera</b>																		
<i>B. belli</i>	0.5096	0	0.4855	0	0.7550	0.4333	0.4921	0	0.0599	0.1166	0.1316	0	0.3100	0.3777	0.4760	0.5239	0	0
<i>E. ruber</i>	0.4700	0.1490	0.3227	0.1011	0.1972	0.3166	0.3888	0.0977	0.0205	0.1053	0.4200	0.0414	0.3133	0.3635	0.3493	0.4509	0.1170	0.0821
<b>Verano</b>																		
<i>B. belli</i>	0.7788	0	0.2177	0	0.1600	0.6896	0.1466	0	0.0253	0.0820	0.1955	0	0.1477	0.5516	0.0828	0.3170	0	0
<i>E. ruber</i>	0.6442	0.0900	0.2110	0.0476	0.0810	0.2155	0.3356	0.3510	0.0661	0.0672	0.1133	0.0822	0.1455	0.5022	0.1228	0.2547	0.3324	0.3324
<b>Otoño</b>																		
<i>B. belli</i>	0.4832	0	0.5133	0	0.01583	0.2818	0.6916	0	0.0399	0.1083	0.1166	0	0.2849	0.4459	0.3250	0.0656	0	0
<i>E. ruber</i>	0.4274	0.0350	0.4656	0.0225	0	0.2383	0.4956	0.2900	0.0416	0.1200	0.1208	0.0475	0.3416	0.3260	0.2942	0.4360	0.2565	0
<b>Invierno</b>																		
<i>B. belli</i>	0.4774	0	0.5199	0	0	0.2941	0.7341	0	0.0292	0.1959	0.1190	0	0.4083	0.2506	0.2499	0.7499	0	0
<i>E. ruber</i>	0.2300	0.4083	0.6424	0.0383	0.0300	0.2583	0.6083	0.0350	0	0.1399	0.2500	0	0.3400	0.2966	0.3190	0.5700	0.1428	0.1200

Nota: CF = Colector de follaje; RF = Revoleteo en el follaje; CR = Colector en la rama; CV = Colector al vuelo; R = razante; H = herbáceo; Arbo. = Arbustivo Arbo. = Arboreo; P. Int. = Parte interna; P. med. = Parte Média; P. Ext. = Parte externa. Alturas : 0 - 1 m; II - III = 2 a 3 m; IV - VII = 4 - 7 m; VIII - XII = 8 - 12 m.

TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN

TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN

Resultados



Cuadro 12. Frecuencia relativa en proporción de la conducta y actividad forrajera de *B. belli* y *E. ruber* durante las 4 estaciones del año 2000.

Estación	Técnica Forrajera Tiempo				Estrato forrajero				Sitio forrajero						Altura de forrajeo			
	CF	RF	CR	CV	R	H	Arbo.	Arbo.	P. Int.	P. med.	Part.	Tronco	Rama	Hoja	0-I	II-III	IV-VII	VIII-XII
Primavera																		
<i>B. belli</i>	0.5120	0	0.4880	0	0.0653	0.4634	0.4700	0	0.0600	0.1103	0.1471	0	0.3056	0.3563	0.5516	0.4423	0	0
<i>E. ruber</i>	0.5010	0.0833	0.3416	0.0750	0.1160	0.3250	0.4250	0.1333	0.0165	0.0995	0.1493	0.0290	0.2980	0.4066	0.2753	0.3333	0.2028	0.0522
Verano																		
<i>B. belli</i>	0.8360	0	0.1639	0	0.1590	0.7168	0.1238	0	0.0090	0.0706	0.2100	0	0.1233	0.5835	0.6000	0.6000	0.0000	0
<i>E. ruber</i>	0.6337	0.0658	0.2510	0.0493	0.0462	0.2773	0.3380	0.3400	0.5630	0.0583	0.0853	0.1000	0.1500	0.3500	0.1100	0.2590	0.3116	0.3116
Otoño																		
<i>B. belli</i>	0.8020	0	0.2000	0	0.2000	0.8200	0.2500	0	0.0590	0.3100	0.5500	0	0.3000	0.5400	0.6200	0.3500	0.0000	0
<i>E. ruber</i>	0.6100	0.0500	0.3100	0.0500	0.0630	0.4400	0.4000	0.3500	0.0600	0.1000	0.1500	0.2000	0.1900	0.4000	0.4200	0.5000	0.2500	0.2500
Invierno																		
<i>B. belli</i>	0.4519	0	0.5480	0	0.0120	0.2136	0.7740	0	0.3880	0.2220	0.1238	0	0.3340	0.2864	0.2254	0.7440	0.0000	0
<i>E. ruber</i>	0.1522	0.0375	0.6708	0.0322	0.1065	0.3082	0.3342	0.0509	0	0.1521	0.2340	0	0.3442	0.2400	0.3137	0.5680	0.0200	0.0000

Nota: CF = Colector de follaje; RF = Revoloteo en el follaje; CR = Colector en la rama; CV = Colector al vuelo; R= razante; H= herbáceo; Arbo. = Arbustivo Arbo. = Arboreo; P. Int.= Parte interna; P.med. = Parte Media; P. Ext. = Parte externa. Alturas : 0 - 1 m; II - III = 2 a 3 m; IV - VII = 4 - 7 m; VIII - XII = 8 - 12 m

El primer componente dimensional  $PC_1$ , definió la situación del sitio forrajero en un eje horizontal, oponiendo el uso de la parte externa del estrato (árbol, arbusto o hierba) hacia la parte interna.

El segundo componente dimensional  $PC_2$ , lo constituyó el uso de la técnica forrajera, en un eje vertical, el cual está formado por los colectores en el follaje (CF), *versus* los colectores al vuelo (CV). Asocia además el estrato forrajero, señalando la utilización de los arbustos en su parte interna, anteponiéndose el uso del estrato arbóreo en su parte externa.

En la Figura 13, se representan sobre un plano definido las situaciones espaciales y temporales en el uso del hábitat y conducta forrajera de ambas especies durante los dos años de muestreo, utilizando los dos primeros componentes  $PC_1$  y  $PC_2$ , que en total explican el 77.23% de la varianza acumulada. Dicho plano definido (Figura 13), muestra que *E. ruber* en el verano de ambos años (1999 y 2000) utilizó con mayor intensidad la parte externa de los árboles colectando al vuelo su alimento. En contraste en invierno, la misma especie colectó más alimento en el follaje de arbustos hacia la parte interna y media en 1999 y 2000. *B. belli*, mostró ser más colectora en el follaje de los arbustos en la parte interna durante las estaciones de primavera, otoño e invierno en los dos años. Sin embargo la misma especie en verano amplió su estrato forrajero, colectando su alimento en la parte interna de los árboles en los dos años de muestreo. Se observó también que *E. ruber* en primavera, amplió el uso del estrato forrajero, al utilizar la parte interna, tanto del estrato arbustivo como del arbóreo.

TEXTO CON  
FALLA DE ORIGEN

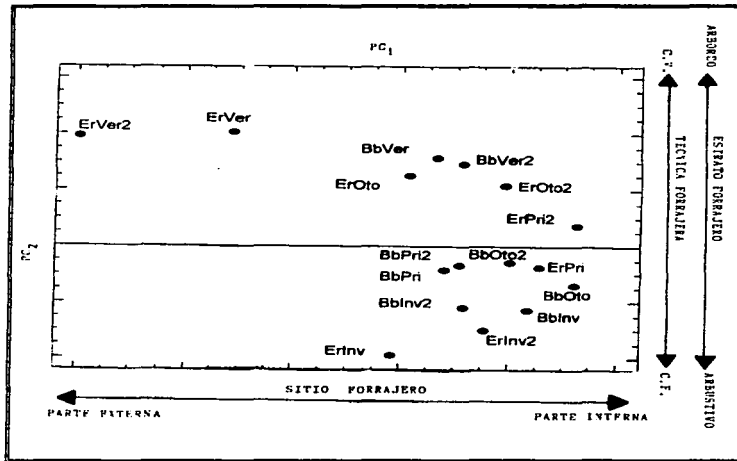


Figura 13. Situación de las especies en el plano definido por los dos primeros factores del PCA.

Nota: ErPri = *E. ruber* primavera; ErVer = *E. ruber* verano; ErOto = *E. ruber* otoño; ErInv = *E. ruber* invierno; BbPri = *B. belli* primavera; BbVer = *B. belli* verano; BbOto = *B. belli* otoño; BbInv = *B. belli* invierno. Er.1 = 1999 y Er.2 = 2000. B.b.1 = 1999 y B.b.2 = 2000. C.V. = Colector al vuelo; C.F = Colector en el follaje.

Tomando en consideración los resultados de los índices de correlación lineal aplicados para la conducta y actividad forrajera, entre los dos años de muestreo, así como entre las estaciones del año, se puede observar que las dos especies presentaron una fuerte correlación en el modo de forrajeo dentro de las estaciones de primavera, otoño e invierno de ambos años (1999 y 2000) ya que los valores promedios de correlación ( $r$ ), para *E. ruber* y *B. belli* fueron altos y significativos ( $r_{E.ruber} = 0.81205$ ,  $p < .0001$  y  $r_{B.belli} = 0.939275$ ,  $p < .0001$ ). En particular, la confluencia hacia un extremo espacial y temporal de ambas especies, reflejado en el plano definido de la figura 13 (PCA) y que las señala como colectoras en el follaje de la parte interna de los arbustos, en primavera, otoño e invierno de ambos años de muestreo, se encuentra soportado con el alto promedio de correlación ( $r_m = 0.8929$ ,  $p < .001$ ), para ambas especies.

Las correlaciones lineales efectuadas entre la conducta y actividad forrajera de *E. ruber* y *B. belli* con las cuatro estaciones del año, fueron significativas en verano e

invierno, incluso en primavera de ambos años. Los valores más significativos se reportaron para *E. ruber* en verano con el uso del tronco y el estrato arbóreo, a alturas de 4 a 7 m ( $p < 0.01$ ). *B. belli*, tuvo mayor significancia ( $p < 0.001$ ) en el uso de la parte interna y media de las ramas de los arbustos en invierno. Cabe destacar la correlación negativa de *E. ruber* ( $r = -0.8245$ ) en el uso del follaje, contra la parte media de los estratos vegetacionales en la estación de verano, así como la correlación negativa de *B. belli* ( $r = -0.7143$ ) en la misma época del año, entre el uso de las hojas contra el estrato arbustivo (Cuadro 14).

En resumen puede decirse que las estrategias de uso espacial más representadas y extendidas en estas dos especies de aves durante el verano y otoño, es el empleo de la dimensión "sitio forrajero", representada por la parte externa del estrato arbóreo como colectoras en el follaje y en vuelo, así como la dimensión "estrato forrajero" representado por la utilización del estrato arbustivo en su parte interna como colectoras en el follaje en invierno y primavera (Figura 13).

Cuadro 14. Correlación en el uso de la técnica forrajera, estrato forrajero, sitio forrajero y altura de forrajeo entre *E. ruber* y *B. belli* en las cuatro estaciones de los años 1999 y 2000.

<u>Especie</u>	<u>Estación</u>	<u>Correlación de forrajeo</u>	<u>Valor de "r"</u>
<i>E. ruber</i>	Primavera	Colector al vuelo contra parte externa	0.8078 *
	Verano	Tronco contra árbol	0.9486 **
	Verano	Hoja contra parte media	-0.8245 *
	Verano	H-3 contra tronco	0.8959 **
	Verano	H-4 contra tronco	0.741 *
<i>B. belli</i>	Verano	Hoja contra artvo.	-0.7143 *
	Invierno	Colector de rama contra arbusto	0.8037 *
	Invierno	Parte media contra arbusto	0.7245 *
	Invierno	Parte media contra rama	0.8471 **
	Invierno	H-2 contra parte media	0.8717 *
Invierno	H-2 contra rama	0.8161 *	

\* =  $p < 0.05$ ; \*\* =  $p < 0.01$ .

H-2 = Altura (2-3m.); H-3 = Altura (4-6m.) H-4 = Altura (6-10)  $n = 8$ .

Nota: Sólo se hace referencia a los valores significativos.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

***Sobrelapamiento de la conducta y actividad forrajera.***

Ambas especies en 1999 y 2000, mostraron en promedio un alto porcentaje de sobrelapamiento en cuanto al uso de la técnica forrajera (90.93%<sub>(1999)</sub> y 87.45%<sub>(2000)</sub>), y un menor porcentaje en el uso del estrato forrajero en ambos años (72.26%<sub>(1999)</sub> y 71.09%<sub>(2000)</sub>). El sobrelapamiento en el uso del sitio forrajero alcanzó mayor promedio en el año 2000 (91.89%), comparado con 1999 que fue menor (78.61%). El traslape en el uso de la altura de forrajeo, se comportó de manera inversa al sitio de forrajeo en ambos años, con 85.17% para 1999 y 74.75% para el año 2000 (Figura 14).

Los porcentajes de sobrelapamiento en las estaciones climáticas del año entre 1999 y 2000, mostraron moderadas pero sustanciales diferencias a lo largo y en cada una de las dimensiones de forrajeo. El traslape en el uso del estrato forrajero en primavera y verano de ambos años, siempre fue menor con respecto a otoño e invierno que fue mayor en los dos años. El uso de la técnica forrajera, siempre reflejó porcentajes altos en todas las estaciones climáticas en los dos años de muestreo. El sobrelapamiento en el uso del sitio forrajero, se mantuvo con porcentajes altos durante las estaciones del año de ambos años, excepto en primavera de 1999, que se vio disminuido en un 50% (Figuras 15 y 16).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

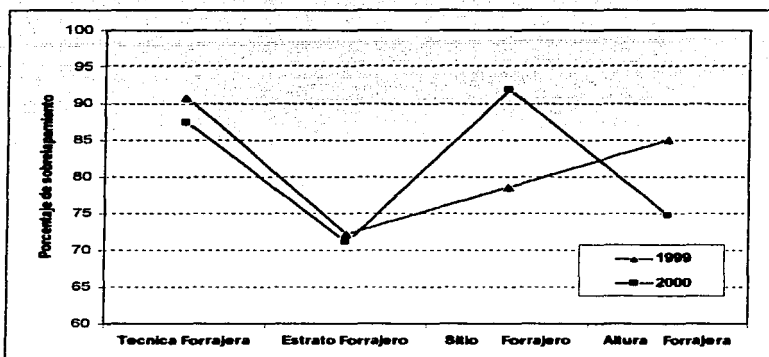


Figura 14. Porcentaje de solapamiento en el uso de los recursos forrajeros entre *B. belli* y *E. ruber* en las 4 estaciones del año de 1999 y 2000.

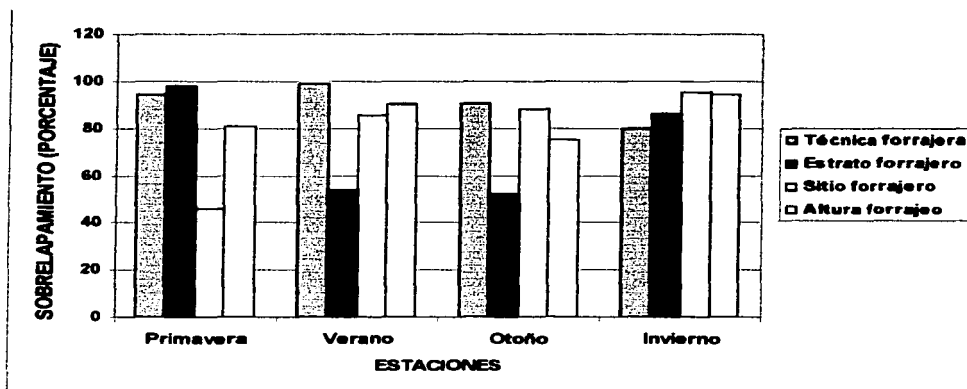


Figura 15. Porcentaje de solapamiento en el uso de los recursos forrajeros entre *B. belli* y *E. ruber* en el año 1999.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

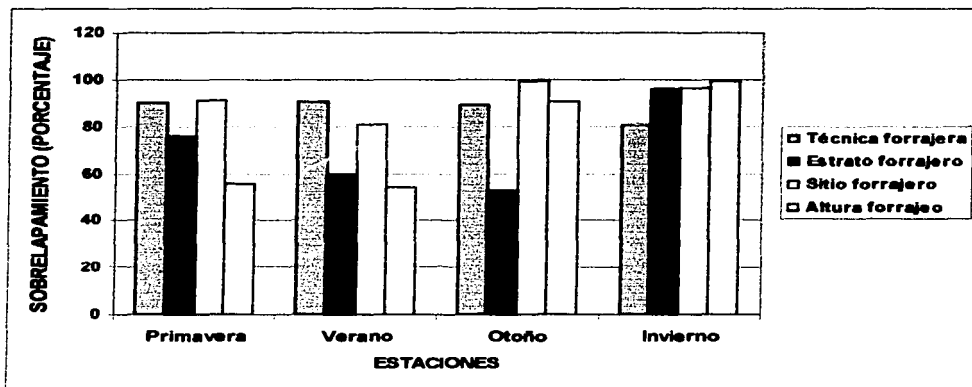


Figura 16. Porcentaje de solapamiento en el uso de los recursos forrajeros entre *B. belli* y *E. ruber* en el año 2000.

Los porcentajes de solapamiento se analizaron estadísticamente aplicando tablas de contingencia  $R \times C$ , para obtener los valores de "G". Se encontraron diferencias significativas en los porcentajes de solapamiento para ambas especies en el uso del estrato forrajero y sitio forrajero, entre las estaciones de primavera, verano e invierno de 1999 ( $G_{(1999)} = 29.62$ ;  $g.l. = 9$ ;  $\alpha = 0.05$ ;  $p < 0.001$ ). Por el contrario en el mismo año, no se registraron diferencias significativas en el uso de la técnica y altura de forrajeo durante las cuatro estaciones ( $G_{(1999)} = 13.07$ ;  $g.l. = 9$ ;  $\alpha = 0.05$ ;  $p > 0.05$ ). Para el año 2000, el uso del estrato forrajero y altura de forrajeo, presentaron diferencias significativas entre las estaciones de primavera, verano e invierno ( $G_{(2000)} = 28.22$ ;  $g.l. = 9$ ;  $\alpha = 0.05$ ;  $p < 0.001$ ). El solapamiento en el uso de la técnica y sitio forrajero, en las cuatro estaciones del año 2000, no fue significativo para ambas especies ( $G_{(2000)} = 15.50$ ;  $g.l. = 9$ ;  $\alpha = 0.05$ ;  $p > 0.05$ ). Se realizó la misma prueba para comparar los porcentajes de solapamiento global para ambas especies entre 1999 y 2000, la cual arrojó diferencias no significativas entre ambos años ( $G = 1.149$ ,  $g.l. = 3$ ,  $\alpha = 0.05$ ;  $p > 0.05$ ).

**Amplitud de nicho forrajero**

En verano de 1999, *E. ruber*, mostró un mayor índice de amplitud de nicho, en cuanto al uso del estrato forrajero (0.8556), sitio forrajero (0.8399) y altura de forrajeo (0.7874), no así en la técnica de forrajeo en verano, la cual disminuyó considerablemente (0.2976). Por el contrario en invierno, la misma especie redujo su amplitud en cuanto al uso de la técnica, estrato, sitio y altura de forrajeo (0.2217), (Cuadro 15, Figura 17).

Con excepción del invierno, *B. belli* en 1999, siempre mostró valores menores de amplitud más bajos en cuanto al uso de la técnica, estrato, sitio y altura de forrajeo, comparado con *E. ruber*. Se observó también que en el invierno, ambas especies reducen su amplitud de nicho en cuanto al uso de la técnica, estrato, sitio y altura de forrajeo a valores muy similares. Por otro lado *B. belli*, presentó una variación en los índices de amplitud durante las cuatro estaciones del año y siempre menor que la reportada para *E. ruber* (Cuadro 15 y Figura 17).

Cuadro 15. Amplitud de nicho de la conducta forrajera de *B. belli* y *E. ruber* en las cuatro estaciones del año en 1999.

Estación Especie	Técnica forrajera	Estrato forrajero	Sitio forrajero	Altura forrajeo	Promedio
<b>Primavera</b>					
<i>E. ruber</i>	0.3700	0.6096	0.4927	0.5657	0.5095
<i>B. belli</i>	0.3300	0.5419	0.1465	0.3297	0.3370
<b>Verano</b>					
<i>E. ruber</i>	0.2976	0.8556	0.8399	0.7874	0.6951
<i>B. belli</i>	0.2560	0.3107	0.5748	0.6334	0.4437
<b>Otoño</b>					
<i>E. ruber</i>	0.3808	0.7278	0.754	0.2976	0.5400
<i>B. belli</i>	0.3329	0.3189	0.5714	0.1762	0.3498
<b>Invierno</b>					
<i>E. ruber</i>	0.2670	0.2991	0.151	0.1698	0.2217
<i>B. belli</i>	0.3340	0.2001	0.2287	0.2001	0.2407

Nota: Datos evaluados a partir de la ecuación de Levins (1968)



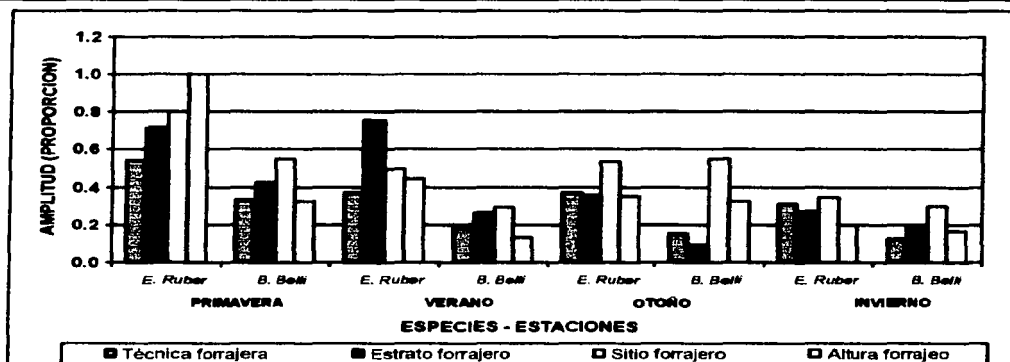


Figura 17. Amplitud de nicho de la conducta forrajera de *B. belli* y *E. ruber* en las cuatro estaciones del año en 1999.

Cuadro 16. Amplitud de nicho de la conducta forrajera de *B. belli* y *E. ruber* en las cuatro estaciones del año 2000.

Estación	Técnica	Estrato	Sitio	Altura	Promedio
Especie	forrajera	forrajero	forrajero	forrajeo	
<b>Primavera</b>					
<i>E. ruber</i>	0.5433	0.7167	0.8027	0.9999	0.7656
<i>B. belli</i>	0.3330	0.4243	0.5531	0.3248	0.4088
<b>Verano</b>					
<i>E. ruber</i>	0.3738	0.7531	0.4956	0.4468	0.4088
<i>B. belli</i>	0.1830	0.2681	0.2931	0.1297	0.2184
<b>Otoño</b>					
<i>E. ruber</i>	0.3711	0.3611	0.5347	0.3484	0.4038
<i>B. belli</i>	0.1546	0.0959	0.5521	0.3243	0.2817
<b>Invierno</b>					
<i>E. ruber</i>	0.3121	0.2699	0.3447	0.1998	0.2841
<i>B. belli</i>	0.1240	0.1836	0.2964	0.1632	0.1918

Nota: Los datos fueron evaluados a partir de la ecuación de Levins (1968)

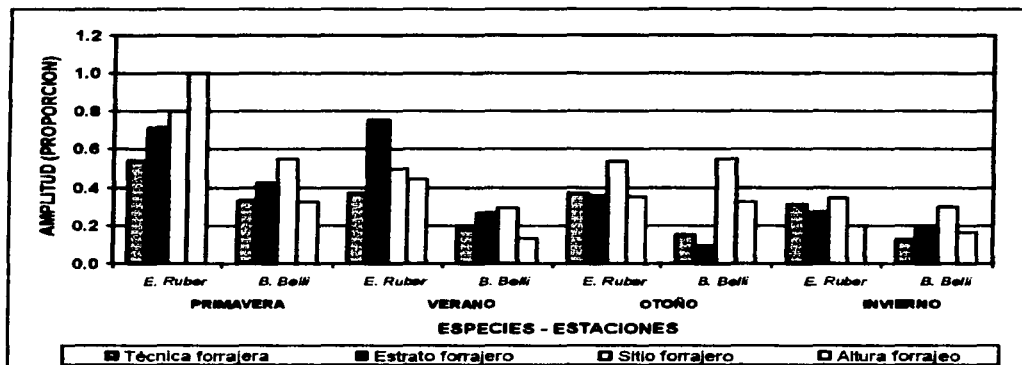


Figura 18. Amplitud de nicho de la conducta forrajera de *B. belli* y *E. ruber* en las cuatro estaciones del año 2000.

El mayor índice de amplitud de nicho para *E. ruber* en el año 2000 fue en la estación de primavera (0.7656), seguido por el verano (0.4088) y el menor fue para el invierno (0.2841). Al igual que en 1999, se observó que la disminución en la amplitud de nicho, tanto para *E. ruber* como para *B. belli* es muy similar en la estación de invierno, así mismo como el menor índice para *B. belli* con respecto a *E. ruber*, en las cuatro estaciones del año 2000 (Cuadro 16 y Figura 18).

No se encontraron diferencias significativas en la amplitud de nicho, al aplicar las tablas de contingencia  $R \times C$  (Estadístico "G"), y la prueba de Kruskal-Wallis. Los resultados obtenidos sobre la amplitud de nicho forrajero, entre las cuatro estaciones del año, tomando en cuenta la conducta y actividad forrajera en ambas especies, fueron no significativos. La hipótesis de no diferencia ( $H_0$ ), planteada en un principio, con  $\alpha=0.05$ , no pudo ser rechazada (Cuadros 17 y 18).

Cuadro 17. Tabla de contingencia R x C (prueba de "G"), para comparar la amplitud de nicho de la actividad forrajera de *E. ruber* y *B. belli* en los años 1999 y 2000.

Año	Entre conducta y actividad forrajera	Entre estaciones del año
1999	<i>E. ruber</i> contra <i>B. belli</i> G = 1.25 ns	<i>E. ruber</i> contra <i>B. belli</i> G = 0.22 ns
2000	<i>E. ruber</i> contra <i>B. belli</i> G = 0.71 ns	<i>E. ruber</i> contra <i>B. belli</i> G = 0.26 ns
1999-2000	<i>E. ruber</i> G = 0.15 ns	<i>E. ruber</i> G = 1.10 ns
1999-2000	<i>B. belli</i> G = 0.06 ns	<i>B. belli</i> G = 1.26 ns

ns = no significativo.  $\alpha = 0.05$ .

Cuadro 18. Prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para comparar la amplitud de nicho de la actividad forrajera de *E. ruber* y *B. belli* durante los años 1999 y 2000.

Año	Conducta y actividad forrajera	Valor de H
1999	<i>Ergaticus ruber</i>	2.15 ns
1999	<i>Basileuterus belli</i>	1.46 ns
2000	<i>Ergaticus ruber</i>	3.68 ns
2000	<i>Basileuterus belli</i>	2.97 ns

g.l. = 3 y  $\alpha = 0.05$ . ns = no significativo.

---

## DISCUSIÓN

### **Observaciones reproductivas**

La forma y tamaños de los nidos, así como sus variables evaluadas en cada sitio de anidación (tamaño de la nidada, altitud y pendiente de inclinación), no pudieron analizarse estadísticamente con las variables de cobertura del follaje y estructura de la vegetación en cada uno de los sitios de anidación, por carecerse de un número estadísticamente suficiente de nidos localizados para cada una de las especies. Sin embargo, se pueden discutir algunos aspectos interesantes si analizamos detenidamente los datos referidos para cada sitio de anidación, en los cuales se observan valores altos y significativos que se refieren al estrato arbustivo, en relación con el estrato arbóreo, específicamente en las variables "diversidad a la altura del follaje" (DAF), "cobertura del follaje" (CF) y "densidad de arbustos" (ind./ha).

Del análisis visual anterior se desprende que en los claros del bosque donde *E. ruber* y *B. belli* anidan, se encuentran caracterizados por una estructura de vegetación arbustiva distinta a la estructura arbórea, en cada uno de esos sitios de anidación. Para discutir esto, es conveniente aclarar que autores como Major y Kendal (1996), Keyser *et al.* (1998), Powell y Steide (2000), han concluido que el índice de depredación y parasitismo de aves que anidan en el suelo en zonas abiertas, es muy alto y es una de las causas principales del decline poblacional en aves de bosques templados. Los mencionados autores se refieren únicamente a los hábitats que han sido alterados por el hombre, donde los claros del bosque, son el resultado de una actividad antropogénica reciente. Ellos no se refieren a los claros de bosque que de forma natural existen en dichos hábitats y que son los resultados de procesos de la propia composición del hábitat. La estructura de la vegetación en los claros de bosque, y su relación con los sitios de anidación en estas dos especies, fue discutida en concordancia con lo registrado por otros especialistas en la familia Parulidae. Steele (1993), encontró en bosques templados que *Dendroica caerulescens* selecciona áreas abiertas para anidar, concluyendo que el estrato arbustivo es importante para este parúlido como hábitat

reproductivo. El mismo investigador discute que el denso follaje de arbustos, no parece ser importante como sustrato de forrajeo para los machos de *D. coeruleus* en la época de crianza y que este estrato toma relevancia únicamente cuando ambos progenitores alimentan a los volantones, lo cual sugiere que los sitios de anidación de dicho parúlido son más importantes que los propios lugares para forrajear. Así mismo, Holway (1991) argumenta que en general el denso follaje de arbustos en los sitios de anidación, puede funcionar como una pantalla protectora visual contra los depredadores, aunque Steele (1993) ha rebatido esto, al indicar que lo propuesto anteriormente, puede no tener un efecto protector de los nidos y que en las zonas con densa vegetación arbustiva puede tener un efecto contrario, al servir también de refugio para los propios depredadores.

En el sentido anterior, Ricketts y Ritchison (2000) señalan que los sitios de anidación de *Icteria virens*, son áreas con mayor cantidad de follaje arbustivo y menos cobertura del estrato arbóreo, concluyendo que estas características estructurales de la vegetación, tienen relación con la menor depredación de nidos y de volantones en estas áreas. Cabe aclarar que los estudios filogenéticos de Lovette y Bermingham (2002), han demostrado recientemente que *Icteria virens* no se encuentra directamente emparentado con parúlidos típicos como *E. ruber* y *B. belli*. Por su parte Braden (1999) concluye que la elección del sitio de anidación en los parúlidos, no es al azar, y que tienen una relación directa con la composición y estructura de la vegetación. Resulta oportuno aclarar aquí, lo planteado por Sockman (2000) quien discute que aún no existen evidencias claras, que la variación en la cobertura vegetal, afecte la depredación de los nidos de parúlidos que son colocados en claros de bosque. El mismo autor propone que las características de la cobertura vegetal en esos sitios, puede ser una respuesta a otros factores como el microclima y el éxito de los propios padres para alimentar a las crías.

Los resultados observados en el presente trabajo, sobre la relación de la estructura de la vegetación con los sitios de anidación de *E. ruber* y *B. belli*, concuerdan con lo referido por Steele (1993), Ricketts y Ritchison (2000), Braden (1999), en el sentido que dichos sitios de anidación de ambas especies, se encuentran localizados en

claros de bosque, donde la estructura de la vegetación del estrato arbustivo es predominante, en relación con el estrato arbóreo. No se podría discutir, si la variación en la estructura de la vegetación en los sitios de anidación afecte directamente la depredación de nidos como bien lo afirma Sockman (2000), ya que este hecho no fue evaluado en el presente trabajo. Más sin embargo, si consideramos que los depredadores potenciales de los nidos que son colocados en el piso del bosque en ese sitio, podrían ser roedores de la familia Muridae, tlacuaches del género *Didelphis* y comadrejas (*Mustela frenata*), así como serpientes de cascabel (*Sistrurus rabus*) (Babb et al. 1989; Monterrubio 1991), entonces su abundancia en tales sitios, podría ser menor en estas zonas abiertas con predominancia de estrato arbustivo, debido a que ellos también estarían expuestos a ser depredados. Sin embargo, esta misma situación, puede tener el efecto contrario, ofreciendo refugio a esos mismos depredadores, de tal manera que como bien lo señala Steele (1993), la estructura de la vegetación también influye de cualquier manera en la depredación.

La localización de los nidos de *E. ruber* y *B. belli*, en zonas abiertas con predominancia de estrato arbustivo en la zona de estudio, puede traer como ventaja para la especie, una ganancia favorable en cuanto a termorregulación de los huevos y pollos, ya que los rayos solares favorecen creando un microclima al penetrar directamente a los nidos, estos aspectos coinciden con lo registrado por Sockman (2000), para otras especies de parúlidos, al mencionar que los claros del bosque favorecen a regular el microclima de los propios nidos. La dinámica en la elección de los sitios de anidación, es aún compleja, mas sin embargo, lo que sí tiene un sentido claro es que la elección de un sitio óptimo de anidación, implicará para las aves en general, un mayor desgaste en tiempo y energía, pero una ganancia en el éxito reproductivo.

El hecho de que los seis nidos de *E. ruber*, y el único nido de *B. belli*, se hayan encontrado en claros del bosque rodeados por el estrato arbustivo con una misma forma de construcción (forma de horno o techados), así como una constancia en el tamaño de la nidada (tres huevos), coinciden con lo propuesto por Elliott (1965, 1969), *E. ruber* también construye sus nidos en claros del bosque bien iluminados con una nidada promedio de tres huevos. Respecto a la forma del nido Skutch (1954), argumenta que

es típico de la familia Parulidae construirlos directamente en el piso del bosque con forma de horno (techados). Otro hecho que ha reportado Elliott (1969) y que coincide con lo encontrado en el presente trabajo, se refiere a los territorios de anidación, los cuales conservan una pendiente de inclinación de  $45^\circ$ , sin embargo el investigador antes mencionado, no da explicación alguna a este hecho. Se piensa que la razón de la inclinación del terreno en los sitios de anidación de *E. ruber* y *B. belli*, tiene relación con el hecho de impedir que el agua proveniente de las lluvias, quede estancada en dichos sitios (claros del bosque), de tal suerte que se estaría poniendo en riesgo la nidada, ya que la mayor época de lluvias en la zona de estudio se da en los meses de junio a septiembre y que es justo cuando sucede la época reproductiva de estas especies de passeriformes en las zonas templadas (Morse 1990). Creemos que hacen falta aún más información para esclarecer el porqué de la inclinación del terreno en los sitios de anidación de ambas especies.

En el Volcán Holotepec, la época reproductiva de *E. ruber* fue observada de junio a septiembre, dentro de un intervalo altitudinal, que va de los 2,630 a los 2,800. Sin embargo el único nido de la especie *B. belli*, fue localizado hasta el 13 de agosto del año 2000, a una altitud de 2,672. Resulta interesante analizar el intervalo de espacio reproductivo de estas dos especies en relación con el método de puntos de conteo que refleja las abundancias relativas de ambas. En los resultados sobre valores de abundancia registrados en los dos años de muestreo, se observa que los mayores registros para *E. ruber*, se encuentran entre los puntos de conteo 4-9, los cuales coinciden con el mismo intervalo reproductivo altitudinal de la especie (2,630-2800 m). En este mismo tenor, *B. belli* obtuvo sus mayores registros de abundancia, entre los puntos 4 y 6, el un único nido de esta especie, fue localizado a 2,672 msnm en el punto de conteo 6.

Del análisis anterior se desprende con certeza para *E. ruber* y con reserva para *B. belli*, que ambas especies tienen una relación entre los sitios de anidación y sus abundancias relativas en un mismo intervalo altitudinal. Haeming (1977) quien ha estudiado aspectos reproductivos de *E. ruber*, ha documentado que existe una creciente demanda por conseguir sitios de anidación en la especie, por consiguiente existe una

competencia interespecífica por ganar tales sitios reproductivos, e incluso el mismo autor menciona que *E. ruber* ahuyenta a los intrusos que penetran a sus territorios, aunque tal conducta no ha sido observada ni referida para *B. belli* por otros investigadores.

Con los elementos aquí discutidos, podemos afirmar que ambas especies anidan en el suelo y en claros del bosque, lo que es difícil asegurar es que ambos parúlidos, aniden dentro del mismo intervalo altitudinal, ya que con un sólo nido localizado de *B. belli*, dentro del mismo intervalo reproductivo de *E. ruber*, no es un evento suficiente para poder dar una aseveración de esa magnitud, sin embargo, si esto fuera así, cabrían tres posibles explicaciones:

Primero, si ambas especies se reproducen en el mismo intervalo altitudinal, entonces existe una competencia interespecífica por los sitios de anidación entre ambos parúlidos y en consecuencia la elección de tales sitios reproductivos, debieran ser enteramente distintos al menos en algún aspecto. Quizá el hecho de que seis nidos localizados de *E. ruber* se hayan encontrado relacionados con caminos y atajos hechos por el hombre, a diferencia del único nido de *B. belli* que fue localizado lejos de vínculos rurales, puedan estar reflejando esa diferencia de sitios reproductivos para cada especie.

Por otro lado se cree también que la ventaja de que *E. ruber* ponga sus nidos en relación con caminos rurales, se encuentra relacionado con el hecho de evitar la depredación excesiva de huevos y pollos, ya que seguramente muchos de sus depredadores como el tlacuache y la comodreja, incluso los roedores, viven alejados de estos sitios que les evita entrar en contacto con los humanos que transitan dichas veredas, hecho que estaría favoreciendo en la reproducción a la especie. Segundo, si las dos especies se reproducen en el mismo intervalo altitudinal, quizá podría existir algún tipo de asincronía reproductiva, lo que explicaría el hecho de sólo haber localizado un nido de *B. belli* hasta el mes de agosto cuando la época reproductiva de *E. ruber* está finalizando y tercero, las abundancias relativas de *E. ruber*, fueron mayores con respecto a *B. belli*, lo cual estaría indicando, que la competencia por sitios de anidación



entre ambas especies dentro del mismo intervalo, estaría regulada por la diferencia en sus abundancias poblacionales y no por una diferencia entre las tallas de las especies, ya que ambas tienen el mismo tamaño morfométrico. La diferencia en las abundancias poblacionales, incluso explicaría también la poca probabilidad de éxito para localizar los nidos de *B. belli*, con respecto a los de *E. ruber*. Es necesario profundizar mucho más en este sentido, para esclarecer estos aspectos, ya que el número de nidos localizados para ambas especies, no fueron suficientes para llegar a dar conclusiones precisas.

Por lo tanto, la hipótesis planteada sobre la forma de construir sus nidos ambas especies (techados o no techados), así como la predicción que los sitios de anidación deberían estar relacionada con la estructura horizontal y vertical de la vegetación, no pudo ser demostrada satisfactoriamente, más sin embargo, más allá del escaso número de nidos localizados para ambas especies, lo cual impidió demostrar significativamente tal planteamiento, se observó por lo menos para *E. ruber*, una tendencia a ubicar sus nidos en el suelo en los claros del bosque, conservando en todos ellos una pendiente de inclinación del terreno, con predominancia del estrato arbustivo, aspectos que coinciden también con lo registrado por Reyes (1993) para *E. ruber* en el Parque Nacional Malinche, Tlaxcala.

Elliott (1965 y 1969), no ha señalado ninguna relación entre la forma del nido de *E. ruber* (techado o descubierto), con la estructura de la vegetación, nosotros creemos que el hecho de que *E. ruber*, sitúe sus nidos en el suelo, con forma de horno dentro de claros del bosque, tiene tres ventajas importantes: La primera se relaciona con la forma del nido, y la época de lluvias; un nido techado en un claro de bosque, tiene más ventajas de proteger la nidada de las fuertes lluvias que caen directamente en el sitio. Segundo, las fuertes lluvias pueden ocasionar que el agua se estanque en los claros del bosque, por esta razón creemos que los nidos de *E. ruber* e incluso de *B. belli* conservan una pendiente de inclinación del terreno donde están situados, y tercero, si la complejidad en la elaboración de los nidos y su localización en el espacio, se encuentran en función de la evolución de sus depredadores (Both *et al.* 2000), pensamos que muchas aves passeriformes de bosques templados incluyendo los parúlidos, colocan sus nidos en lugares y formas estratégicas, para evitar la depredación. Según Becerril

(2001), los nidos colocados en el estrato arbóreo tienden a ser más depredados por ardillas, que los nidos que son colocados en el piso del bosque, o en lugares cercanos a éste.

El objetivo perseguido en el presente trabajo, que fue esclarecer la relación entre forma de construcción y ubicación del nido de ambas especies, con la estructura de la vegetación, se alcanzó parcialmente; no se pudo llegar a conclusiones precisas, ya que para la especie *B. belli*, existen aún muchas incógnitas por resolver. La información obtenida en el presente estudio, para esclarecer la relación entre la forma de construcción y ubicación del nido, así como el tamaño de la nidada con la estructura de la vegetación de ambos parúlidos es aún incipiente, faltando ahondar más en este sentido.

#### ***Indíces de abundancia relativa***

Las fluctuaciones en abundancia de las poblaciones de aves son comunes y ocurren en respuesta a las variaciones en la cantidad y disponibilidad de los recursos, a las características del hábitat y a condiciones climáticas (Blake *et al.* 1994). La trayectoria y magnitud del cambio del hábitat, influyen las observaciones sobre la distribución y abundancia (Knick y Rotenberry 2000). Las abundancias relativas de *E. ruber* y *B. belli*, variaron en forma significativa entre años (1999 y 2000), siendo 1999, el año con mayores registros, contrariamente con el 2000. Este hecho ya ha sido documentado por autores como Blake (1994), quien señala que la abundancia de los parúlidos residentes, tienden a variar entre un año y otro, que dichas fluctuaciones entre años ocurren en respuesta a los eventos reproductivos, los cuales son seriamente afectados por la depredación y los periodos de intensa sequía. El mismo autor concluye que la variación de las abundancias temporales, tiene un componente distinto que las espaciales.

Ambas especies fluctuaron en abundancia a través de los dos años, siendo en particular el verano para *E. ruber* y la primavera para *B. belli*, las estaciones más favorecidas en este sentido, contrariamente con la estación de invierno que favorecieron

menos a las dos especies, a este respecto Lack (1966) y Fretwell (1972), han enfatizado que la estación de invierno es la temporada más crítica para las aves residentes de regiones templadas, entre ellas los parúlidos. Grant (1986) por su parte, apoya el hecho que en el invierno, el escaso alimento y la sequía tienen un papel determinante en la abundancia de muchas especies de passeriformes de regiones boreales. En general los patrones encontrados sobre la abundancia relativa de ambas especies en el presente trabajo, concuerdan con los ya referidos por autores como Morse (1990) y Blake (1994), quienes aseguran que es común que las poblaciones de aves fluctúen en una escala temporal (estaciones del año), ya que estos cambios no son más que productos de los componentes naturales de la dinámica poblacional (factores limitantes). Consideramos que lo relevante en este trabajo, no es discutir el hecho ya bien documentado sobre las fluctuaciones temporales como un componente de la dinámica poblacional, es bien sabido que estos están en función de la disponibilidad de los recursos alimenticios y condiciones climáticas. Lo relevante es resaltar la interacción entre las abundancias de ambas especies ya que si bien *E. ruber* con excepción de primavera en ambos años mostró una diferencia significativamente mayor, en cuanto a su abundancia poblacional con respecto a *B. belli*, lo cual tiene que ver con el uso del hábitat que hace cada una de las especies para poder coexistir en un mismo sitio.

En general *E. ruber* tiene una mayor amplitud en el uso de la técnica forrajera, estrato forrajero y sitio forrajero con respecto a *B. belli*, este hecho es importante de analizar, porque puede ser uno de los factores que está determinando las diferencias de abundancia entre ambas especies en el tiempo. Lo reportado por Morse (1990), puede apoyar la anterior aseveración, al mencionar que el forrajeo de una especie sobre otra, está fuertemente influenciado por sus abundancias poblacionales, por consiguiente la mayor abundancia relativa de *E. ruber* con respecto a *B. belli* registrada en este trabajo, puede arrojar más conocimientos para entender aún más la coexistencia de ambos parúlidos en un mismo espacio. Lo anterior tiene relación con una de las hipótesis planteada en este trabajo, donde se predice que las especies de aves insectívoras residentes, muestran un mayor grado de especialización con la estructura de los hábitats, debido a sus características genotípicas y fenotípicas que presentan (Sherry 1990). Las especies insectívoras colectoras en el follaje, muestran que la repartición de

recursos está basada sobre diferencias sutiles en el tamaño de sus alas y patas, para la explotación eficiente de su hábitats, lo cual influye en el éxito de sus abundancias poblacionales (Moermond 1990). Creemos que las fluctuaciones en amplitud y reducción del nicho forrajero, así como la abundancia de *E. ruber* con respecto a *B. belli*, pueden estar demostrando adecuaciones o respuestas especializadas distintas con el hábitat en el que se encuentran.

Del análisis de la información sobre la abundancia relativa de *E. ruber* y *B. belli*, en los once puntos de conteo, se desprende que ambas especies hacen un uso diferencial del hábitat en las cuatro estaciones del año. *E. ruber* fue la especie que se registró en todos los puntos de conteo y por consiguiente con un intervalo más amplio de hábitat, aunque no en todas las estaciones del año, mientras que *B. belli* se distribuyó en los puntos de conteo con más discreción en todo el año, utilizando una porción exclusiva del bosque (puntos del 4 al 9), donde el estrato arbustivo predomina.

La abundancia es un buen predictor de la habilidad de las especies para ocupar más estratos (Tellería y Santos 1997). Esta observación puede indicar que *E. ruber* tiene una mayor plasticidad al utilizar una mayor amplitud de estratos y de esta manera diversificar su táctica forrajera, comparado con *B. belli* que se limita a utilizar estratos bajos de la vegetación. Wenny (1993) refiere en este mismo sentido y menciona que no encontró diferencias significativas entre las características estructurales de la vegetación y la abundancia en tres parúlidos (*Seiurus aurocapillus*, *Oporornis formosus* y *Helmitheros vermivorus*), en bosques templados de E. U. El mismo autor discute que la calidad del hábitat no es una factor limitante en la abundancia de parúlidos. En contraste Johnston y Hagan (1992) encontraron que las abundancias poblacionales de parúlidos residentes y migratorios se correlacionan positivamente con la estructura de la vegetación donde se encuentran. Los resultados del presente trabajo parecen coincidir más con los señalados por Johnston y Hagan (1992) ya que las correlaciones, entre las variables de la vegetación y las abundancias relativas de *B. belli*, resultaron muy significativas, particularmente con la cobertura del follaje de arbustos, y la diversidad a la altura del follaje también de arbustos. De la misma manera *E. ruber*, mostró una correlación significativa, con la diversidad de estratos de plantas (DEP), estas sólidas

correlaciones con algunas variables específicas de la vegetación, sugieren que ambas especies dependen de ciertas características particulares del hábitat, como es el caso de *B. belli* con la cobertura del follaje en el estrato arbustivo y *E. ruber*, con la diversidad de estratos de plantas.

En la actualidad, un hecho muy evidente en la zona, es la intensa deforestación. La evaluación realizada por López-Islas en 1991, comparada con la realizada en el presente trabajo (1999), demuestran que el estrato arbóreo y arbustivo, ha disminuido en más de un 50%, dicha pérdida trae como consecuencia una disminución en la cobertura del follaje y por consiguiente una alteración en la estructura del hábitat. Una contribución de este estudio es el señalar que ambas especies dependen de algunas características específicas de este hábitat (como cobertura del follaje) en esa zona, y por consiguiente esa alteración de la estructura de la vegetación en este sitio, está poniendo en riesgo la supervivencia de dichas especies.

Los resultados discutidos anteriormente, adquieren sentido con una de las hipótesis planteadas en un principio, al observar que los índices de abundancia poblacional de ambas especies tienen relación con algunos parámetros estructurales de la vegetación, sin embargo hay que tomar con mucha reserva estos resultados, ya que Morrison (1981), discute que la abundancia poblacional de parúlidos, no siempre se relaciona con la densidad de la vegetación o dicho de otra manera, las aves no siempre responden a simples parámetros cualitativos de la vegetación como el volumen del dosel de los árboles, o a la densidad de estratos de plantas con respecto a sus abundancias.

Los índices de abundancia relativa por puntos de conteo y por épocas del año, demostraron que ambas especies utilizan el hábitat de forma diferencial en cuanto a su distribución espacial y temporal. *B. belli* en invierno, se diferencia en abundancia relativa de *E. ruber* en las estaciones de verano y otoño. Los puntos de muestreo 10 y 11 así como el 5 y 11 son muy distintos en abundancia relativa para ambas especies en las cuatro estaciones del año, lo que indica que dichas especies, hacen un uso diferencial en tiempo y espacio del hábitat. Lo señalado por Holmes y Robinson (1988) puede

TESIS CON  
FALLA DE ORIGENTESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

apoyar este hecho, ya que dichos investigadores concluyen que algunas especies de aves, se distribuyen en "parches," aparentemente en respuesta a variaciones locales en las características del hábitat, que tiene que ver con la disponibilidad del alimento. Wenny *et al.* (1993), también argumentan que la topografía en el interior de los bosques, contribuyen a diferenciar la distribución de las abundancias poblacionales de parúlidos.

La escasa abundancia relativa de *B. belli* detectada en la estación de invierno con respecto a *E. ruber*, es un aspecto controvertido. Pensamos que esto pueda deberse a que *B. belli*, realice movimientos locales a otro sitio. Este hecho ya ha sido documentado por especialistas como Morse (1978), quien indica que en situaciones de estrés competitivo, algunos individuos dejan el grupo para incursionar en otros territorios, hecho que no fue corroborado en este estudio. Otra explicación a este suceso, va en el sentido que en esta época, los individuos de la especie *B. belli*, ocupen estratos más altos de la vegetación en el mismo sitio, situación que pudo haber ocasionado una subestimación en el conteo de los mismos. Este aspecto requiere de un análisis más minucioso aportando más estudios para comparar si las diferencias en las abundancias relativas de ambas especies están apropiadamente evaluadas, aunque los cuadros de contingencia  $R \times C$ , aplicados a los índices de abundancia relativa en las diversas épocas del año, parece indicar que no existen desviaciones significativas en las frecuencias esperadas para las abundancias relativas de las dos especies, lo cual puede sugerir una buena estimación de este parámetro poblacional.

### **Conducta forrajera y uso del hábitat**

En verano la especie *E. ruber* experimenta un cambio temporal en la conducta y actividad forrajera, que coincide con su época reproductiva, esto concuerda con lo referido por Petit *et al.* (1990) al estudiar aspectos reproductivos y ecología forrajera del parúlido *Protonotaria citrea* en Tennessee, E.U. Algo parecido sucede para *B. belli*, aunque para esta especie no se puede aseverar que la época reproductiva sea en verano. Landres y Macmahon (1980) y Wagner (1981), investigaron detalladamente la variación anual en la conducta y actividad forrajera de aves de bosques templados comparando ambos años. Landres y Macmahon (1980) encontró variaciones anuales

significativas para algunas especies de parúlidos que se reproducen en bosques templados en California y México. Así mismo Warner (1981), documentó cambios anuales en la conducta y actividad forrajera en tres de ocho especies de parúlidos estudiados durante la temporada reproductiva, tomando como hipótesis que la variación anual en la conducta y actividad forrajera de aves puede ser más grande que las variaciones estacionales. En particular nuestros resultados concuerdan más con los referidos por James (1971) Holmes *et al.* (1979), Busby y Sealy (1979), Rotenberry (1980), Holmes (1980), Conner (1981), Holmes y Robinson (1981), Morrison (1981), Lewke (1982), Franzreb (1983), Airola y Barrett (1985) y Morrison *et al.* (1985), quienes han concluido que las diferencias estacionales en forrajeo de aves en bosques templados, son más significativas que las anuales. En el presente trabajo, la variación en la conducta y actividad forrajera de *E. ruber* y *B. belli*, demostró ser más estacional que anual. Dichos cambios posiblemente se debieron a que la disponibilidad de presas varía estacionalmente (Holmes y Pitelka 1968), en base a la cantidad y formas del follaje de los estratos y sustratos de las plantas (Root 1967), lo cual tiene una relación estrecha con las estaciones climáticas del año en bosques templados caducifolios (Hejl y Verner 1990).

Las correlaciones significativas entre la conducta y actividad forrajera de ambas especies con las estaciones del año, indican que existe una complementariedad entre estas dos dimensiones, lo cual sugiere que ambas especies responden a los cambios climáticos en el tiempo y a los cambios en el estado fenológico de las plantas. Hay especialistas como Wiens *et al.* (1987), que opinan que el tiempo invertido en el uso de estas dimensiones por las aves de bosques templados, no se correlacionaron significativamente con los cambios climáticos en el tiempo. Por el contrario, para Ford *et al.* (1990) la temperatura en la estación del año más cálida, tiene una fuerte influencia sobre la actividad de los artrópodos, afirmando que estos son más activos en esas épocas en zonas templadas, en este mismo tenor Morse (1990) afirma que el follaje húmedo en la época de lluvias también influye en la actividad de los insectos, trayendo consigo una modificación significativa en la conducta forrajera de las aves que se alimentan de ellos. Morse (1990) aporta otro hecho importante que apoya lo anterior, al mencionar que en la época reproductiva, los parúlidos forrajean a velocidades más

rápidas que en el resto del año. Se encontró que verano es la estación reproductiva en estos dos parúlidos, lo cual coincide con los meses más cálidos en la zona de estudio. Esto tal vez explique el porqué, *E. ruber* y *B. belli*, en verano forrajearon de forma diferente, con respecto a primavera, otoño e invierno, en los que la conducta y actividad forrajera de ambas especies, convergen en un extremo del plano definido, al colectar en el follaje su alimento de la parte interna del estrato arbustivo sin llegar a traslaparse totalmente ya que las aves no forrajeaen exactamente en el mismo sitio.

La conducta en el uso de los recursos forrajeros entre las especies, no tiene que ser estático (Szaro *et al.* 1990) y los cambios en el forrajeo pueden ocurrir sobre ciertos períodos de tiempo y son más comunes en la época reproductiva (Morse 1990), estos cambios estacionales en el forrajeo también pueden estar fuertemente influenciados por la vulnerabilidad a la depredación (Ford *et al.* 1990).

El hecho que en otoño, invierno y primavera, *B. belli* y *E. ruber*, cambien sus dimensiones de conducta y actividad forrajera al ocupar estratos bajos de la vegetación como colectores en el follaje en la parte interna de arbustos, puede estar muy relacionado, o bien con la escasez de recursos alimenticio, debido a la disminución del follaje como resultado de la intensa deforestación que de 1991 a la fecha ha sufrido la zona (López-Islas 1994 y la evaluación en este trabajo), lo cual ha traído como consecuencia una disminución de la biomasa de insectos, o como una respuesta al aporte de especies migratorias, incluyendo a otros congéneres que llegan a estos bosques durante el otoño, invierno y parte de la primavera, lo inmediatamente anterior, es apoyado por Morse (1990), quien indica que los patrones de forrajeo de especies residentes son afectados por la presencia de parvadas de especies mixtas de aves migratorias. Por el contrario Wagner (1981) afirma que el forrajeo de las especies residentes, no es influenciado por la presencia de especies migratorias a lo largo del año, ya que estas últimas tienen sus nichos particulares de explotación. Falta aún más información para esclarecer este aspecto de la interacción de *E. ruber* y *B. belli* con las especies migratorias que llegan en el invierno a esos sitios.

TESIS C  
FALLA DE O...



Las correlaciones negativas de *E. ruber*, en el uso del follaje (hojas) y uso de las ramas en la parte media de los estratos arbóreos en la estación de verano, así como la correlación negativa de *B. belli* en la misma época del año, entre el uso de las hojas y el estrato arbustivo, indica la falta de complementariedad en estas dimensiones. La explicación parsimoniosa es que *E. ruber* no usa con intensidad las ramas en la estación de verano, porque colecta mayormente su alimento atrapándolo al vuelo en el follaje externo del estrato arbóreo. Esta misma falta de complementariedad se demostró para *B. belli* en la misma estación del año, al no colectar su alimento precisamente en el follaje del estrato arbustivo y hacerlo únicamente en las ramas de ese estrato.

La hipótesis planteada que propone que la estructura horizontal y vertical de la vegetación juegan un papel importante en la selección del hábitat para el forrajeo en ambas especies de parúlidos, toma sentido al demostrar la plasticidad con que ambas especies cambian su actividad forrajera, respondiendo a factores físicos, ambientales y sociales, asociados con las condiciones locales de la estructura de la vegetación. La estructura del follaje, puede afectar directamente la ecología de forrajeo en aves de bosques templados, pero en ocasiones como en la especie *Protonotaria citrea*, las condiciones ambientales pueden tener un mayor peso en la selección del hábitat (Petit *et al.* (1990). En el presente estudio consideramos que tanto la estructura de la vegetación como los factores ambientales, determinan en gran medida el uso del hábitat de ambas especies.

Holmes *et al.* (1979), Sabo (1980), Holmes y Robinson (1981), Landres y Macmahon (1983) y Carrascal (1984) encuentran en diferentes estudios sobre uso del espacio y tiempo en aves forestales, con distinta estructura y condiciones climáticas, que la dimensión más importante que determina la segregación interespecífica de las especies de aves, es el eje horizontal de la vegetación. Asimismo, Holmes *et al.* (1979), y Holmes y Robinson (1981) señalan que en ecosistemas forestales mixtos el uso vertical de la vegetación es también de gran importancia en la determinación del nicho espacial de las aves arbóreas fundamentalmente insectívoras. El hecho de que en este estudio se haya encontrado que el sitio y el estrato forrajero, en las estaciones del año sean las dimensiones que explican por sí solas el 77.23% de la variación dentro de los

datos en el uso del espacio y tiempo, señala que la variación de estas dimensiones, influyen en la configuración del nicho espacial y temporal del forrajeo de ambas especies de parúlidos. Tal variación debe estar determinada por razones morfológicas y de comportamiento, en el sentido que propone Sherry (1990) de que la unión dentro de la morfología y la habilidad forrajera, determinan el uso del hábitat.

### ***Sobrelapamiento de la conducta y actividad forrajera***

El sobrelapamiento de las dimensiones del nicho forrajero en ambas especies, varió con mayor intensidad entre estaciones del año, que entre años. En general se puede afirmar que *E. ruber* y *B. belli*, anualmente se segregan más en el uso del estrato y sitio forrajero, debido a que estas dos dimensiones son las que presentaron el menor porcentaje de sobrelapamiento anual; en cambio la técnica forrajera es la que menos se separa y es la dimensión en promedio más sobrelapada, lo anterior concuerda con lo reportado por Bell y Ford (1990), quienes indican que los estratos y sustratos son las dimensiones que más influyen en la diferenciación interespecífica del hábitat forrajero en los sobrelapamientos.

El hecho de que la técnica forrajera (colector en follaje, rama, vuelo y revoloteo) sea la dimensión que más se traslapa, no necesariamente indica que las dos especies forrajeen exactamente en el mismo sitio como bien lo señalan Remsen y Robinson (1990), ya que ellas divergen perfectamente en otras dimensiones como son en el uso de los estratos y sitios forrajeros. Esto quiere decir, que dichas especies pueden estar utilizando la misma técnica forrajera, pero en diferentes estratos y sitios de la vegetación, lo cual trae como consecuencia que las especies realicen un uso diferencial tanto espacial como temporal de los estratos y sitios para forrajear. Este patrón de separación y de convergencia, puede ser interpretado desde un punto de vista de adaptaciones morfológicas de ambas especies, y de la disponibilidad trófica en los estados de recurso en los sitios y estratos forrajeros, lo cual en parte conlleva a la coexistencia de estos parúlidos en ese mismo hábitat. Karr y James (1975) y Sherry (1990), han señalado que la morfología, tiene un peso relevante en las interacciones

ecológicas en las especies de aves, conjuntamente con el grado de especialización de las aves en sus hábitats.

Carrascal y Tellería (1985), han argumentado que el invierno en zonas templadas, es la estación con temperaturas más frías, menor duración del día y menor tasa de renovación de insectos. Cuando los recursos alimenticios son escasos el sobrelapamiento puede verse incrementado y las especies podrían divergir en sus conductas forrajeras y en el uso de diferentes recursos para reducir la competencia (Lack 1947a, Svardson 1949). La estación del año que presentó los mayores porcentajes de sobrelapamiento para ambas especies fue el invierno, lo cual indica que es la época de mayor escasez de recursos en esa zona, estos resultados en parte concuerdan con lo encontrado por Lack (1947), Svardson (1949), Carrascal y Tellería (1985).

La dimensión que resulto menos sobrelapada en invierno, fue la técnica forrajera, lo cual indica que *E. ruber* y *B. belli*, aunque hacen uso del mismo sitio y altura de forrajeo, se separan en cuando a la técnica de forrajeo como colectoras en el follaje o bien colectando en las ramas, como una respuesta a la convergencia forrajera en un mismo sitio. Este hecho se podría relacionar con lo propuesto por Greenberg (1984), Martin y Karr (1986) quienes explican que existe una gran plasticidad en las especies de parúlidos, debido a su gran repertorio forrajero.

En general en las zonas templadas, la época reproductiva sucede en primavera y verano que es el periodo más favorable en cuanto a recursos alimenticios se refiere (Morse 1990), la razón de que en verano se hayan detectado los menores sobrelapamientos, sobretudo en el estrato forrajero, indica que ambas especies se separan mayormente en esta dimensión, lo cual sugiere una mayor abundancia de recursos en esta época y más especialización en la toma de ellos, ya que *E. ruber* en verano se especializa en tomar más el recurso en la parte externa del estrato arbóreo colectándolo al vuelo, de la misma manera *B. belli* en la misma época se torna más especialista tomando el alimento en las ramas internas del estrato arbóreo. Lo anterior esta sustentado por las diferencias significativas encontradas en los análisis estadísticos

en los solapamientos de verano, con respecto a invierno en el uso del estrato y sitio forrajero de ambas especies. La reducción del solapamiento en verano en ambas especies, tienden a diversificar sus estratos y sitios de forrajeo y disminuyen sus tácticas de búsqueda de alimento. En particular *E. ruber* y *B. belli*, obtiene mayores recursos en un espacio más amplio de estratos con un menor esfuerzo de búsqueda, lo cual se encuentra explicado por un menor solapamiento forrajero en esta época del año.

### **Amplitud de nicho forrajero**

Caracterizar a las especies de aves como generalistas o especialistas, es un hecho ambiguo, ya que esto depende de un marco de referencia, de métodos usados para cuantificar la especialización, del tipo de investigación, así como de pruebas de hipótesis planteadas (Sherry 1990). Recher (1990) define estos conceptos en términos muy simples, asignado a las especialistas y generalistas como aquellas aves que utilizan un estrecho y un amplio intervalo de recursos alimenticios respectivamente.

Tomando en consideración lo anterior, podemos discutir que *B. belli* usa el espacio de manera más especializada en las estaciones del año, ya que su amplitud de nicho forrajero siempre fue menor con respecto al de *E. ruber*, quien por el contrario fue más generalista en las mismas épocas, al usar el espacio con mayor amplitud. Sin embargo en invierno *E. ruber* tiende a converger con *B. belli* en cuanto al uso de la técnica, estrato, sitio y altura de forrajeo, esto significa que *E. ruber* en invierno reduce su amplitud de nicho forrajero, trayendo consigo un mayor solapamiento forrajero con *B. belli*. En verano de 1999, *E. ruber* mantuvo la máxima amplitud de nicho en el uso del estrato, sitio y altura de forrajeo, esto hecho coincide con la época reproductiva de la especie, lo cual significa que el ave amplía su nicho forrajero, colectado el recurso en todos los estratos a diversas alturas en diferentes sitios para satisfacer los requerimientos alimenticios de la progenie. Para *B. belli*, la situación se muestra un poco parecida para la misma estación, sin embargo la amplitud del estrato forrajero no parece agrandarse mucho durante todo el año, excepto en verano que es cuando creemos sucede la época reproductiva de la especie. Lo anterior confirma el hecho de que *B. belli*

usa el espacio de modo más especializado al utilizar principalmente los estratos bajos de la vegetación en las distintas épocas del año.

La hipótesis planteada en el sentido de que la coexistencia de ambas especies en la localidad de estudio, se debe a que estos hacen un uso diferencial de los estratos horizontales y verticales de la vegetación a lo largo del año, concuerda con lo encontrado en el presente estudio, ya que tanto *E. ruber* como *B. belli*, exceptuando la estación de invierno, tienen una amplitud de nicho distinta en cuanto al uso espacial y temporal de los recursos forrajero, aunque lo anterior no concuerda del todo con lo encontrado por Wagner (1981), quien argumenta que las diferencias en cuanto a la amplitud y sobrelapamiento del nicho forrajero de especies insectívoras de bosques de robles, fueron menores entre temporadas que entre años, el mismo investigador aclara que su planteamiento, no fue como resultado de un estadístico significativo.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## CONCLUSIONES

- Se observó que la forma de construcción del nido en ambas especies (techados), la ubicación de éstos en el sustrato (suelo) y la topografía del terreno (pendiente de inclinación de 45°), tienen relación con los sitios de anidación localizados en claros de bosque donde la vegetación arbustiva es predominante, en comparación con el estrato arbóreo. Tales características de los nidos y estructura de la vegetación, les confieren ventajas reproductivas a estos dos parúlidos, propiciándoles una ganancia favorable en la termorregulación de huevos y pollos, así como una menor pérdida de las nidadas por depredación y eventos climáticos.
- Los índices de abundancia relativa de ambas especies, estuvieron muy correlacionados con la cobertura del follaje de arbustos y la diversidad de estratos de plantas, lo cual sugiere que la presencia de *E. ruber* y *B. belli* en esa localidad, dependen de ciertas características estructurales del hábitat, específicamente de la permanencia del estrato arbustivo y arbóreo, por consiguiente la rápida destrucción del recurso forestal que se ha dado en esta zona, está poniendo en riesgo la supervivencia de dichas especies.
- La conducta forrajera y el uso del hábitat de ambas especies varió espacial y temporalmente en respuesta a factores climáticos interacciones interespecíficas y a la dinámica poblacional. La estación reproductiva mostró un incremento en el uso del espacio forrajero y una disminución del solapamiento entre las dos especies. La mayor amplitud del nicho forrajero en verano, demostró también una mayor necesidad de adquirir recursos energéticos para la época de crianza sin mucho esfuerzo de búsqueda.
- Ambas especies se segregan más anualmente en el uso del estrato y sitio forrajero, debido a que estas dos dimensiones son las que presentan menores porcentajes de solapamiento, en contraste con la técnica forrajera, que es la que menos se

---

separa, por lo tanto la coexistencia de dichas especies en la zona de estudio, está relacionada con las diferencias en el uso del hábitat, lo cual se ve reflejado en el tamaño de la amplitud y el traslape de sus nichos forrajeros.

- En el presente estudio se encontró que el sitio forrajero y el estrato forrajero en las cuatro estaciones del año, son las dos dimensiones que más influyen en la configuración del nicho forrajero espacial y temporal en estas dos especies.
- La conclusión final, es fundamental que la conducta forrajera y uso del hábitat, ofrece importantes elementos para interpretar los patrones de explotación de recursos y capacidades de las aves para forrajear

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

---

## RECOMENDACIONES

- Es necesario ahondar más en aspectos reproductivos de ambas especies de parúlidos en esa zona de estudio, recomendándose que se haga con mayor énfasis en *Basileuterus belli*, indagando más sobre su época reproductiva, sitios de anidación, depredación de los nidos y territorios reproductivos en relación con la estructura de la vegetación.
- Se requiere de un análisis más minucioso en la abundancia de *B. belli* en el invierno, para tratar de esclarecer que sucede con las poblaciones en esta época del año, ¿porqué disminuyen tanto?. Los métodos propuestos serían; marcar ejemplares con radio telemetría y hacer monitoreos, e incluso cambiar a otro método de conteo, como el transecto en línea (Hayne 1949), ya que de esta manera se recorrería más distancias, abarcando mayor superficie en la zona de estudio.
- Falta aún más información para esclarecer las interacciones en el uso del espacio de las especies migratorias con el forrajero de las especies residentes como *E. ruber* y *B. belli* en la zona de estudio.
- Es necesario ahondar más sobre el esclarecimiento de la amplitud y solapamiento del nicho forrajero en la estación de invierno, ya que ambas especies se encuentran muy solapadas en cuando al uso del estratos y sitios forrajeros en esta estación del año.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



**LITERATURA CITADA**

- Airola, D. A., y R. H. Barrett. 1985. Foraging and habitat relationships of insect-gleaning birds in a Sierra Nevada mixed conifer forest. *The Condor* 87:205-216.
- Alatalo, R. V. 1981. Interspecific competition in tits *Parus* spp. And the Golden *Regulus regulus* foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos* 37:335-344.
- Alatalo, R. V. 1982. Multidimensional foraging niche organization of foliage gleaning birds in northern Finland. *Ornis Scandinavica*, 13:56-71.
- Alvarez, T. y F. Lachica. 1991. *Zoogeografía de los vertebrados de México*. SITESA. Instituto Politécnico Nacional. México. 65p.
- Ambuel, B. y S. A. Temple. 1983. Area-dependent changes in the communities and vegetation of southern Wisconsin forests. *Ecology* 64:1057-1068.
- Ambrose, H. W., y K. Peckham. 1987. *A handbook of biological investigation*. Ed. Hunter Textbooks inc. Fourth Edition. 204p.
- American Ornithologists' Union. 1998. *Check-list of North American birds*. 7ª. edición. American Ornithologists' Union, Washington, DC.
- Austin, G. T. 1974. Nesting success of the Cactus Wren in relation to nest orientation. *The Condor* 76:216-217.
- Babb, S. K. y M. E. López-Islas. 1996. Cambios estacionales en el uso del espacio en granívoras Passeriformes de un bosque de encino-pino. *Anales Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, Vol.41, Numeros 1-4, pp.225-233.
- Babb, S. K.; P. P. Dávila; B. Carrillo; J. Monterrubio; H. Franco, y R. González. 1989. El recurso vertebrados terrestres en San Mateo Texcalyacac. Estado de México. pág. 365-371. En: *Memorias VII Simposio sobre Fauna Silvestre*. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM, México, D. F.
- Balda, R. P. 1969. Foliage use by birds of the oak-juniper woodland ponderosa pine forests in southeastern Arizona. *The Condor* 71:399-412.
- Beals, E. W. 1960. Forest birds communities in the Apostle Islands of Wisconsin. *The Wilson Bulletin*, 72:156-181.
- Bell, H. L. 1985. Seasonal variation and the effects of drought on the northern Tablelands of New South Wales. *Australian Journal of Ecology* 10:207-221.

TRFSC CON  
FALLA DE ORIGEN

- Bell, H. L., y H. A. Ford. 1990. The influence of food shortage on interspecific niche overlap and foraging behavior of three species of Australian warblers (Acanthizidae), pp 381-388 in Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications. Studies in Avian Biology 13.
- Becerril, H. M. 2001. Aspectos ecológicos del Ojilumbre Mexicano *Junco phaeonotus* (Aves: Emberizidae), en el Parque Nacional Malinche, Tlaxcala. Tesis de Licenciatura inédita, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Bertin, R. I. 1977. Breeding habitats of the Wood Thrush and Veery. The Condor 79: 303-311.
- Bhattacharyya, H. 1981. Theory and methods of factor analysis and principal components. Págs. 72-79 in Capen, D. E. (Ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service.
- Blake, J.G., J. M. Hanowski, G. J. Niemi, y P. T. Collins. 1994. Annual variation in birds populations of mixed conifer northern hardwood forests. The Condor 96:381-399.
- Blake, J. G. y J. R. Karr. 1984. Species composition of birds communities and the conservation benefit of large versus small forests. Conservation Biology 30:173-183.
- Both, C. 2000. Experimental evidence for density dependence of reproduction in Great Tits. Journal of Animal Ecology 67:667-674.
- Both, C.J., M. Tinbergen y M. E. Visser. 1998. Adaptive density dependence of avian clutch size. Ecology 81:3391-3403.
- Braden, G. T. 1999. Does nest placement affect the fate or productivity of California Gnatcatcher nests?. The Auk 116:984-993
- Brower, J. E. y H. Zar. 1984. Field and laboratory methods for General Ecology. Wm. C. Brown Publishers. Dubuque, Iowa.
- Brown, J. H., y A. C. Gibson. 1983. Biogeography. C. V. Mosby Co., St. Louis, Missouri, USA.
- Burger, L. D. 1988. Relations between forest and prairie fragmentation and the depredation of artificial nests in Missouri. Thesis Univ. Of Missouri. Columbia.
- Burke, D. M. y E. Nol. 1998. Influence of food abundance, nest site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. The Auk 115:96-104.

- Busby, D. G. y S. G. Sealy. 1979. Feeding ecology of a population of nesting Yellow Warblers. *Canadian Journal of Zoology* 57:1670-1681.
- Calder, W. A. 1973. Microhabitat selection during nesting of hummingbirds in the Rocky mountains. *Ecology* 54:127-134.
- Carrascal, L. M. y J. L. Tellería. 1985. Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. *Ardeola* 32(1):95-113.
- Carrascal, L. M. 1984. Organización espacial y temporal de la comunidad de aves de un bosque subalpino de *Pinus sylvestris* del Sistema Central (Sierra de Guadarrama). Tesis de Licenciatura. Universidad Complutense. Madrid España.
- Ceballos, G. 1993. Especies en peligro de extinción. En: Flores, O. , y A. Navarro (Compiladores). *Biología y problemática de los vertebrados en México*. Ciencias, número especial 7:5-10.
- Chesneau, V. E. y J. L. Frangi. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Sría. Gral. OEA. Washington, D. C., E. U. A. 167pp.
- Clark, L., R. E. Ricklefs, y R. W. Schreiber. 1983. Nest-site selection by Red-tailed Tropicbird. *The Auk* 100:953-959.
- Clutton-Brock, T. H., S.D. Albon y F. E. Guinness. 1987. Interactions between population density y maternal characteristics affecting fecundity and juvenil survival in red deer. *Journal of Animal Ecology* 56:857-871.
- Cody, M. L. 1974. Competition and the structure of birds communities. Monogr. Popul. Biol. 7, Princeton, New Jersey, University Press.
- CONABIO. 1998. Datos Generales del MapaCita de la información "Uso de suelo y vegetación modificado por CONABIO". Escala 1: 1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experimments. Pp. 460-490. *In* M. L. Cody y j. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Cambridge Harvard University Press.
- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist* 122:661-696.
- Conner, R. N. 1981. Seasonal changes in woodpecker foraging patters. *The Auk*, 98:562-570.

- Connor, E. F., y D. Simberloff. 1979. **The Assembly of species communities: Change or competition?** *Ecology*, 60:1132-1140.
- Davies, N. B., y R. E. Green. 1976. **The development and ecological significance of feeding techniques in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*.** *Animal Behaviour* 24:213-229.
- Davis, E. D., y R. L. Winstead. 1980. **Estimación de Tamaños de Poblaciones de Vida Silvestre**, pp: 233-258, in **Wildlife Management Techniques Manual**. Traducido por Orejas, M. B., R. Rodríguez y A. M. Mast. 1988. **Manual de Técnicas de Gestión de Vida Silvestre.**
- Dawn, W. 1963. **Nesting of the Pink-headed Warbler.** *Natural History* 72: 28-31.
- Diamond, J. M. 1978. **Niche shifts and rediscovery of interspecific competition.** *The American Scientist* 66:322-331.
- Dilger, W. C. 1956. **The hostile behavior and reproductive isolating mechanisms in the avian genera *Catharus* and *Hylocichla*.** *The Auk* 73:313-353.
- Drent, R. H., y S. Daan. 1980. **The prudent parent, energetic adjustments in avian breeding.** *Ardeola* 68:225-252.
- Dunning, J. B. 1986. **Foraging choice in three species of Pipilos (Aves: Passeriformes): a test of the threshold concept.** *University of Arizona Tucson.*
- Dunning, J. B. y J. H. Brow. 1982. **Summer rainfall and winter sparrow densities: a test of the food limitation hypothesis.** *The Auk* 99:123-127.
- Eisenmann, E. 1955. **Status of the blank headed, baybreasted and Connecticut warblers in middle american.** *The Auk* 72:206-207.
- Elliott, B. G. 1965. **The nest of the Red-Warbler.** *The Condor* 67:540.
- Elliott, B. G. 1969. **Life history of the Red-Warbler (*Ergaticus ruber*).** *The Wilson Bulletin* 81: 184-195.
- Elton, C. 1927. **Animal Ecology.** Mac Millon Company. New York. 2ª. Edición 1935.
- Emlen, J. M. 1966. **The role of time and energy in food preference.** *The American Naturalist* 100:611-617.
- Escalante, P. y A. T. Peterson. 1992. **Geographic variation and species limits in Middle American Woodnymphs (*Thalurania*).** *The Wilson Bulletin* 104:205-219.
- Flores, V. O., y P. Gerez. 1994. **Biodiversidad y conservación en México: Vertebrados, vegetación y uso del suelo.** CONABIO y UNAM, México.

TECNOLOGÍA  
FALLA DE C. J. JEN

- Ford, H. A., L. Bridges, y S. Noske. 1985. Density of birds in eucalypt woodland near Armidale, north-eastern New South Wales. *Corella* 9:97-107.
- Ford, H. A., L. Huddy y H. Bell. 1990. Seasonal changes in foraging behavior of three passerines in Australian Eucalyptus Woodland., pp 245-253, in Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications*. *Studies in Avian Biology* 13.
- Franzreb, K. E. 1978. Tree species used by birds in logged and unlogged mixed coniferous forests. *The Wilson Bulletin* 90:221-238.
- Franzreb, K. E. 1983. A comparison of avian foraging behavior in unlogged and logged mixed coniferous forest. *The Wilson Bulletin* 95:60-76.
- Fretwell, S. D. 1972. Populations in a seasonal environment. *Monographic Population Biology* 5. Princeton University Press.
- García, E. 1974. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 246 pp.
- Gates, J. E. y L. W. Gysel. 1978. Avian nest dispersion and fledging success of field-forest ecotones. *Ecology* 59:871-883.
- Gause, G. F. 1934. *The Struggle for Existence*. Hafner, New York (Reprinted 1964).
- George, T. L. 1987. Greater land bird densities on wesland vs mainland in relation to nest predation level. *Ecology* 68:1393-1400.
- Giraud. 1841. American Birds 1:248 in American Ornithologists' Union (A. O. U). 1983. *Check-list of North American birds*, 7ª edición. American Ornithologists' Union, Washinton D.C., Pag. 566.
- Gómez, A. G. 2002. Descripción de las comunidades de aves del Volcán Malinche, Tlaxcala. Tesis Doctoral inédita, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Gómez, A. G. y S. R. Reyes. 1992. Densidad de población, utilización de la vegetación y hábitos alimenticios de parúlidos en el Volcán Malinche, Tlaxcala, México. (en prensa).
- González, A. H. y G. Pozas. 1982. Aspectos reproductivos y densidad de población de *Torreornis inexpectata inexpectata* (Aves: Fringillidae), en la Ciénaga de Zapata, Cuba. *Ciencias Biológicas* 8:20-42.
- Grant, P. R. 1986. Ecology end evolution of Daewin's finches. Princeton University Press.

TECNO  
FALLA DE ORIGEN

- Greenberg, R. 1984. The winter exploitation systems of Bay-breasted and Chestnut-sided warblers in Panama. Universidad de California, Publicaciones Zoológicas 116:1-107.
- Grinnell, J. 1904. The origin and distribution of the chest-nut-backed chickadee. The Auk 21:364-382.
- Grubb, T. C. Jr. 1975. Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. The Condor 77:175-182.
- Grubb, T. C. Jr. 1977. Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland: horizontal adjustments. The Condor 79:271-274.
- Grubb, T. C. Jr. 1978. Weather-dependent foraging rates of wintering woodland birds. The Auk 95:370-376.
- Hanowski, J. M. y G. J. Niemi. 1990. Effects of unknown sex in analyses of foraging behavior, pp 280-283 in Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications. Studies in Avian Biology 13.
- Haskell, D. G. 1995. A reevaluations of the effects of forest fragmentation on rates of birdnest predation. Conservations Biology 9:1316-1318.
- Hayne, D. W. 1949. An examination of the strip census method for estimating animal populations. Journal Wildlife Manage 13:145-157.
- Heaming, P. 1977. A nest of the mexican Red-Warbler (*Ergaticus ruber*). The Condor 79:390-391.
- Hejl, S. J. y J. Verner 1990. Within-Season and yearly variations in avian foraging locations, pp 202-209 in Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications. Studies in Avian Biology 13.
- Herrera, C. M. 1980. Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes. Doñana, Acta Vertebrata 7:100-340
- Holmes, R. T. 1980. Resource explotations patterns and the structure of a forest birds community. Proc. XVII International Ornitholgy Congress pp:1056-1062.
- Holmes, R. T., y F.A. Pitelka. 1968. Food overlap among coexisting sandpipers on northern Alaskan tundra. Systematic Zoology 17:305-318.
- Holmes, R. T. R. E. Bonney, y S. W. Pacala. 1979. Guild structure of the hubbard brook bird community: a multivariate approach. Ecology 60:512-520.

- Holmes, R. T., y H. F. Recher. 1986. Search tactics of insectivorous birds foraging in an Australian eucalypt-forest. *The Auk* 103:515-530.
- Holmes, R. T., R. E. Bonney, Jr, and S. W. Pacala. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Ecology* 60:512-520.
- Holmes, R. T. y S. K. Robinson. 1981. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest. *Oecología* 48:31-35.
- Holmes, R. T. y S. K. Robinson. 1988. Spatial patterns, foraging tactics, and diets of ground-foraging birds in a northern hardwoods forest. *The Wilson Bulletin* 100:377-394.
- Holway, D. A. 1991. Nest-site selection and the importance of nest concealment in the Black-throated Blue Warbler. *The Condor* 93:575-581.
- Howell, S. N. G y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central American. Oxford University Press, Walton Street, Oxford OX2 6DP.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59:67-77
- Hutchinson, G. E. 1953. The concept of patterns in ecology. *Proc. Acad. Nat. Ser.(Phila)* 105:1-12.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22:415-427.
- Hutchinson, G. E. 1957. *The Ecological Theatre and the Evolutionary Play*. Yale University Press. New Haven.
- Hutto, R. L., S. M. Pletschet, y P. Hendricks. 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding an breeding season use. *The Auk* 103:593-602.
- Igl. L.D., y D. H. Johnson. 1997. Changes in breeding bird populations in North Dakota: 1967 to 1992-93. *The Auk* 114:74-92.
- INEGI. 1987. Síntesis Geofigura. Noménclator y anexo cartográfico del Estado de México. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. México. 223pp.
- James, F. C. 1971. Ordinations of habitat relationships among breeding birds. *The Wilson Bulletin* 83:215-236.
- James, F. C. y H. H. Shugart. 1970. A quantitative method of habitat description. *Audubon Field Notes* 24(6): 727-736.

- James, F. C., R. F. Johnson N. O Wamer, G. J. Niemi, y W. J. Boecklen. 1984. The Grinnellian niche of the Wood Thrush. *The American Naturalist* 124:17-30.
- Johnston, D.W. y J. M. Hagan III. 1992. An analysis of long-term breeding bird censuses from eastern deciduous forests. pp. 75-84. In: *Ecology and conservation of Neotropical migrant ladbirds*. Smithsonian Institution Press. Washington. D.C.
- Juárez, C., S Arriaga y F. Lozano. 1980. Instructivo para estudios ornitológicos en el campo y en el laboratorio. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 87pp.
- Kamil, A. C., J. R. Krebs, y H. R. Pulliam (eds). 1987. *Foraging behavior*. Plenum Press, New York.
- Karr, J. R. y F. C. James. 1975. Eco-morphological configuration and convergent evolution. Pags. 258-291 in Cody, M. L. and J. M. Diamond (Eds.): *Ecology and evolution of communities*. Baelknap. Cambridge, Massachusetts.
- Keller, M. E. y S. H. Anderson. 1992. Avian use of habitat configurations created by forest cutting in southeastern Wyoming. *The Condor* 94:55-65.
- Kendeigh, S. C. 1947. Bird population studies in the coniferous forest biome during a spruce budworm outbreak. *Ont. Dept. Lands and Forest- Ecology* 39: 599.
- Keyser, A. J., G. E. Hill, y E. C. Soehren. 1998. Effects of forest fragment size, nest density and Proximity to edge on the risk of predation to ground-nesting passerine birds. *Conservation Biology* 12:986-994.
- King, D. I. 1995. Effects of clearcut timber-harvesting on forest birds and small mammals in northern New England. M. S. Thesis, University of Massachusetts.
- Kluyver, H. N. 1951. The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* *Ardea* 39:1-135
- Knick, S. y J. T. Rotenberry. 2000. Contribution of landscape change to current habitats used by shrubland birds. *Ecology* 51:48-71.
- Krebs, J. R. 1971. Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major*. *Ecology* 52:2-22.
- Krebs, C. J. 1983. *Ecological methodology*. Harper and Row Pub., Nueva York. 654 pp.
- Krebs, R. R., y R. H. McCleery. 1984. Optimization in behavioural ecology, p91-121. In J. R. Krebs and N. B. Davies (eds.), *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Sinauer Association Sunderland, MA.
- Kuban, J. F., y R.L. Neill. 1980. Feeding ecology of hummingbirds in the highlands of the Chisos Mountains Texas. *The Condor* 82:180-185.



- Lack, D. 1947a. *Darwin's finches*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Lack, D. 1966. *Populations studies of birds*. Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D. 1947b. The significance of clutch size. *Ibis* 89-90: 302-352, 25-45.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press. Oxford.
- Lack, D. 1971. "Ecological Isolation in Birds." Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass.
- Landres, P. B. y J. A. Macmahon. 1980. Guilds and community organization of arboreal birds in some oak woodlands of Western North American. *Ecological Monographs* 53:183-208.
- Landers, P. B. y J. A. Macmahon. 1983. Community organization of arboreal birds in some oak woodlands of Western North America. *Ecological Monographs* 53:183-208.
- Latta, S. C., J. M. Wunderle, E. Terranova, and M. Pagan. 1995. An experimental study of nest predation in a subtropical wet forest following hurricane disturbance. *The Wilson Bulletin* 107(4):590-602.
- Lawton, J. H. y M. P. Hassell. 1981. Asymmetrical competition in insects. *Nature* 289:793-795.
- Lessells, C. M. 1991. The evolution of life histories. Pages 32-68 in J. R. Krebs and N. B. Davies, editors. *Behavioural ecology; an evolutionary approach*. Third edition. Black-well Science, Oxford, Uk.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Monogr. Popul. Biol. No. 2. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Lewke, R. E. 1982. A comparison of foraging behavior among permanent, summer, and winter resident birds groups. *The Condor* 84:84-90.
- López y Ramos, E. 1979. *Geología de México*. Tomo III. De. Escolar. México, D.F. 446 pp.
- López-Isilas, M. U. 1994. *Aves insectívoras Passeriformes de bosque mixto*. San Mateo Texcalyacac, Edo. de México. Tesis de grado, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. IPN.
- Lovette, I. J., y E. Bermingham. 2002. What is a wood-warbler? Molecular characterization of a monophyletic Parulidae. *The Auk* 119:695-714.
- MacArthur, R. H. 1958. *Population ecology of summer Warblers of northeastern coniferous forests*. *Ecology* 39:599-619.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology*. Harper and Row, New York.

- MacArthur, R. H., y R. Levins. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proc. Natural Academic Science* 51:1207-1210.
- MacArthur, R. H., y R. Levins. 1967. The limiting similarity convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101:377-385.
- MacArthur, R. H. y E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100:603-609.
- MacArthur, R. H., y J. W. MacArthur. 1961. On birds species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- Major, R. y C. Kendal. 1996. The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: A review of methods and conclusions. *Ibis* 138:298-307.
- Martin, T. E. 1988. Process organizing open-nesting bird assemblages: competition or nest predation?. *Evolutionary Ecology* 2:37-50.
- Martin, T. E. y D. M. Finch. 1995. Ecology and management of neotropical migratory birds. Nueva York Oxford. Oxford University Press. 75-176pp.
- Martin, T. E. y J. R. Karr. Behavioral plasticity of foraging maneuvers of migratory warblers: Multiple selection periods for niches?, pp 353-359 in Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications. Studies in Avian Biology* 13.
- Maurer, B. A. y R. C. Whitmore. 1981. Foraging of five bird species in two forest with different vegetation structure. *The Wilson Bulletin* 93:478-490.
- Mayfield, H. F. 1973. Census of Kirtland's Warbler in 1972. *The Auk* 90:684.
- Moermond, T. C. 1989. Habitat constraints on the behavior, morphology and community structure of *Anolis* lizards. *Ecology* 60:152-164.
- Moermond, T. C. 1990. A functional approach to foraging. Morphology, behavior, and the capacity to exploit, pp 427-430 in Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications. Studies in Avian Biology* 13.
- Monterrubio, M. J. A. 1991. Contribución al conocimiento de los mamíferos del Estado de México y el Municipio de Texcalyacac, Estado de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México D. F. 90p.
- Moore, M. C. 1980. Hábitat structure in relation to population. Density and timing of breeding in prairie warblers. *The Wilson Bulletin* 92:177

- Morrison, M. L. 1991. The structure of western warbler assemblages: Analysis of foraging behavior and habitat selection in Oregon. *The Auk* 98: 578-588.
- Morrison, M. L. B. G. Marcot, y R. W. Mannan. 1992. *Wildlife Habitat Relationships*. University of Wisconsin Press, Madison.
- Morrison, M. L.; I. C. Timossi, K. A. With, y P. N. Manley. 1985. Use of tree species by forest birds during winter and summer. *Journal. Wildlife Manage* 49:1098-1102.
- Morse, D. H. 1968. A quantitative study of foraging of male and female spruce woods warblers. *Ecology* 49:779-784.
- Morse, D. H. 1971a. The insectivorous bird as an adaptive strategy. *Annual Reviews Ecology Systematic* 2:177-200.
- Morse, D. H. 1971b. Effects of the arrival of a new species upon habitat utilization by twoforest thrushes in Maine. *The Wilson Bulletin* 83:57-65.
- Morse, D. H. 1972. Habitat differences of Swainson's and Hermit thrushes. *The Wilson Bulletin* 84:206-208.
- Morse, D. H. 1974. Niche breadth as a function of social dominance. *American Naturalist* 108:818-830.
- Morse, D. H. 1976. Variables affecting the density and territory size of breeding spruce woods warblers. *Ecology* 57:290-301.
- Morse, D. H. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospicific groups. *Bioscience* 27:332-339.
- Morse, D. H. 1978. Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an english woodland during the winter. *Ibis* 120:298-312.
- Morse, D. H. 1985. *Hábitat Selection in North Parulid Warblers*. Martin L. Cody Edit., Academic Press. Inc. San Diego Nueva York Berkeley Boston.
- Morse, H. D. 1990. Food exploitations by birds: Some Current Problems and Future Goals, pp 134-143 *in* Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications*. Studies in Avian Biology 13.
- Murcia, C. 1995. Degree effects in fragmented forest: Implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62
- Navarro, S A. y H. Benítez. 1993. Patrones de riqueza y endemismo de las aves. *Revista Ciencias*, No. Esp. 7. Págs. 45-54. *Biología y problemática de los vertebrados en México*. Compiladores: Oscar Flores V., y Adolfo Navarro S.

- Nie, N. H., C. H. Hull; J. G. Jenkins; K. Steinberger, y D. H. Bent. 1975. *Statistical Package for the Social Sciences (SPSS)*. McGraw-Hill, Nueva York.
- Nocedal, J. 1984. Estructura y utilización del follaje de la comunidad de pájaros de bosques templados del valle de México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) No. 6.
- Noon, B. R. 1981. The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition. *Ecological Monographs* 51:105-124.
- Noon, B. R., y M. B. William. 1990. Analytical considerations for study design, pp 18-19 in Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications*. *Studies in Avian Biology* 13.
- Orihuela, F. L. 1986. El Estado de México. Editorial Limusa. 15-24 pp.
- Parker, K. C. 1986. Partitioning of foraging space and nest sites in a desert shrubland bird community. *The American Naturalist* 115:255-267.
- Petit, D. R.; J. F. Lynch; R. L. Hutto; J. G. Blake, y R. B. Waide. 1993. Management and conservation of migratory landbirds over wintering in the Neotropics. Pp. 70-92. In *Status and management of Neotropical migratory birds*. USDA Forest Service.
- Petit, L. J.; D. R. Petit; K. E. Petit, y W. J. Fleming. 1990. Annual variation in foraging ecology of prothonotary warblers during the breeding season. *The Auk* 107:146-152.
- Petit, D. R., K. E. Petit, y L. J. Petit. 1990. Geographic variation in foraging Ecology, of North American insectivorous birds, pp 254-263 in Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications*. *Studies in Avian Biology* 13.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Reviews Ecology Systematic* 4:53-74.
- Pianka, E. R. 1981. Competition and niche theory. En. *Theoretical ecology. Principles and applications* (De. R. M. May). W. B. Saunders Co. Filadelfia, E. U. A. 317 pp.
- Pleszczynska, W. K. 1978. Microgeographic prediction of polygeny in the lark bunting. *Science* 201:935-937.
- Powell, B. F. y R. J. Steidi. 2000. Nesting habitat and reproductive success of Southwestern riparian birds. *The Condor* 102:823-831.

- Pulliam, H. R., y G. C. Millikan. 1982. Social organization in the nonreproductive season, p. 169-197. *In* D.S.Farner, J. R. King and K. C. Parkes (eds.), *Avian biology*. Vol. 6 Academic Press. New York.
- Rangen, S. A., R. G. Clark y K. A. Hobson. 2000. Visual and olfactory attributes of artificial nests. *The Auk* 117(1):136-146.
- Ramírez, P. J., y C. Mudespacher. 1987. Estado actual y perspectivas del conocimiento de los mamíferos en México. *Ciencias* 38:49-69.
- Recher, H. F. 1989. Foraging ecology and the ecological segregation of Australian warblers (Acanthizidae) in dry sclerophyll forest near Sydney, New South Wales. *Emú* 10:220-240.
- Recher, H. F. 1990. Specialist or generalist: Avian response to spatial and temporal changes in resources, pp 333-336 *in* Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications*. *Studies in Avian Biology* 13.
- Recher, H. F., y R. T. Holmes. 1985. Foraging ecology and seasonal patterns of abundance in a forest avifauna, p. 79-96 *in* A. Keast, H. F. Recher, H. Ford, and D. Saunders (eds). *Birds of eucalypt forest and woodlands: ecology, conservation, and management*. Surrey Beatty and Sons, Sydney.
- Recher, H. F., W. E. Davis and R. T. Holmes. 1987. Ecology of Brown and Striated thornbills in forests of south-eastern New South Wales, with comments on forest management. *Emú* 87:1-13.
- Remsen, J. V. Jr., y S. K. Robinson. 1990. A Classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats, pp 144-160 *in* Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications*. *Studies in Avian Biology* 13.
- Reyes, G. S. 1993. Densidad de población, reproducción, uso de la vegetación y hábitos alimenticios del chipe orejas de plata *Ergaticus ruber* (Aves: Emberizidae), en el Volcán Malinche, Tlaxcala. Tesis profesional inédita, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Reynolds, R. T.; J. M. Scott, y R. A. Nussbaum. 1980. A variable circular-plot method for estimating bird numbers. *The Condor* 82:309-313.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contribution Zoological* 9:1-48.
- Ricketts, M.S. y G. Ritchison. 2000. Nesting success of Yellow-Breasted Chats: effects of nest site and territory vegetation structure. *The Wilson Bulletin* 112(4):510-516.

- Robbins, C. S.; D. K. Dawson, y B. A. Dowell. 1989. Habitat area requeriments of breeding for est birds of the middle Atlantic states. *Wildlife Monographs* 103:1-34.
- Robinson, S. K. y R. T. Holmes. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationchips among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* 63:1918-1931
- Rodenhouse, N. L. 1986. Food limitation for forest passerines; effects of natural and experimental food reductions. Dartmouth College, Hanover, NH.
- Rodenhouse, N. L. y R. T. Holmes. 1992. Results of experimental and natural food reductions for breeding Black-throated Blue Warbles. *Ecology* 73:357-372.
- Root, R. B. 1967. The niche explotation pattern of the Blue-gray Gnat-catcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- Rosenberg, K. V., R. D. Ohmart, y B. W. Anderson. 1982. Community organization of riparian birds: response to an annual resource peak. *The Auk* 99: 260-274.
- Rotenberry, J. T. 1980. Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: Competition or oppourtunism in a variable environment?. *Ecology Monographs* 50:93-110.
- Rowley, J. S. 1966. Breeding records of birds of the Sierra Madre del Sur Oaxaca. México, Proc. Western Foundation Vertebrate Zoology 1:107-204.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México. 432 p.
- Sabo, S. R. 1980. Niche and habitat in subalpine bird communities of the White Montains of New Hampshire. *Ecological Monographs* 50:241-259.
- SAS Institute. Inc. 1985. SAS/STAT& guide for personal computers. Versión 6 ed. SAS Institute Inc. Cary. NC.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Schoener, T. W. 1983. Field experimets on interspecific competition. *The American Naturalist* 122:240-285.
- Selander, R. K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *The Condor* 68:113-151.
- Sherry, T. W. 1990. When are birds dietarily specialized ? Distinguishing ecological from evolutionary aproaches, pp 337-352 in Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications. Studies in Avian Biology* 13.

- Sherry, T. W., y R. T. Holmes. 1985. Dispersion patterns and habitat responses of birds in northern hardwoods forests. P. 283-309. In M. L. Cody (ed.), *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York.
- Simberloff, D., y W. Boecklen. 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution* 35:1206-1228.
- Simons, L. S. y T. E. Martin. 1990. Food limitation of avian reproduction: on experimental with the Cactus wren. *Ecology* 71:869-876.
- Skutch, A. F. 1954. *Life histories of Central American Birds*. Pt. 1, Pacific Coast Avifauna 31.
- Small, M. F., y M. L. Hunter. 1988. Forest fragmentation and avian predation in forested landscapes. *Oecologia* 76:62-64.
- Sockman, K. W. 2000. Seasonal variation in nest placement by the California Gnatcatcher. *The Wilson Bulletin* 112(4):498-504.
- Springer, P. F. y R. E. Stewart. 1948. Apple orchards. *Audubon Field Notes* 2:227-229.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Steele, B. B. 1993. Selection of foraging and nesting sites by Black-throated blue warblers: Their relative influence on habitat choice. *The Condor* 95:568-579.
- Stephens, D. W. 1990. Foraging theory: Up, Down, and sideways, pp 444-454 in Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications*. Studies in Avian Biology 13.
- Stephens, D. W., y J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Stenger, J. 1958. Food habits and available food of ovenbirds in relation to territory size. *The Auk* 75: 335-346.
- Suertegary, F. C., C. M. Joenck, y J. F. Mähler Jr. 2000. Description of the nest and eggs of the Shear-Tailed Gray-Tyrant (*Muscipipra vetula*) and considerations on its historical ecology implications. *Ornitología Neotropical* 11:169-172.
- Svardson, G. 1949. Competitions and habitat selections in birds. *Oikos* 1:157-174.
- Swainson, 1827. *Philos. Mag.* 1:368 in American Ornithologists' Union. 1998. *Check-list of North American birds*. 7ª. edición. American Ornithologists' Union, Washington, DC., Pag. 563.

- Szaro, R. C. 1986. Guild management: an evaluation of avian guilds as a predictive tool. *Environment Manage* 10:681-688.
- Szaro, R. C., J. D. Brawn y R. P. Balda. 1990. Yearly variation in resource use behavior by ponderosa pine forest birds, pp 226-236 in Morrison L M., C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl, Jr. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications. Studies in Avian Biology* 13.
- Szaro, R. C. y R. P. Balda. 1979. Bird cinnunity dynamics in a ponderosa pine forest. *Studies in Avian Biology* 13.
- Szaro, R. C. y R. P. Balda. 1986. Relationships among weather, habitat structure, and ponderosa pine forest birds. *Journal Wildlife Manage* 50:253-260.
- Tamayo, I. J. 1974. *Geografía Moderna de México*. Ed. Trillas. VIII Edición México, D. F.
- Tejera, N. V. 1989. Aspectos bioecológicos de una colonia de aves en laguna el Rosario, Panamá. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Telleria, J. y T. Santos. 1997. Seasonal and interannual occupation of a forest archipelago by insectivorous birds. *Oikos* 78: 239-248.
- Titterington, R. W.; H. S. Crawford, y B. N. Bugason. 1970. Songbird responses to commercial clear-cutting in Maine Spruce-fir forests. *Journal Wildlife Manage* 43: 602-609.
- Ulfstrand, S. 1977. Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine birds in a south Swedish coniferous woodland. *Oncológica* 27:23-45.
- Van-Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist* 99:377-390.
- Wagner, J. L. 1981. Seasonal change in guild structure: Oak woodland insectivorous birds. *Ecology* 62:973-981.
- Wayne, W. D. 1987. *Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Editorial Limusa 667pp.
- Weinrich, J. A. 1989. Status of the kirtlands Warblers. *The Auk* 67: 69-72.
- Welty, J. C. 1975. *The life of birds*. 2da. Ed. W. B. Saunders Company. Philadelphia, 623pp.
- Wenny, D.; G. Clawson; R. L. Faaborg, y S. L. Sheriff. 1993. Population density, habitat selection and minimum area requirements of three forest-interior Warblers in central missouri. *The Condor* 95:968-979.
- Werner, E. E. 1977. Species packing and niche complementarity in three sunfishes. *The American Naturalist* 111:553-578.



- West, R. C. 1971. The natural regions of Middle American. In R. Wauchope (ed.), *Handbook of Middle American Indians*, Vol. 1. University of Texas Press. Austin, Texas:363-383.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *The American Scientist* 65:590-597.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Wiens, J. A., y J. T. Rotenberry. 1987. Shrub-steppe birds and the generality of community models: a response to Dunning. *The American Naturalist* 129:920-927.
- Wilcove, D. S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66:1211-1214.
- Williams, J. B. y G. O. Batzli. 1978. Winter diet of a barkforaging guild birds. *The Wilson Bulletin* 91:126-131.
- Willson, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55:1017-1029.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2<sup>da</sup>. Edición. Prentice, Hall, Inc. Englewood Cliffs, N. J. 07632.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN