

Luis Espinosa

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

- 1) terceros de longevidad → *Alcornoque silvestre / Loma de las...*
- 2) Maximera (militar)
- 3) Depredación
- 4) experimentación *costos / un*
- 5) fenómenos → *certidumbre / gata*

FORRAJEO Y NIDIFICACION DE Campylorhynchus brunneicapillus (AVES: Troglodytidae).



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE BI O L O G O P R E S E N T A :

SAULO HERMOSILLO MARINA



MEXICO, D. F.

1989

BIBLIOTECA CENTRO DE ECOLOGIA

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	iv
RESUMEN	vi
PRESENTACION	vii
I.- INTRODUCCION	1
II.- OBJETIVOS	4
III.- ANTECEDENTES	
3.1 EL MODELO DE ORIANI Y PEARSON (1979)	6
3.2 LAS ESTRATEGIAS DE FORRAJEO	11
3.3 EL TAMAÑO DE PUESTA OPTIMO	12
3.4 ASPECTOS GENERALES DE <u>Campylorhynchus</u> <u>brunneicapillus</u>	
3.4.1 Ubicación taxonómica y distribución.	15
3.4.2 Reproducción.	15
3.4.3 La alimentación de las crías.	16
IV.- AREA DE ESTUDIO	
4.1 LOCALIZACION GEOGRAFICA	17
4.2 CLIMA	17
4.3 VEGETACION Y GEOMORFOLOGIA	18
4.4 ENTOMOFAUNA	19

V.- MATERIAL Y METODO

5.1	NIDIFICACION	23
5.2	FORRAJEJO	
5.2.1	Observaciones.	24
5.2.2	Estimación del recurso alimentario.	25
5.2.3	Vegetación.	25
5.2.4	Análisis bromatológico.	26
5.3	METODOS ESTADISTICOS	
5.3.1	Frecuencia.	26
5.3.2	Vegetación.	27
5.3.3	Abundancia de presas.	27
5.3.4	Elección de la presa.	28
5.3.5	Variación del forrajeo durante la estación de crianza.	28
5.3.6	Diferencias en el forrajeo del macho y la hembra.	30
5.3.7	Edad de los jóvenes y el tamaño de presa entregada.	31

VI.- RESULTADOS

6.1	NIDIFICACION	
6.1.1	Exito reproductivo.	32
6.1.2	Estructura de la planta.	32
6.1.3	Tamaño de puesta.	33
6.2	ALIMENTACION	
6.2.1	Abundancia de las presas.	38
6.2.2	Composición de la dieta.	39

6.2.3	Elección de la presa.	40
6.2.4	Aporte de nutrientes y energía.	48
6.3	FORRAJEJO	
6.3.1	Vegetación.	48
6.3.2	Variación del forrajeo durante la estación de crianza.	49
6.3.3	Diferencias entre el forrajeo del macho y la hembra.	50
6.3.4	Edad de los jóvenes y el tamaño de presa entregado.	58

VII.- DISCUSION

7.1 ASPECTOS DE LA NIDIFICACION

7.1.1	Los fracasos en la nidificación.	63
7.1.2	La flexibilidad en el tamaño de puesta.	64
7.1.3	La densidad de insectos y el número de nidos.	65

7.2 SELECCION DE LA DIETA

7.3	TIEMPO DE FORRAJEJO Y LA DISTRIBUCION TEMPORAL DE LAS PRESAS	69
-----	---	----

7.4	LA CONTRIBUCION DEL MACHO Y LA HEMBRA EN LA ALIMENTACION DE LOS JOVENES	72
-----	--	----

VIII.- CONCLUSIONES

IX.- LITERATURA CITADA	77
------------------------	----

X.- APENDICE	83
--------------	----

AGRADECIMIENTOS

En especial, deseo externar mi agradecimiento al ~~Biól.~~ Alfredo Garza Herrera, director de la tesis, por su valiosa ayuda e interés para este trabajo, desde el punto de vista académico y personal. Así como también por su gran apoyo y amistad, que me brindó en diversas ocasiones, durante el trabajo de campo y en las revisiones y correcciones a este manuscrito.

Al M. en C. Pedro Reyes-Castillo, director del Instituto de Ecología al inicio de la tesis y al Dr. Gonzalo Halffter, actual director; por las facilidades y disposición para que pudiera realizar este trabajo en dicha Institución.

También agradezco a la M. en C. Ma Eugenia Maury, por su valiosa ayuda brindada en diversos aspectos, pero en particular por haberme permitido el uso de su equipo de cómputo, sin el cual, este manuscrito hubiera sido más complicado de elaborar y demorar mucho más tiempo.

Al M. en C. Gustavo Aguirre L., Jefe del Proyecto Mapimí, por haberme brindado todo su apoyo y ayuda personal, así como por las facilidades administrativas otorgadas para la elaboración de esta tesis.

A los siguientes investigadores que amablemente revisaron, corrigieron, y discutieron el trabajo, y que además formaron parte del jurado: Biól. Alfredo Garza H., Biól. Luis Enrique Eguiarte F., Biól. Adolfo Gerardo Navarro S., Biól. Carlos Pedro Guillen R., Dr. Francisco Javier Alvarez S.

A los siguientes investigadores que me brindaron su tiempo en la revisión y discusión del trabajo: M. en C. Jorge Nocedal M., por los comentarios y sugerencias sobre los análisis estadísticos y en general del trabajo; al Dr. Héctor Gadsden H., por sus comentarios al escrito y por su amistad brindada; al M. en C. Eduardo Rivera G., también por sus comentarios y por la ayuda brindada en el trabajo de campo, así como por su sugerencias en los análisis.

Al Sr. Pablo Hermosillo M. y a la Sra. Juliana Marina F., mis padres, a quienes estoy profundamente agradecido y en deuda, por el apoyo y afecto que me han brindado durante todas las actividades de mi carrera y fuera de ella.

Al Sr. Francisco Herrera y su familia, por la compañía brindada durante mi estancia en el Laboratorio del Desierto, y en particular a él, por su apoyo y ayuda en otras actividades que realice en mi estancia. También al Sr. Adalberto Herrera (Padre e hijo) por su valiosa ayuda en el trabajo de campo referente a la parte de vegetación y de localización de nidos.

Al personal del Instituto de Ecología, pero en especial a los que están en Durango, que de alguna forma colaboraron en la elaboración de la tesis y en general, a toda aquella persona que halla tenido alguna participación en el desarrollo de este estudio.

Al CONACYT quien proporcionó apoyo económico por medio de la Beca-Tesis de Licenciatura, registro 59041, así como del Proyecto PCECBNA-021638, "Investigaciones ecológicas y desarrollo de las Reservas de la Biósfera del Norte de México", también otorgado por CONACYT.

RESUMEN

Se analizaron los eventos asociados a la nidificación y la alimentación de las crías de Campylorhynchus brunneicapillus en la reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango. La depredación fue la principal causa de mortalidad de los huevos y jóvenes en el nido. También se encontró que el ave incrementó el tamaño de puesta de 3 a 4 huevos cuando las densidades de los ortópteros y otros insectos fueron máximas. La composición de la dieta de los jóvenes varió de acuerdo al mes; los insectos preferidos fueron los ortópteros, homópteros, lepidópteros y dípteros. Los criterios de elección de las presas que constituyeron la dieta óptima fueron: 1) el aporte nutricional 2) la abundancia de presas y 3) los hábitos de caza de C. brunneicapillus, variando la importancia de acuerdo al mes. Asimismo mostró una preferencia por escoger una estrategia de minimización del tiempo en la captura de las presas. Algunas de las predicciones del modelo de Orians y Pearson (1979) concordaron con los patrones de forrajeo observados; sin embargo la inclusión de la capacidad de el ave de monitorear los cambios en el tipo y número presas a lo largo de la estación de crianza pueden mejorar algunas de las predicciones del modelo mencionado. El tamaño de presa entregado estuvo en función del mes, aunque se encontró un incremento del número de viajes y el tamaño de presa entregado por ambos sexos en relación a la edad de los jóvenes en el nido; el macho fue el miembro de la pareja que aportó una mayor cantidad de alimento. El gasto energético durante la incubación por parte de la hembra parece ser la causa de su menor contribución.

PRESENTACION

El presente estudio se realizó en la "Reserva de la Biósfera de Mapimí", que se localiza en el estado de Durango. Esta reserva fue creada como parte de un programa internacional de la UNESCO para la conservación de los principales ecosistemas del mundo (MAB, "Man and Biosphere"), y se encuentra bajo la dirección y administración del Instituto de Ecología A.C. Los objetivos en los que están basadas las investigaciones, están detalladas en las publicaciones de Halffter (1978) y Halffter (1984) y que, de forma breve son:

- 1) Preservar la diversidad animal y vegetal del ecosistema.
- 2) Constituir un centro de investigación del bioma desértico.
- 3) Promover líneas de investigación que permitan el desarrollo de alternativas en el uso y manejo de la tierra así como de los recursos bióticos en la zona de influencia de la Reserva.
- 4) Ser un centro de educación y entrenamiento de personal científico y técnico por intermedio de la investigación.

Este estudio queda incluido en los puntos (2) y (4); asimismo, los resultados que se mencionan en esta tesis, forman parte de la línea de investigación sobre la ecología de forrajeo y reproducción de aves del desierto, la cual forma parte del Proyecto "Estudios ecológicos en la Reserva de la Biósfera de Mapimí" del Instituto de Ecología. El trabajo de campo y de la elaboración del manuscrito se efectuó en las instalaciones del Instituto de Ecología que tiene en la reserva, en la cd. de México y en la cd. de Durango.

I.- INTRODUCCION

La Teoría del Forrajeo Optimo (TFO) constituye un conjunto de conocimientos, ideas y propuestas sobre la forma en que un depredador elige a una presa para su consumo, de tal forma que su elección resulte en la máxima ganancia energética posible. Para Begon et al. (1986), el objetivo principal de la TFO, es predecir la estrategia de forrajeo que utilizaría un depredador en condiciones ambientales específicas; las predicciones estarían sustentadas en las siguiente suposiciones:

- 1) El patrón de forrajeo que exhibe un animal en el presente es aquel que ha sido favorecido por la selección natural.
- 2) La mayor ganancia de energía (que es la diferencia entre la energía contenida en la presa y la utilizada en adquirirla) se traduce en una mayor adecuación.
- 3) Los animales tienen una conducta similar de forrajeo en un ambiente natural o artificial.

Sin embargo, Begon et al. (1986), añaden que las suposiciones anteriores no concuerdan totalmente con la realidad; otros elementos de la conducta, distintos de la estrategia de forrajeo, pueden influir más en su adecuación. La competencia, el riesgo de ser depredado mientras se forrajea, la preferencia por un nutriente específico, la variación de la abundancia de los distintos tipos de presa, son aspectos que son considerados por la TFO de forma individual y no conjunta, para hacer sus predicciones y que, para algunos organismos podrían ser básicos

sobre la elección de la estrategia de forrajeo o su adecuación. Por otra parte, aunque el patrón de forrajeo que se observe en un organismo, sea producto de la selección natural, la eficacia de la estrategia varía de acuerdo a los cambios del ambiente. Es decir, que un organismo difícilmente podrá ser óptimo totalmente, incluso para lapsos de tiempo cortos en la evolución (Oster y Wilson 1978).

A pesar de las anteriores objeciones a la TFO, en condiciones en las cuales la premisa es adquirir la mayor ganancia de energía, la TFO ha resultado ser un elemento teórico bastante poderoso acerca del conocimiento de las "decisiones" que el depredador hace sobre que presas consumir, cómo, cuándo y dónde buscarlas (Krebs et al. 1984, Begon et al. 1986).

Otro aspecto que se consideró en este estudio, distinto del forrajeo, pero relacionado con la optimización, fue el tamaño de puesta. Lack (1954) indicó que la selección natural favorece a las aves que tienen aquellos tamaños de puesta que permitan dejar el mayor número de descendientes a la siguiente generación, aunque considera que la cantidad de alimento que puedan dar los padres a sus crías es el factor más importante que determina el tamaño de puesta. Es decir, el compromiso de optimización se establece como cuál será el tamaño de puesta que permita dejar el máximo número de descendientes en relación al recurso alimentario disponible. Aunque la anterior propuesta y otras presentadas por Lack (1947, 1954) han sido confirmadas y constituyen una teoría muy sólida, Perrins (1983) señaló que existen evidencias que están en desacuerdo con algunas propuestas de Lack (1947, 1954),

sin que ésto signifique que sean totalmente incorrectas las predicciones de este marco teórico.

Un hecho importante de las teorías o modelos en la Biología y la ciencia en general, es que representan una abstracción de la naturaleza. Aunque una teoría o modelo, difícilmente logra representar toda la complejidad del fenómeno que se estudia, durante su elaboración obliga a sintetizar y organizar el conocimiento que se tiene sobre él. Esto permite el planteamiento de hipótesis que puedan ser contrastadas con el fenómeno mismo; de este proceso surge la necesidad de modificar e incorporar nuevas ideas y conceptos que permitan tener un conocimiento más exacto (en un sentido estadístico) del fenómeno observado y en general de la naturaleza.

Campylorhynchus brunneicapillus es un ave insectívora que por su conducta y por las características del medio desértico en que vive, permite que sea una especie adecuada para estudios de forrajeo (Marr 1981, Garza 1988). Este pájaro construye un nido que es relativamente fácil de localizar y por otra parte, la ubicación del nido en los extremos del arbusto, facilita la cuantificación de varios parámetros asociados a la entrega del alimento que tiene esta especie con sus pollos en el nido, sin que aparentemente su conducta de forrajeo se modifique (Marr 1981, Garza 1988).

II.- OBJETIVOS

Con base en lo expuesto anteriormente se propuso como objetivos generales:

- A.- Evaluar la influencia de la fluctuación de los recursos alimentarios en el patrón de forrajeo de Campylorhynchus brunneicapillus, con relación a sus crías en el nido
- B.- Evaluar los aspectos de la nidificación en relación al tamaño de puesta y el éxito reproductivo.

Para desarrollar el objetivo (A), se plantearon como objetivos particulares:

- a).- Analizar la cobertura y composición de las especies vegetales del habitat de nidificación en distintas parejas.
- b).- Analizar modificaciones en el patrón de forrajeo de acuerdo a la abundancia de recursos en territorios similares.
- c).- Establecer la relación presa-energía entregada al nido y evaluar:
 - 1) Energía entregada en cada tipo o especie de insecto.

- ii) Energía entregada por hora por cada adulto de acuerdo al análisis de los datos sobre los tipos de presas entregadas más comúnmente.
- iii) El patrón forrajero de C. brunneicapillus de acuerdo a los requerimientos energéticos de las crías.

III.- ANTECEDENTES

3.1 EL MODELO DE ORIANS Y PEARSON (1979).

A partir de los primeros artículos publicados acerca de la TFO (Emlen 1966, Mac Arthur y Pianka 1966) se ha generado un marco teórico que abarca una amplia gama de aspectos ecológicos; selección del habitat, defensa del territorio, riesgos de depredación, selección de dieta y de sitios de forrajeo entre otros. Krebs *et al.* (1984), dan una amplia revisión de lo anterior, así como de los éxitos y alcances que ha tenido la TFO y de las futuras perspectivas de investigación en este campo de la Biología. Para los propósitos de este trabajo, destaca la publicación de Orians y Pearson (1979) quienes propusieron un modelo acerca de la actividad de las aves cuando alimentan a sus crías en un nido llamado: Teoría del Forrajeo del Lugar Central (TFCL); este modelo ha sido aplicado en estudios de aves (Orians y Pearson 1979, Marr 1981, Garza 1988), mamíferos (Heithaus y Fleming 1978, Jenkins 1980, Killen *et al.* 1981, Kramer y Nowell 1982) e insectos (Davidson 1978).

El modelo de Orians y Pearson (1979) se enfoca básicamente en dos aspectos:

a) El primero considera el caso de un organismo que tiene que regresar a un lugar fijo o central a entregar alimento. Sobre esto, se formulan predicciones sobre cómo puede seleccionar áreas de forrajeo y que tipo de presas capturar, bajo la premisa de obtener la mayor ganancia de energía posible.

b) El segundo, considera que del conjunto de áreas posibles de dónde obtener alimento, cómo puede el organismo elegir el lugar central, también bajo la premisa de obtener la máxima cantidad de energía.

La unidad básica del modelo lo constituye el viaje completo para la obtención de la presa; esta unidad está compuesta por el viaje de salida, el período de forrajeo, y el viaje de regreso. El tiempo que transcurre en esta unidad es clasificado en:

1.-Tiempo de localización.

Comprende desde el inicio del viaje de salida hasta que identifica a la posible presa.

2.-Tiempo de manejo.

2.1 Persecución.

Comprende el momento a partir del cual identifica la presa que va a capturar hasta que consigue atraparla.

2.2 Captura.

Del punto anterior hasta que es entregada y consumida en el lugar central.

Es importante mencionar que las definiciones de los lapsos anteriores se adaptaron a este estudio, ya que el modelo de Orians y Pearson (1979) no las define explícitamente. Por otra parte, únicamente se consideró del aspecto (a), la selección de

la presa. Las predicciones del modelo de Orians y Pearson (1979) consideran los casos de si el depredador puede regresar con 1 ó 2 presas en la unidad de la teoría. Aunque Marr (1981) indicó que C. brunneicapillus puede entregar dos presas en un viaje, Garza (1988) señaló que en el área de estudio se comporta como depredador de una sola presa, por lo que únicamente se hará mención a este tipo de predicciones. Al respecto, el modelo maneja dos posibles situaciones:

I.- Si el tiempo de manejo es similar para cada presa, la elección estará fundamentada en la abundancia de presas disponibles; el organismo capturará presas con un contenido energético mínimo que estará en función del tiempo de localización y la distancia del viaje de forrajeo. Un aumento en el tiempo de localización se reflejara en un aumento en la selección de presas con mayor contenido de energía.

II.- Si el tiempo de manejo es distinto para cada presa la elección se realizará en función del tiempo que tarde el depredador en localizar una posible presa:

- 1.- Cuando el tiempo de localización es corto, las presas preferidas serán aquellas que tengan un tiempo de manejo menor.
- ii.- Pero si el tiempo de localización es largo, se capturarán aquellas presas con mayor contenido de energía, sin importar el tiempo de manejo.

iii.- Para un tiempo de localización intermedio
elegirá las presas según las encuentre.

El modelo considera que el recurso alimentario se mantiene constante en sus predicciones y que, conforme aumenta la distancia de viaje, preferirá presas con mayor aporte de energía. Asimismo, también el modelo predice que la elección de la dieta dependerá de la disponibilidad de la presa clasificada por el depredador como de alta energía; un número insuficiente de este tipo de presa, implicará la inclusión en la dieta de presas con menor contenido energético.

Sobre el aspecto (b), la TFLC propone que será aquel sitio que minimice los tiempos de viaje y en el que se obtenga la máxima cantidad de energía, pero añade que otros factores pueden estar determinando tal elección. Cody (1985) mencionó que las características de la vegetación condicionan de manera importante el sitio de nidificación e indicó que para cada tipo de ave es variable la importancia que tienen. De hecho, a partir de la TFO se generó la Teoría de Selección del Habitat (Rosenzweig 1985) que considera la elección del sitio de nidificación como un caso particular (Gochfeld 1977).

Para C. brunneicapillus, uno de los elementos a considerar es la morfología de la planta sobre la cual construye el nido, ya que sí bien lo hace sobre diversas especies vegetales muestra un preferencia por Opuntia fulgida (Anderson y Anderson 1973) y Opuntia imbricata (Garza 1988). Otro de los elementos a considerar sería la composición y abundancia de especies

vegetales en el territorio de nidificación. Al respecto Marr (1981) y Garza (1988) indicaron que los ortópteros son el recurso básico de alimentación de las crías del pájaro en estudio y por su parte Rivera (1986), indicó que en el área de estudio, ciertas especies de ortópteros se encuentran asociadas a determinadas especies de plantas, lo cual quizá limite las áreas de explotación y de manera consecuente, la elección de presas en términos del modelo de Orians y Pearson (1979).

Asimismo, este modelo ya ha sido aplicado en C. brunneicapillus; Marr (1981) enfocó su estudio hacia la verificación de las predicciones de la elección del área de forrajeo y el número de presas que entrega en un viaje. Por su parte, Garza (1988) consideró las diferencias en el forrajeo ocasionadas por el tamaño de nidada, el sexo y la edad de los pollos. Como indican Oster y Wilson (1978), los modelos de optimización pueden ser utilizados para identificar "óptimos locales" que en el caso de esta ave varían anualmente, aunque conservando un esquema general (Anderson y Anderson 1973, Marr 1981, Marr y Raitt 1983, Garza 1988). Esto es consecuencia de la variabilidad de un ambiente como el desierto, en el cual las fluctuaciones anuales de temperatura y precipitación determinan que los ciclos biológicos de la vegetación y la fauna se modifiquen, como lo señalan algunos de los trabajos recopilados por Waver y Riskind (1974) y Barbault y Halffter (1981).

Es importante destacar la suposición del modelo de Orians y Pearson (1979) que sostiene en todas las predicciones, que la abundancia de presas es constante. Sin embargo, cuando éstas

cambian, la selectividad de las presas se modifica de tal forma que, aunque las predicciones se mantienen, las estrategias de optimización pueden modificarse de acuerdo a las variaciones en la disponibilidad de las presas. Algunos autores como Craig (1978), Sedinger y Raveling (1984) y Edwards (1988) señalan que la selección de la dieta así como las conductas de depredación son modificadas por cambios temporales del recurso alimentario, incluso en un mismo ciclo anual.

Un modelo alternativo que se consideró en este trabajo es el propuesto por Lucas (1983) y que de manera similar al modelo de Orians y Pearson (1979), está sustentado en modificaciones a la ecuación derivada por Charnov (1976). El modelo de Lucas (1983) realiza predicciones sobre la selección de la dieta óptima pero considerando: 1) que esta selección puede ser afectada por la duración del intervalo de forrajeo y, 2) la variación en la tasa de encuentro de la presa puede modificar la dieta óptima. Son tres las predicciones del modelo de Lucas (1983), sin embargo por razones de claridad en el texto, las predicciones de Lucas (1983) son comentadas y detalladas en la discusión.

3.2 LAS ESTRATEGIAS DE FORRAJEJO.

Marr (1981) indicó que la teoría de optimización y la forma de disponer de los recursos alimentarios eficientemente por parte del macho y la hembra, durante la estación de crianza, son problemas que están estrechamente relacionados. La pareja al estar forrajeando en un mismo territorio genera la posibilidad de un traslapamiento y, consecuentemente, un desperdicio de energía

en la utilización de los recursos. Selander (1966) postuló tres estrategias de como puede ser la división de actividades:

- 1) El macho y la hembra utilizan técnicas similares para forrajear, áreas y estratos similares pero capturando presas de tamaño distinto.
- 2) El macho y la hembra usan áreas y sustratos iguales pero diferente técnica.
- 3) El macho y la hembra usan áreas o estratos diferentes.

Marr (1981) indicó que el macho y la hembra de C. brunneicapillus adoptaron una explotación del recurso alimentario mediante el uso de distintas áreas; por su parte Garza (1988) citó que las hembras viajan una mayor distancia y entregan presas de mayor tamaño que los machos, quienes prefieren distancias más cercanas al nido.

3.3 EL TAMAÑO DE PUESTA OPTIMO.

Las diferencias notables en el tamaño de puesta entre los distintos órdenes de aves, así como las encontradas a niveles taxonómicos inferiores, tales como familia, género y especie, condujeron a que Lack (1947) propusiera un esquema sobre los factores que limitan el tamaño de puesta (revisiones al respecto son hechas por Cody 1971 y Perrins 1983). De estos factores, Fretwell et al. (1974) resumen que son tres: 1) recursos alimentarios, 2) depredación y 3) sobrepoblación. Este último no es considerado en el presente estudio. Acerca de los otros dos,

Lack (1954) consideró que la cantidad de alimento que puedan entregar los padres a los jóvenes en el nido es el factor más importante sobre la limitación del tamaño de puesta.

Ricklefs (1965), de manera relacionada, indicó que era posible delimitar dos estrategias generales para ajustar el número máximo de pollos en el nido en función de la cantidad de alimento disponible en el medio: 1) evaluación y/o 2) reducción del número de jóvenes en el nido. La primera se refiere a que de alguna forma el ave es capaz de determinar los recursos alimentarios posibles antes de la puesta y ajustar el tamaño de puesta de acuerdo con los recursos alimentarios esperados. La segunda se refiere a que el ajuste se realiza una vez que eclosionan los pollos; si hay suficientes recursos disponibles, todos los jóvenes sobrevivirán, pero si éstos no alcanzan a satisfacer las necesidades de los jóvenes en el nido, uno o más pollos morirán.

Marr y Raitt (1983) indicaron en su estudio que C. brunnei capillus utiliza la estrategia de evaluación del recurso para ajustar el tamaño de puesta de cada año, aunque su interés no se enfocó hacia las variaciones en el tamaño de puesta dentro de cada año. Al respecto, Cody (1971) mostró un esquema en el cual se incrementa el tamaño de puesta hacia el final de la estación de crianza de esta especie. Asimismo, Garza (1988) indicó que "De fines del mes de junio hasta el término de la estación se localizaron los nidos con mayor número de pollos" y de forma general señaló que "el patrón de puesta de C. brunnei capillus concuerda con la hipótesis de Lack (1954) que

1981). En los estados del norte de México anida en Opuntia imbricata, Opuntia rastrera, Yucca spp. y Prosopis glandulosa (Garza 1988).

Las parejas formadas permanecen todo el año en un área relativamente fija de forma circular o elíptica de 100 a 140 m de radio (Anderson y Anderson 1973, Marr 1981); durante la temporada de nidificación (de abril a agosto) la especie muestra una marcada conducta de territorialidad. El macho delimita su territorio por medio de cantos e incluso con agresiones directas a miembros conespecíficos, excepción hecha con los jóvenes que hubiera criado en ese mismo año; la hembra también participa, aunque en menor proporción en la defensa del territorio (Anderson y Anderson 1973). El tamaño de puesta varía de 1 a 5 huevos; Bent (1964) indicó que el tamaño de puesta más común va de 3 a 5, y por su parte, Anderson y Anderson (1973) citaron a 3 y 4 como el tamaño modal. Los resultados de Marr (1981) y Garza (1988) señalaron a la puesta de 4 huevos como la moda. La renidificación de una pareja en un mismo año no es un evento raro (Anderson y Anderson 1973), aunque es más común que ocurra cuando el nido es depredado (Garza 1988).

Durante cerca de 15 días, la hembra es la única responsable de la incubación; una vez que nacen los pollos permanecen en el nido de 15 a 21 días (Anderson y Anderson 1973). Cuando han abandonado el nido, los pollos tienen que ser vigilados y enseñados por los adultos a conseguir su propio alimento, construir nidos, en el canto y otras actividades; después de la

BIOLÓGICA
CENTRO DE ECOLOGÍA



propone que las aves ponen sus huevos antes de la época del año en la que el alimento es más abundante".

3.4 ASPECTOS GENERALES DE Campylorhynchus brunneicapillus

3.4.1 Ubicación taxonómica y distribución.

Este pájaro pertenece a la Familia Troglodytidae (American Ornithologist's Union 1983), la cual agrupa un total de 45 especies en 15 géneros que tienen como características comunes, pico delgado y decurvado, alas redondeadas y por lo general con barras al igual que la cola (Selander 1964). En los lugares aledaños al área de estudio el ave recibe el nombre de "chora" Anderson y Anderson (1973) mencionaron que la distribución geográfica abarca las zonas del desierto en el SO de los Estados Unidos y en México las zonas xerófilas del Norte y la Mesa Central. Se reconocen 7 subespecies, siendo algunas endémicas de México (Selander 1964).

3.4.2 Reproducción

La chora es un ave monógama sin dimorfismo sexual. Construye nidos en forma de bolsa, de unos 30 cm, que utiliza como sitios de descanso, de dormitorios y de crianza. El material del que están hechos depende del lugar, siendo en su mayor parte pastos y arbustos diversos, incluso utilizan materiales como tela o papel en zonas suburbanas (Anderson y Anderson 1973). La construcción de los nidos se realiza sobre cactáceas como chollas (Opuntia spp.), saguaros (Carnegia gigantea), arbustos espinosos (Rhus microphylla, Acacia constricta) (Anderson y Anderson 1973 y Marr

época de crianza se observan grupos familiares de más de 2 individuos (Anderson y Anderson 1973). Los mismos autores indican que en Arizona los depredadores para la chora son el correcaminos (Geococcyx californianus), serpientes y culebras de los géneros Crotalus, Pituophis y Masticophis y en menor proporción aves como el verdugillo (Lanius ludovicianus) y algunas rapaces nocturnas. Los depredadores de la chora son similares en el norte de México (Garza 1988).

3.4.3 La alimentación de las crías.

La dieta de los jóvenes en el nido consiste principalmente de chapulines; Trimerotropis sp. (Marr 1983), Trimerotropis pallidipennis y Boottettix argentatus (Garza 1988), son las especies entregadas con mayor frecuencia, aunque especies como Arphia sp., Paropomala virgata y Opeia obscura son también entregados en una menor proporción (Garza 1988). La dieta se ve complementada con larvas de lepidópteros y arácnidos (Marr 1981). Garza (1988), indicó además que cigarras (Homóptera), palomillas (Lepidoptera) y libélulas (Odonata) también son presas entregadas a los jóvenes en el nido. En los primeros días de edad de los pollos, la pareja los alimenta con dípteros, himenópteros y coleópteros de menos de 1 cm, para incorporar después a la dieta presas de mayor tamaño como ortópteros, lepidópteros y arácnidos (Marr 1981, Garza 1988).

AREA DE ESTUDIO

4.1 LOCALIZACION GEOGRAFICA

La Reserva de la Biósfera de Mapimí está ubicada en el vértice de los límites políticos de los estados de Chihuahua, Coahuila y Durango. Entre los paralelos $26^{\circ} 29'$ y $26^{\circ} 52'$ N y los meridianos $102^{\circ} 32'$ y $103^{\circ} 58'$ O, en el área fisiográfica denominada Bolsón de Mapimí la cual es parte de la Mesa del Norte del Altiplano Mexicano. El área de influencia de la reserva es de 160,000 Ha. aproximadamente, comprendida en un intervalo de altitud de 1000 a 1350 m.s.n.m. (Barbault y Halffter 1981). La presente investigación se realizó en los alrededores del Laboratorio del Desierto de la reserva el cual está situado a 50 Km al NE del poblado de Ceballos, Municipio de Mapimí, Durango (Figura 1).

4.2 CLIMA

Según el sistema de Köppen modificado por García (1973), el clima de la reserva es de tipo BWhw(e); muy seco, con régimen de lluvias de verano, extremoso. El promedio anual de temperatura (1978-1983) es de 20.8°C , con un máximo de temperatura entre junio y julio y un mínimo entre diciembre y enero; el promedio anual de precipitación es de 263.3 ± 40.1 mm de 1978 a 1983 (Cornet 1984). Los valores de precipitación tienen una gran variabilidad anual; las lluvias más importantes se registran en los meses de junio, julio, agosto y septiembre (72.4 %) y el resto en diciembre, enero y febrero (18.1 %), las cuales se presentan en forma aislada y discontinua con una variabilidad

espacial en la precipitaciones (Cornet 1984). El climograma para el año de 1988 se muestra en la figura 2.

4.3 VEGETACION Y GEOMORFOLOGIA

Montaña y Breimer (1981) realizaron una clasificación geomorfológica de la reserva y la dividen en siete zonas; de éstas, la unidad V "Bajadas y cerros de origen ígneo y sedimentario" (en las bajadas superior e inferior del cerro de San Ignacio) corresponden al área en que se estudió al ave (Figura 3). De acuerdo con Rzedowsky (1978) la vegetación de la reserva es de tipo "Matorral xerófilo", en el cual se agrupan las comunidades arbustivas de zonas áridas y semiáridas.

Breimer (1985) consideró una integración de los aspectos geomorfológicos y de vegetación clasificando la reserva en ocho zonas ecológicas. La "Zona Central" o "Zona 2" es la que incluye al área de estudio. La vegetación en la zona de observación, de acuerdo con esta clasificación, serían comunidades dominada por las especies vegetales Larrea tridentata, Opuntia rastrera, Fouquieria splendens, Agave asperrima y A. lechuguilla; además de agrupaciones de arbustos y herbáceas, designadas como "mogotes", dominada por Hilaria mutica, Prosopis glandulosa, Flourensia cernua, Lippia graveolens, Aloysia grattissima alternan con espacios abiertos y matorrales de L. tridentata, Castela texana, P. glandulosa con varias especies de cactáceas (Montaña y Breimer 1981).

Garza (1988) realizó una estimación de la estructura del habitat en 13 territorios de C. brunneicapillus y encontró cuatro tipos de territorio definidos, principalmente, por las diferencias en las coberturas de L. tridentata, G. rastrera, P. glandulosa e H. mutica.

4.4 ENTOMOFAUNA

Para efectos de este estudio, el grupo faunístico importante son los insectos que constituyen la dieta de las crías de C. brunneicapillus. Rivera (1986) citó que los acrídidos están representados por siete subfamilias, de ellas las mas importantes son Gomphocerinae, Oedipodinae y Melanoplinae. De las 32 especies presentes destacan Trimerotropis pallidipennis y Boottettix argentatus por las razones citadas la alimentación de la dieta de las crías; sin embargo, otras especies como Opeia obscura y Cibolacris parviceps pueden contribuir como una fuente importante de alimentación en determinado habitat (Garza 1988). Rivera (1986) indicó que la abundancia de éstas dos últimas especies está correlacionada con la temperatura. Otro factor decisivo sobre la abundancia es la precipitación, de la cual el mismo autor señaló que se registró un aumento del número de especies de acrídidos en relacion directa con las lluvias y como caso particular menciona que las abundancias de T. pallidipennis y C. parviceps están correlacionadas con la humedad relativa.



Figura 1. Ubicación de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, en la República Mexicana.



INSTITUTO MEXICANO DE ECOLOGÍA

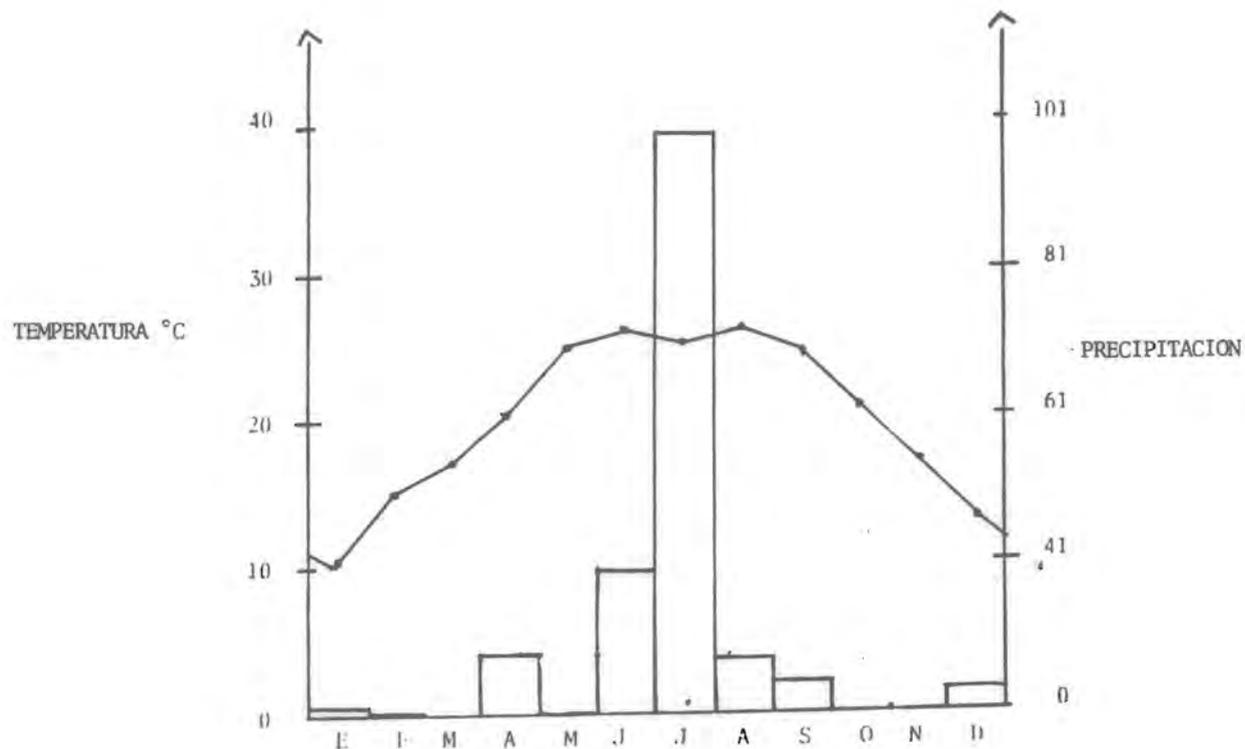


Figura 2 Clímograma del Laboratorio del desierto en 1988; la estación de crianza de la chora comprendió de mayo a agosto.

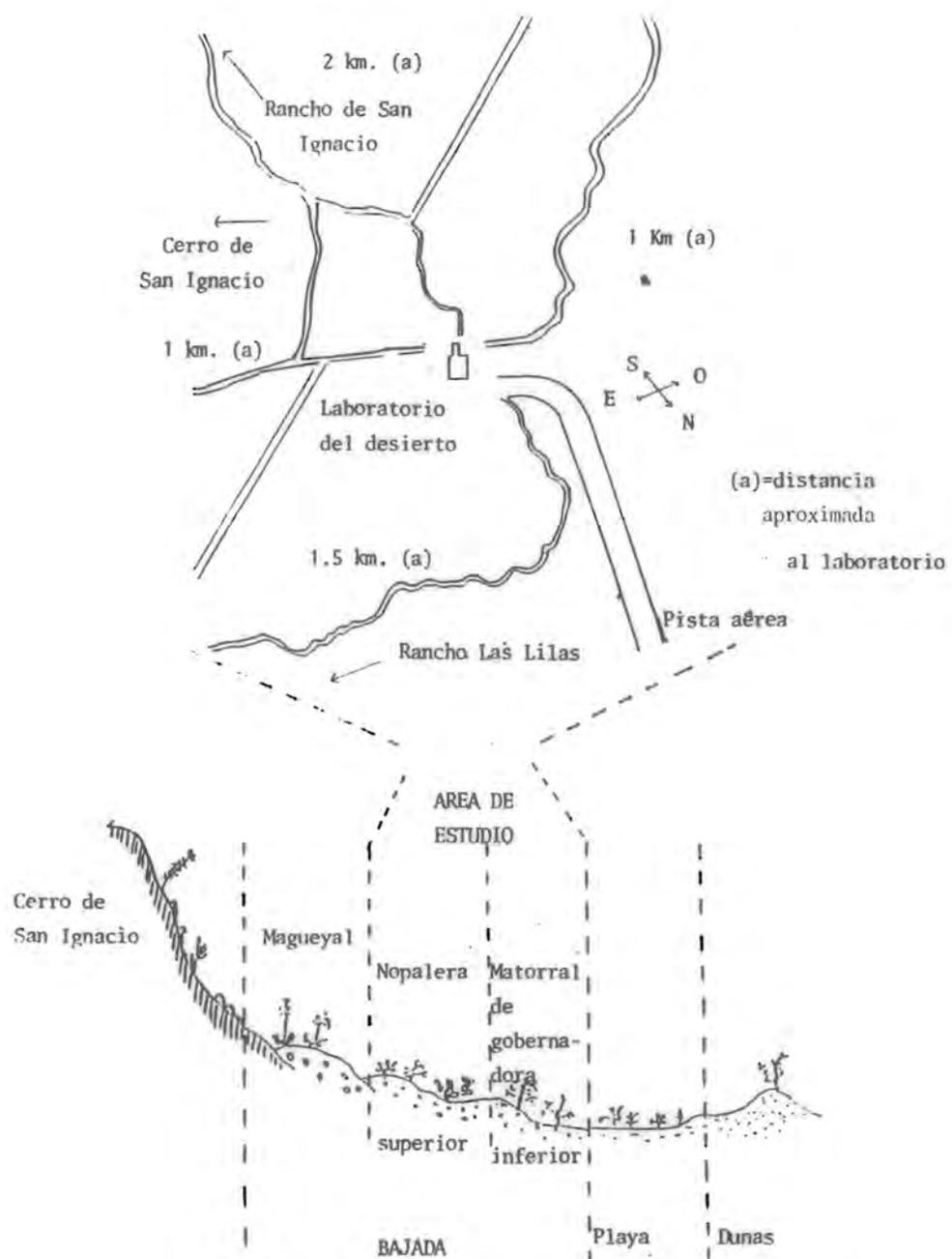


Figura 3 Ubicación del área de estudio en la reserva. El diagrama superior fue modificado de un mapa no publicado de A. Garza y el inferior de Grenot y Serrano (1981).

MATERIAL Y METODOS

El presente estudio comprendió a las parejas de C.
brunneicapillus que se localizaron alrededor del Laboratorio del
desierto de la reserva, en un radio máximo de 1.5 km, durante el
período de mayo a agosto de 1988.

5.1 NIDIFICACION

En los meses anteriores, se inspeccionó diariamente el área,
para localizar nidos de chora con huevos o jóvenes. Para tener un
control de los nidos que se localizaban, se colocaba una cinta de
tela o plástico numerada en la planta en la cual se construyó el
nido. Asimismo, estos nidos eran revisados diariamente para
registrar los diferentes eventos asociados con el desarrollo de
los huevos o jóvenes (fechas de depredación, eclosión, abandono
del nido entre otros).

De forma relacionada se asumieron los siguientes criterios
al realizar las revisiones: 1) cuando no eclosionó un huevo o
huevos se atribuyó a dos probables causas; la no viabilidad del
huevo o desarrollo defectuoso del embrión, 2) si al revisar el
nido, el número de jóvenes disminuyó en una unidad, se atribuyó
el fracaso a inanición o enfermedad, 3) se consideró a la
depredación como causa del fracaso en la nidificación, si al
revisar el nido hubieran desaparecido todos los huevos o jóvenes
en el nido. Para el análisis se consideró que un nido tuvo éxito
cuando: 1) al menos uno de los huevos terminó la etapa de
incubación, ó 2) de los jóvenes en el nido, al menos uno terminó
su desarrollo y abandonó el nido, designando a este joven como

volantón ("fledging").

Para evaluar aspectos del éxito reproductivo y la morfología de la planta en la cual nidifica, cardenche Opuntia imbricata, se estimó la altura y cobertura de esta fanerofita, en las cuales se encontró un nido con huevos o jóvenes. Por la distribución de los datos obtenidos, en el análisis se decidió agrupar los datos de la altura y el diámetro del cardenche en dos categorías: a) menor o igual a 2 m y b) mayor de 2 m. Asimismo, a cada cardenche se le ubicó en alguna de las siguientes categorías, basada en el tipo de ramificación que presentó: 1) pobre, 2) regular y 3) abundante. Los anteriores datos fueron relacionados con el éxito o fracaso del nido.

5.2 FORRAJEO

5.2.1 Observaciones.

Previó al comienzo de éstas, se colocaba una red ornitológica a la entrada del nido, para capturar cuando menos a un miembro de la pareja. Para cada individuo capturado se determinaba el sexo y se marcaba con anillos de plástico de distinto color. De ésta forma se diferenció al macho de la hembra en las observaciones y además, se logró un control de las parejas durante la estación de crianza. Asimismo, se colocaban marcas de tela a las distancias de 20, 40, 60, 80 y 100 m en las direcciones N, S, E, O, tomando como punto de origen el nido con el propósito de ubicar la distancia y dirección a la que viajó el pájaro (Marr 1981, Garza 1988). Las observaciones se realizaban a

] de com?

una distancia de 20 a 30 m del nido sobre una escalera portátil con ayuda de binoculares (7x50), telescopio (30x60x90), micrograbadora y cronómetro electrónico. Los datos que se registraron fueron:

- a) Tiempo, distancia y dirección de llegada.
- b) Sexo del adulto que entregó alimento.
- c) Tamaño y tipo de presa entregada.
- d) Tiempo, distancia y dirección de salida.

Cada observación tuvo la duración de una hora, comprendiendo los siguientes horarios: 6:00-7:00, 7:00-8:00, 8:00-9:00, 17:30-18:30, 18:30-19:30 que son los periodos de mayor entrega de alimento (Marr 1981).

5.2.2 Estimación del recurso alimentario.

Para tener un patrón de referencia de las presas disponibles en el ambiente se utilizó el método de "strip census" o censos (Brower y Zar 1984); se asignaron al azar 10 transectos de 20 m dentro del territorio de la pareja en observación, contando los insectos observados durante el recorrido a una distancia de 1 m a cada lado de la línea del censo, efectuándose estos cada 3 o 4 días (Garza 1988).

5.2.3 Vegetación.

En los mismos 10 transectos se ubicaron 10 líneas de Canfield de 20 m (Brower y Zar 1984) para determinar la cobertura de la vegetación del sitio de nidificación. En algunas ocasiones el nido fue construido muy cerca de otro e incluso en el mismo

cardenche aunque en épocas distintas. Se asumió que en las ocasiones en que los nidos estuvieran contruidos a una distancia menor de 10 m la cobertura vegetal sería muy similar, es decir, que aunque se midió la cobertura en 17 nidos, la información correspondió a 22 nidos.

5.2.4 Análisis bromatológico.

Para tener una estimación del contenido de nutrientes de las presas que forman la dieta de las crías de C. brunneicapillus se capturaron diversos insectos durante la estación de crianza. Por razones del peso mínimo requerido para la muestra del análisis (20 g), únicamente se realizó para tres taxa: Homóptera (Cicadidae), Ortóptera (Acridoidea) y Díptera (Asilidae). El método bromatológico que se utilizó fue el método Químico Proximal (los beneficios y desventajas de esta técnica son discutidos por Nagy y Haufler 1987). y lo efectuó el Laboratorio de Análisis Químicos para Alimentos de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM.

5.3 METODOS ESTADISTICOS

5.3.1 Frecuencias.

Para analizarlas se prefirió utilizar la prueba de G (Sokal y Rohlf 1981); en algunos de los análisis, por ejemplo en las frecuencias de entrega, las frecuencias eran menores de 5 en más del 20% de las casillas, haciendo dudoso el resultado de una prueba de χ^2 (Siegel 1972). Por otra parte, un análisis de frecuencias considerando tres factores es más sencillo de

realizar con la prueba de G y es igual de poderoso que la prueba de χ^2 (Sokal y Rohlf 1981).

5.3.2 Vegetación.

Los datos de cobertura obtenidos por las líneas de Canfield, se analizaron por medio del índice de disimilitud de Bray y Curtis (1957), y el método de clasificación UPMGA ("unweighted pair group arithmetic averaging"), del cual se generó un dendograma. Gauch (1982) considera que para facilitar la interpretación de los datos no se incluyan la totalidad de las especies, aunque no indica un criterio a seguir. En este estudio se excluyeron aquellas especies vegetales con bajas coberturas en relación al conjunto total y si se presentaban la especie en menos de 2 de los territorios analizados. Por lo anterior se generó un segundo dendograma siguiendo el mismo método; las plantas incluidas en este análisis se indican en el apéndice. Para los cálculos se utilizó el programa PATN (Belbin 1987).

5.3.3 Abundancia de presas.

Los datos obtenidos fueron extrapolados a 100 m² (una hectárea) y se agruparon por mes. Para evitar las suposiciones de normalidad acerca de los datos se utilizaron pruebas no paramétricas. Sin embargo, el promedio y otras medidas de dispersión (desviación estándar y error estándar) se indican para apreciar la dirección y las diferencias, si existen entre dos grupos. Para cada taxón inicialmente se analizó si existían diferencias significativas entre la abundancia de los cuatro

meses (Prueba de Kruskal-Wallis). Si resultó significativa, se compararon los cuatro meses entre sí por medio de la prueba U de Mann-Whitney.

5.3.4 Elección de la presa.

A cada uno de los ejemplares utilizados en el análisis bromatológico, previamente se les cuantificó su longitud y peso. Con base en estos datos, para cada taxón se realizó una regresión lineal de acuerdo a la ecuación:

$$(1) \quad \text{PESO} = B_0 * (\text{LONGITUD})^{B_1}$$

$$(2) \quad \text{LOG (PESO)} = \text{LOG } B_0 + B (\text{LOG LONGITUD})$$

B_0 = ordenada al origen

B_1 = pendiente

Esta ecuación es reportada por Rogers et al. (1977) como la función que mejor describe la relación longitud-peso en los individuos adultos de los taxa Homoptera, Ortoptera y Díptera. Las pendientes de las tres líneas de regresión fueron comparadas mediante la primera parte de un análisis de covarianza (ANCOVA) y que posteriormente se analizaron por la prueba de Tukey-Kramer (Sokal y Rohlf 1981).

5.3.5 Variación del forrajeo durante la estación de crianza.

Para evaluar las estrategias de forrajeo, se consideraron cuatro variables agrupadas por mes: 1) distancia de viaje, 2) tiempo de forrajeo, 3) tamaño de presa entregado y, 4)

frecuencia de entrega por hora. El análisis comprendió la información de los territorios de los nidos con tres jóvenes que tuvieron un índice de disimilitud menor o igual a 0.5 de acuerdo con el análisis de vegetación ya indicado.

Para aceptar la suposición de independencia, se aplicó una prueba de ciclos "up and down" (Sokal y Rohlf 1981) a los datos de tiempo de forrajeo ($z=0.7$; $P>0.5$), a los de distancia de viaje ($z=1.1$; $P>0.3$) y también al tamaño de presa ($z=1.4$; $P>0.2$) de la cual se aceptó la suposición de independencia en las tres variables. Con respecto a la cuarta (la frecuencia), para cada observación se utilizó el criterio de no realizar observaciones continuas en un mismo nido (por ejemplo, dos horas seguidas) lo cual garantiza que la frecuencia de cada hora fuera independiente de la otra.

La segunda suposición que se analizó fue la de normalidad; la distribución de los datos de distancia de viaje fue normal, sin embargo los datos de tiempo de forrajeo y del tamaño de presa entregada presentaron una distribución asimétrica, por lo que los datos se transformaron mediante el logaritmo decimal, ajustándose así a una distribución cercana a la normal. La homogeneidad de varianzas fue verificada por medio de la prueba de Bartlett's (Sokal y Rohlf 1981); mientras que para la distancia ($\chi^2=1.5$; $P>0.5$), y el tiempo de forrajeo ($\chi^2=6.2$; $P>0.1$) no resultó significativa, para el tamaño de presa resultó significativa ($\chi^2=25.8$; $P<0.001$). De lo cual, se decidió utilizar pruebas paramétricas para la distancia y el tiempo de forrajeo; ésta

última variable con los valores transformados por la función logarítmica. Para el tamaño de presa, al no cumplirse la condición de homogeneidad de varianzas, se emplearon pruebas no paramétricas. En relación a los datos de frecuencia de entrega se les sumo 0.5 para poder incluir las ocasiones en que no se registró algún viaje y se extrajo la raíz cuadrada, para aproximarlos a una distribución normal y que las varianzas fueran homogéneas ($\chi^2=7.15$; $P>0.05$); transformación que se utiliza con datos de frecuencia para poder aplicar pruebas paramétricas (Sokal y Rohlf 1981).

Las pruebas paramétricas que se utilizó fue el análisis de varianza (ANOVA) de una vía con tamaño de muestra desigual, el análisis posterior fue con la prueba de Tukey-Kramer. Las pruebas no paramétricas que se utilizaron fueron la de Kruskal-Wallis y la prueba U de Mann-Whitney.

5.3.6 Diferencias entre el forrajeo del macho y la hembra.

Los datos considerados provienen de los nidos incluidos en el anterior apartado. Se realizó un análisis del número de presas entregadas (sin considerar el lapso de una hora, sino en todo el mes) con base en tres factores: 1) el sexo, 2) el tamaño de presa y, 3) el mes. El tamaño de presa fue clasificado en 4 categorías; menor de 1.5 cm, 1.6-2.0 cm, 2.1-2.5 cm y mayor de 2.6 cm. La razón de esta clasificación radicó en que al observar la distribución de los datos, éstos se acumularon en el intervalo de 1.5 a 2.5 cm y además, para tener un mayor número de grados de libertad en el análisis. Se utilizó la prueba de G, por las razones citadas en el apartado de las frecuencias.

5.3.7 Edad de los jóvenes en el nido y el tamaño de presa entregada.

En esta sección se consideraron dos variables: 1) el tamaño de presa y 2) la frecuencia de viajes por hora. A diferencia del análisis planteado en la sección 5.3.5, se consideraron dos factores: a) el sexo y b) la edad de los jóvenes en el nido. Este último factor se clasificó en tres niveles; de cero a seis días, primer período; de siete a 14 días segundo período y más 15 días, tercer período. La anterior clasificación fue la que indicó Garza (1988), con base en la descripciones de Anderson y Anderson (1973).

Las pruebas que se utilizaron para las dos variables fue un ANOVA bifactorial de tamaño de muestra desigual y la de Tukey-Kramer. Shavelson (1988) indicó que para un ANOVA bifactorial las desviaciones de la distribución normal no afectan la significancia de la prueba, pero la violación a la suposición de homogeneidad de varianzas si es un elemento que afecta la sensibilidad de la prueba cuando los tamaños de muestra son desiguales. Por lo anterior, a los datos de tamaños de presa y de frecuencia se les extrajo la raíz cuadrada (a los datos de frecuencia previamente se les sumó 0.5). Por este procedimiento, se aceptó la suposición de homogeneidad de varianzas al no ser significativa la prueba de Bartlett's que se aplicó al tamaño de presa ($\chi^2 = 7.5$; $P > 0.1$) y para la frecuencia de viaje ($\chi^2 = 3.9$; $P > 0.5$). En este análisis únicamente se consideraron los datos de julio y agosto. Por razones de claridad en el texto, el motivo de esta decisión es comentado en los resultados.

RESULTADOS

6.1 NIDIFICACION

6.1.1 Exito reproductivo.

Se localizaron 57 nidos con un total de 176 huevos, 103 jóvenes y 64 volantones. De los 57 nidos, 33 tuvieron éxito en la etapa de incubación y 21 en la etapa de crianza. No se encontró una diferencia significativa en el éxito de nidos con huevos y los nidos con jóvenes ($G=1.5$; $P>0.2$). Asimismo, se encontró que ~~no~~ tuvieron éxito 73 huevos y 39 jóvenes; de éstos el 63% y el 66% respectivamente fueron debidos a la depredación; ésta aparentemente afectó de igual manera a los huevos y jóvenes, ya que no se encontró una diferencia significativa ($G=0.04$; $P>0.7$).

6.1.2 Estructura de la planta.

56 de los 57 nidos fueron construidos sobre cardenches (Opuntia imbricata); aunque se localizaron nidos sobre otras especies vegetales, como Opuntia rastrera y Yucca sp., éstos nunca presentaron huevos o jóvenes. En el cuadro 1 se muestran aquellos nidos que tuvieron volantones o que fueron depredados, en relación al diámetro y a la altura del cardenche en el cual se construyó el nido. Se encontró que existió una proporción mayor de depredación en aquellos nidos que se construyeron en cardenches con un diámetro menor o igual a 2 m ($G=85.9$; $P<0.001$). En cambio, no se encontró una mayor o menor depredación en los nidos en relación a la altura de los cardenches de acuerdo con las dos categorías propuestas ($G=0.08$; $P>0.7$). Lo anterior

dirigió el análisis a la relación entre el diámetro y el tipo de ramificación del cardenche; se encontró que los cardenches con ramificación abundante estuvieron frecuentemente asociados a cardenches con diámetro mayor de 2 m ($G=6.06$; $P<0.05$, Cuadro 2).

6.1.3 Tamaño de puesta.

El cuadro 3 muestra que la puesta de tres (35%) y cuatro (50%) huevos fueron las que aportaron más huevos durante la estación. Asimismo, fueron las que más volantones produjeron; la puesta de tres huevos con el 47% y la de cuatro con el 45%. En la puesta de tres y cuatro huevos fracasaron 21 y 33 huevos; de ellos en 18 y 24 se atribuyó como causa probable del fracaso a la depredación. Los tres y nueve restantes a la no viabilidad del huevo o aún desarrollo defectuoso del embrión. No se encontró una diferencia significativa entre las puestas tres y cuatro, en la proporción de huevos que fracasaron por no viabilidad o desarrollo defectuoso del embrión. ($G=1.4$; $P>0.1$). Al considerar las nidadas con base en el número de jóvenes por nido, se observó que la nidada con tres jóvenes constituyó el 58% y la de cuatro el 31%. En relación al número de huevos en cada puesta, se obtuvo que la de tres huevos produjo un mayor número de volantones (48%), que la puesta de cuatro huevos (33%); sin embargo, esta diferencia no fue significativa ($G=1.4$; $P>0.3$).

Durante junio y julio se registró el mayor número de nidos con huevos (Cuadro 4), estos meses fueron los que presentaron los valores más altos de precipitación en el año (39.8 y 99.8 mm). La diferencia está en concordancia con las frecuencias registradas

Cuadro 1 Número de nidos que tuvieron volantones (éxito) o que fueron depredados, con relación al diámetro y la altura del cardenche en el cual el pájaro construyó el nido.

	MENOR O IGUAL A 2 m.	MAYOR DE 2 m.
	diámetro	
EXITO	6	13
DEPREDADO	16	8
EXITO	15	5
DEPREDADO	17	7

Cuadro 2 Número de nidos localizados en función del diámetro y el tipo de ramificación del cardenche.

RAMIFICACION	D I A M E T R O	
	Menor o igual a 2 m.	Mayor de 2 m.
Pobre	7	9
Regular	6	15
Abundante	11	5

Cuadro 3 Número de nidos, huevos, jóvenes y volantones para cada tamaño de puesta, de Campylorhynchus brunneicapillus.

	TAMAÑO DE PUESTA					TOTAL
	1	2	3	4	5	
NIDOS	6	7	21	22	1	57
HUEVOS	6	14	63	88	5	176
JOVENES	0	1	42	55	5	103
VOLANTONES	0	1	30	29	4	64

Cuadro 4 Número de nidos que se localizaron en cada mes para tamaño de puesta o número de jóvenes por nido; el dato a la izquierda de la diagonal muestra la frecuencia de nidos con huevos, y el que está a la derecha la frecuencia de nidos con jóvenes.

Número de huevos o jóvenes en el nido

M E S	Número de huevos o jóvenes en el nido					TOTAL
	1	2	3	4	5	
Abril	0/0	0/0	3/0	0/0	0/0	3/0
Mayo	1/0	2/1	4/4	1/1	0/0	8/6
Junio	3/0	3/0	8/4	6/1	1/0	21/5
Julio	2/1	2/0	5/6	12/2	0/1	21/10
Agosto	0/1	0/1	1/7	3/6	0/0	3/15
	6/2	7/2	21/21	22/10	1/1	57/36

del tamaño de puesta; en junio la puesta más frecuente corresponde a la nidada de tres huevos (38%) y en julio a la puesta con cuatro huevos (58%). De igual manera el cuadro 4 muestra el número de nidos con jóvenes para cada mes, cabe aclarar que se incluyeron en cada mes aquellos nidos con jóvenes con un mínimo de siete días de alimentación y que por tal criterio en ocasiones un nido fue registrado en dos meses. Agosto fue el mes que registró el mayor número de nidos con jóvenes así como las frecuencias máximas para las nidadas de tres y cuatro jóvenes.

6.2 ALIMENTACION

6.2.1 Abundancia de las presas.

La figura 4 muestra las abundancias relativas de los principales taxa registrados en los censos. El análisis estadístico se muestra en el cuadro 5. De lo anterior, se observó que las mayores abundancias se registraron en mayo y junio, las cuales fueron causadas por las altas densidades de dípteros y homópteros; la máxima densidad de dípteros se registró en mayo y la de los homópteros en junio. Las poblaciones de ortópteros mostraron un incremento conforme avanzó la estación, teniendo las máximas densidades en julio y agosto. Las poblaciones de lepidópteros mostraron un decremento notable en junio, aunque en el resto de la estación la abundancia fue relativamente constante.

6.2.2 Composición de la dieta

El cuadro 6 muestra las frecuencias de entrega de presas agrupadas en forma mensual. Los ortópteros (42.86%), homópteros (18.37%), lepidópteros (10.20%) y dípteros (8.16%) fueron las presas que formaron principalmente la dieta. En el último renglón del cuadro 6, se agrupan los taxa que tuvieron un valor del 5% o menos, al considerar la dieta en toda la estación de crianza. Para estimar la importancia de éstas presas, se dividió el cuadro 6 en dos categorías: 1) comunes (que incluye a ortópteros, homópteros, lepidópteros y dípteros) y ocasionales (los taxa no incluidos en la anterior categoría). De lo anterior, se determinó que existió una asociación en la frecuencia de entrega de presas ocasionales y los meses de la estación de crianza ($G=19.1$; $P<0.001$), siendo julio y agosto los meses en que fueron entregadas con mayor frecuencia las presas ocasionales, estando quizá relacionado con las precipitaciones que ocurrieron en estos dos meses.

Por otra parte, se encontró que los incrementos en las poblaciones de insectos en general se reflejaron en cambios en la composición de la dieta, mostrando para algunos taxa una dependencia de los meses con una mayor o menor frecuencia de entrega. Inicialmente se analizó si existió una dependencia entre el mes y el número de presas de un taxón específico que entregaba en una hora. Para el orden Ortóptera ($G=19.22$; $P<0.003$) y Lepidóptera ($G=6.9$; $P<0.03$) se estableció esta asociación, no así para el orden Homóptera ($G=3.1$; $P>0.5$) y Díptera ($G=2.3$; $P>0.68$). En los órdenes Lepidóptera y Díptera fue excluido del análisis

las frecuencias de entrega de junio por las bajas densidades y frecuencias de entrega así como en el orden Homóptera no fue considerado agosto por razones similares. De los resultados destaca que en junio la frecuencia de entrega de más de dos ortópteros fue escasa (16%), sin que haya existido una disminución en la población de ortópteros con respecto al mes anterior y por otra parte, que aunque existió una gran abundancia de homópteros en junio, esto no se reflejó en una mayor frecuencia de entrega. Asimismo, en agosto la frecuencia de entrega de un lepidóptero fue más común (76%) siendo que en julio la frecuencia de entrega de uno ó dos lepidópteros fue similar y la densidad de lepidópteros fue similar en julio y agosto (Cuadro 7).

6.2.3 Elección de la presa.

El cuadro 8 muestra los parámetros estimados de la regresión lineal para los taxa Homóptera (Cicadidae), Ortóptera (Acridoidea) y Díptera (Asilidae); la comparación de las proporciones de incremento en peso en relación con la longitud (pendiente) entre los taxa se muestra en el cuadro 9. Este análisis indica que los homópteros presentan una razón de crecimiento mayor que los ortópteros y los dípteros, siendo la diferencia entre éstos dos últimos grupos no significativa. Esto se evidencia en la figura 5; en ella se muestran las tres líneas de regresión calculadas con base en los parámetros estimados (Cuadro 8). De lo cual, tomando en cuenta el intervalo real de longitud de los tres taxa, y de una forma teórica, suponiendo que

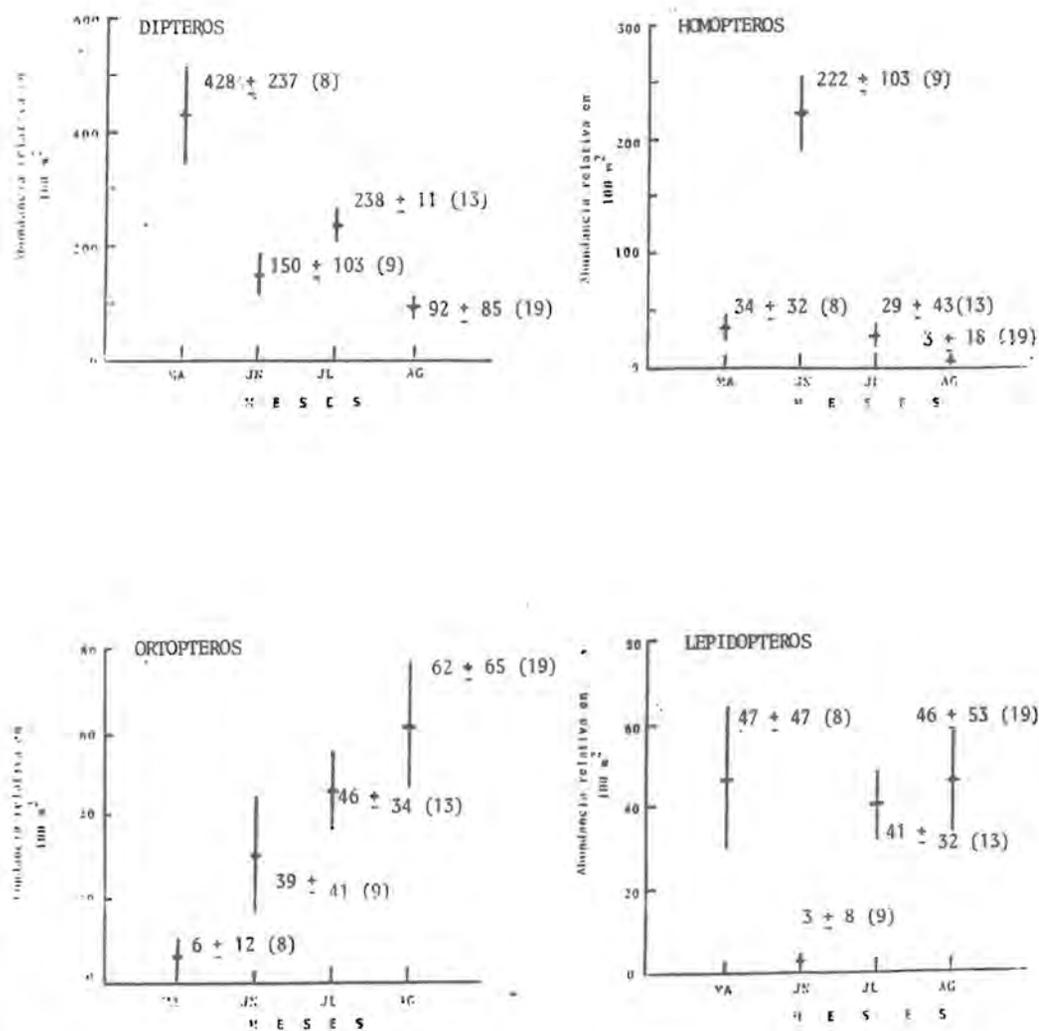


Figura 4 Abundancia relativa de los principales órdenes de insectos incluidos en la dieta. Las barras indican el error estandar y el promedio. Los valores a la derecha: $\bar{x} \pm D.S.$ (tamaño de muestra).

Cuadro 5 Análisis estadístico de la fluctuación de la densidad relativa durante la estación de crianza, en cada uno de los órdenes de insectos que constituyen parte importante de la dieta de Campylorhynchus brunneicapillus.

	O R D E N			
	Ortoptera	Homoptera	Lepidoptera	Diptera
Prueba de Kruskal-Wallis	*** H=9.3	*** H=59.1	*** H=13.9	*** H=25.6

Mayo-Junio(a)	NS	z=3.4***	z=2.6**	z=2.8*
Mayo-Julio(a)	z=2.2*	NS	NS	z=2.1*
Mayo-Agosto(a)	z=2.5**	z=2.4**	NS	z=3.8***
Junio-Julio(a)	NS	z=3.8***	z=3.0**	NS
Junio-Agosto(a)	NS	z=4.5***	z=2.8**	NS
Julio-Agosto(a)	NS	NS	NS	z=23.9***

a = Prueba U de Mann-Whitney			***= P<0.001	
* = P<0.05			NS= no significativa	
**= P<0.01				

Cuadro 6 Frecuencia de las presas que formaron la dieta de los jóvenes en cada mes, a nivel de orden.

O R D E N	M E S E S			
	Ma y o	J u n i o	J u l i o	A g o s t o
Ortoptera	60	30	106	138
Homoptera	57	61	23	2
Lepidoptera	13	4	44	21
Diptera	11	2	38	15
Otros taxa	15	19	64	59

Cuadro 7 Frecuencia de entrega por hora, de los principales taxa que formaron la dieta.

M E S

		Mayo		Junio		Julio		Agosto	
TAXA		O	H	O	H	O	H	O	H
Frecuencia de entrega	1	15	10	18	6	22	9	21	2
	2	11	8	1	8	16	8	16	0
	+3	6	8	3	10	14	6	25	0

O= Ortoptera

H=Homoptera

M E S

		Mayo		Junio		Julio		Agosto	
TAXA		L	D	L	D	L	D	L	D
Frecuencia de entrega	1	3	5	4	2	10	6	15	2
	+2	7	5	0	0	15	11	4	2

L= Lepidoptera

D=Diptera

Cuadro 8 Parámetros estimados de la regresión lineal.

Taxa	n	Intervalo de longitud (mm)	$B_0 \pm$ D.S.	$B_1 \pm$ D.S.	r
Diptera (Asilidae)	64	10-37	-2.58 ± 0.18	2.55 ± 0.13	0.93
Hemiptera (Cicadidae)	37	19-30	-3.89 ± 0.30	3.88 ± 0.22	0.94
Orthoptera (Acridoidea)	61	12-42	-2.53 ± 0.23	2.79 ± 0.16	0.91

n= número de datos

B_0 = Ordenada al origen

B_1 = Pendiente

\pm D.S.=Desviación estandar

r=coeficiente de correlación

Cuadro 9 Comparación de las pendientes de las líneas de regresión.
 En la parte superior se ubica la tabla de F, en la inferior la comparación posterior por la prueba de Tukey-Kramer.

Fuente de variación	G.L.	S.C.	C.M.	F
Entre las pendientes	2	0.2064	0.1032	22.9 ^{***}
Promedio ponderado de las desviaciones respecto a la regresión.	36	0.4100	0.1206	

	Homoptera	Diptera	Ortoptera
Homoptera		1.0(a)	0.8(a)
Diptera	1.3(b) ^{**}		0.6(a)
Ortoptera	1.0(b) [*]	0.2(b) ^{NS}	

a = mínima diferencia significativa de las pendientes de los taxa considerados.

b = diferencia de las pendientes de los taxa considerados.

* = $P < 0.05$

*** = $P < 0.001$

** = $P < 0.01$

NS = no significativa

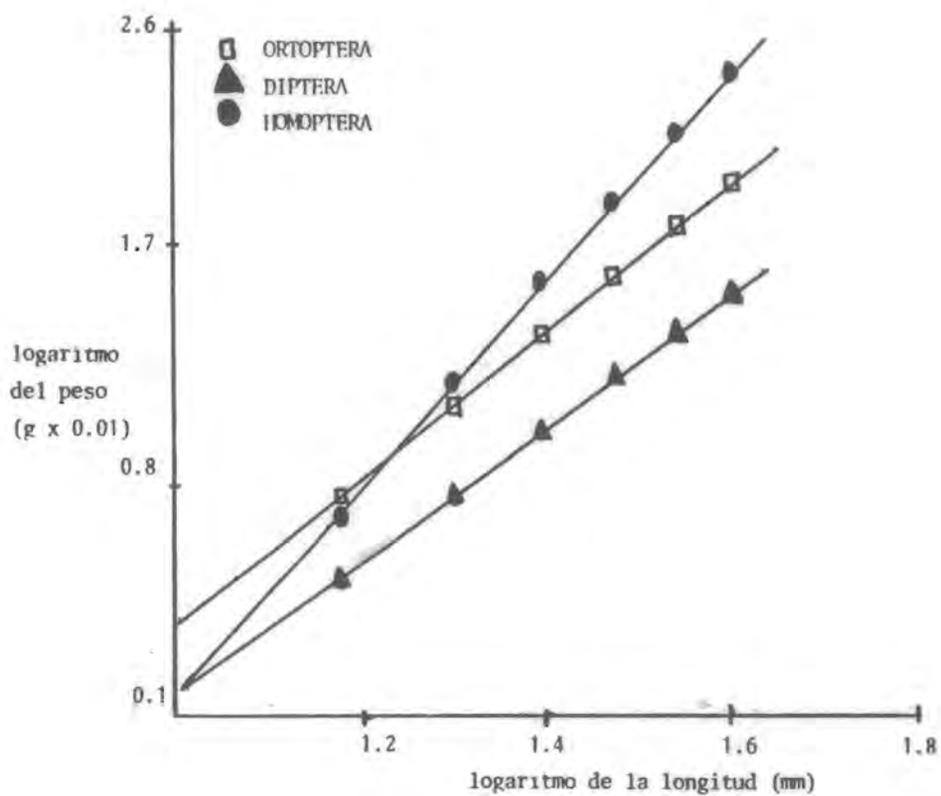


Figura 5 Líneas de regresión de la relación peso-longitud para los taxa Ortóptera, Díptera y Homóptera.

si la preferencia de una presa estuviera basada únicamente en el criterio de la longitud y el peso que aporta, el criterio para individuos de una misma longitud sería Homóptera > Ortóptera > Díptera en un intervalo de longitud de 20 mm a 30 mm aproximadamente; esta preferencia se esperaría que fuera más marcada en el límite superior de este intervalo. Para longitudes menores de 20 mm y mayores de 30 mm los ortópteros serían preferidos a los dípteros.

6.2.4 Aporte de nutrientes y energía.

Los resultados del análisis bromatológico se muestran en el cuadro 10. Estos indican que los homópteros (cigarras) contienen un mayor porcentaje de ácidos grasos, carbohidratos y almidones así como una mayor fracción no digerible. Por otra parte, aunque es cierto que los homópteros tienen un menor porcentaje de proteínas y sales minerales con respecto a los ortópteros y dípteros, los homópteros por individuo, contienen una mayor proporción de peso que compensa el menor porcentaje de proteína o sales minerales. De lo cual se deduce que una cicada, con base en su contenido nutricional, es más redituable que un acrídido y que un asílido.

6.3 FORRAJEO

6.3.1 Vegetación

Se identificó un total de 58 especies vegetales (Apéndice) en 22 territorios de los que por su cobertura destaca Larrea tridentata (35.6%), Opuntia rastrera (14.1%) y Jatropha dioca

(11.8%) teniendo el resto de las especies vegetales una cobertura menor al 5%. La figura 6 muestra los dos dendogramas que se obtuvieron del análisis de conglomerados; uno considera 58 especies y el otro 28. Ambos dendogramas son muy similares y de hecho, aportan la misma información; en ambos a partir de un índice de disimilitud menor a 0.5 se agrupan 17 de los 22 territorios de nidificación analizados. De éstos 17 territorios, se utilizaron los datos de aquellos que hubieran tenido tres jóvenes en el nido para los análisis de forrajeo.

6.3.2 Variación del forrajeo durante la estación de crianza

Del análisis de la estimación del recurso alimentario se observó una variación en el tipo y densidad de presas disponibles para las crías de C. brunneicapillus durante los meses de la estación de crianza. Esto se vio reflejado en las diferencias significativas encontradas en el análisis de varianza de la distancia del viaje ($F=9.7$; $P<0.001$ $gl=3,687$), el tiempo de forrajeo ($F=8.0$; $P<0.001$ $gl=3,912$) y la frecuencia de entrega ($F=21.3$; $P<0.001$ $gl=3,148$). Un resultado similar se encontró para la prueba de Kruskal-Wallis que se aplicó al tamaño de presa ($H=79.8$; $P<0.001$ $n=628$).

Del análisis estadístico posterior de cada una de las variables se encontró que: 1) junio fue el mes en que el promedio de la distancia viajada fue mayor significativamente (57 m); no existieron diferencias significativas entre los demás meses (Figura 7); 2) para el tiempo de forrajeo se observó que el tiempo promedio empleado fue significativamente menor en agosto

que en cualquier otro mes (5.72 min) y las diferencias del tiempo de forrajeo entre el resto de los meses fueron no significativas (Figura 8); 3) la frecuencia de viajes por hora fue significativamente menor durante junio (4.0), con respecto al mes de agosto que fueron mayores (7.8), siendo la única diferencia significativa (Figura 9); 4) para el tamaño de presa entregado se encontró una gran heterogeneidad entre los meses siendo julio y agosto los únicos meses en que no existieron diferencias significativas; aunque las pruebas aplicadas fueron no paramétricas es importante señalar que los promedios de presas entregados fueron mayores al inicio de la estación (Figura 10).

6.3.3 Diferencias entre el forrajeo del macho y la hembra.

El cuadro 11 muestra las frecuencias de los tamaños de presa que entregaron el macho y la hembra en cada mes, así como los resultados del análisis trifactorial de frecuencias, que se efectuó con la prueba de G. Este indicó que los tres factores considerados están asociados entre sí; también señaló que durante mayo, julio y agosto el macho tuvo significativamente una mayor frecuencia de entrega (59%) que la hembra (41%), aunque en junio la frecuencia de entrega fue menor para el macho (48%) con respecto a la hembra (52%). No se encontró una preferencia significativa por un tamaño de presa por parte del macho o la hembra, aunque el tamaño de presa estuvo asociado a la ubicación en el tiempo; en mayo y junio el tamaño de presa que entregaron el macho y la hembra fue preferencialmente mayor de 2.0 cm (73%), mientras que en julio y agosto no se mostró una preferencia por presas menores de 2.1 cm (53%) o mayores de 2.0 cm (47%). No se

Quadro 10 Resultados del análisis bromatológico en porcentaje de materia seca; la determinación de los carbohidratos y almidones no se indica debido a errores del método.

T A X A

	Homoptera (Cicadidae)	Orthoptera (Acridoidea)	Diptera (Asilidae)
Proteina(%)	62.22	67.10	66.71
Acidos grasos(%)	17.17	13.38	16.20
Carbohidratos y almidones(%)	5.08	1.81	----
Minerales(%)	3.61	5.24	6.84
Proporción no digerible	11.92	12.47	15.83



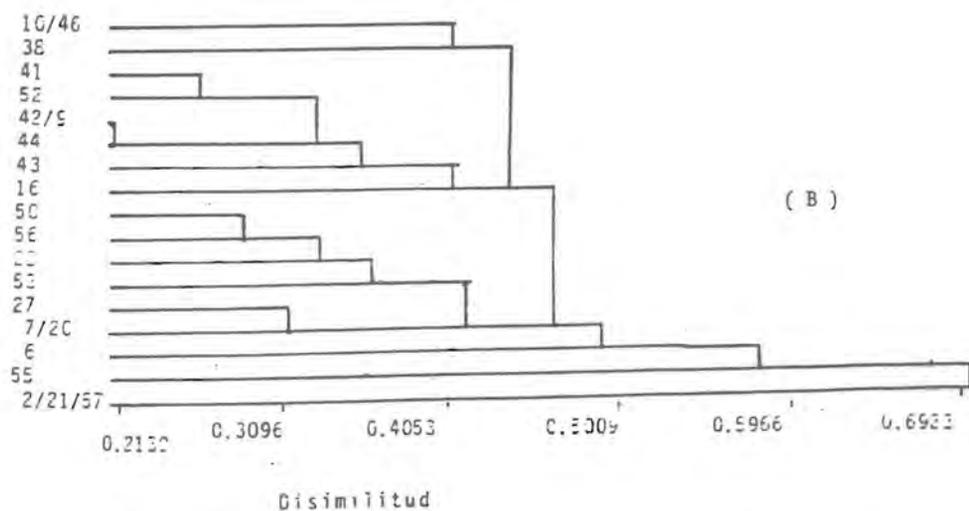
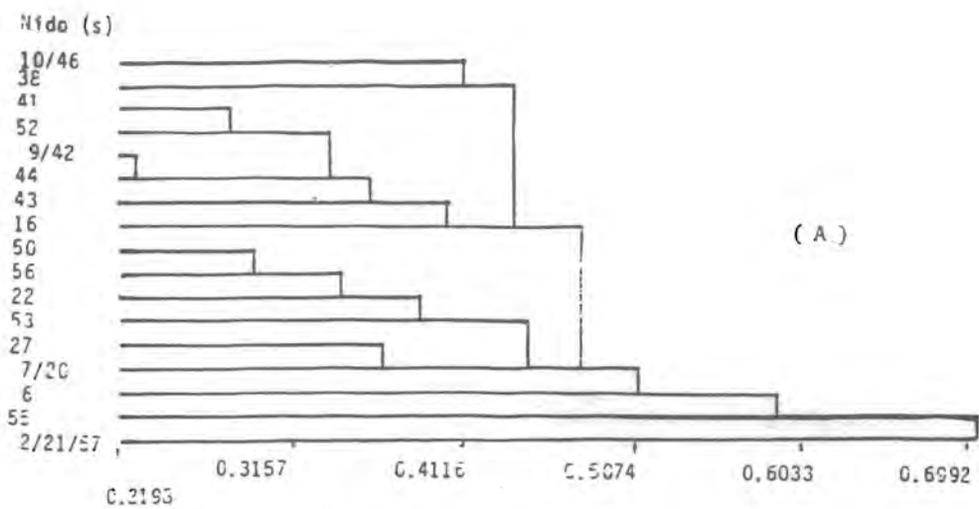
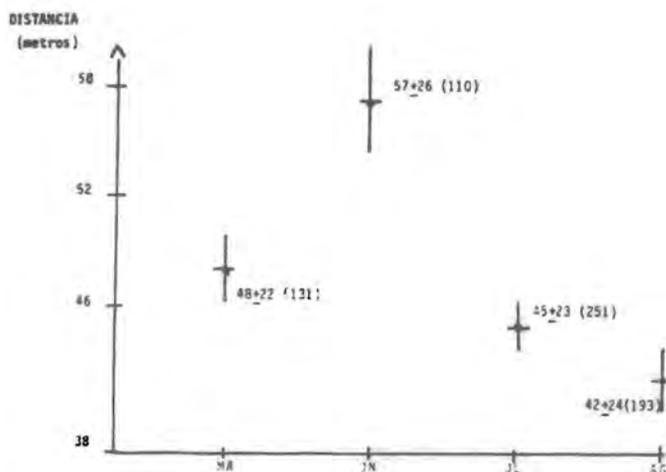


Figura 6 Dendogramas del análisis de conglomerados con 58 especies (A) y 28 especies (B). Los nidos separados por una diagonal corresponden a territorios de nidos muy cercanos.



	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO
MAYO		7.9(a)	6.6(a)	6.5(a)
JUNIO	9.1(b)		9.1(a)	8.8(a)
JULIO	2.8(b) NS	12.0(b) **		5.8(a)
AGOSTO	5.7(b) NS	14.8(b) **	2.8(b) NS	

a= mínima diferencia significativa de los meses comparados.

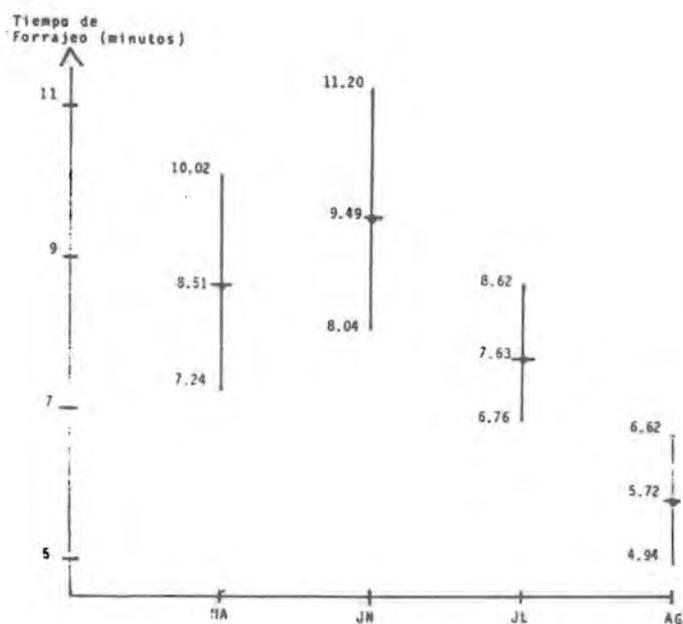
b= diferencia de los promedios de la pareja de mes analizada.

*= $P < 0.05$

**= $P < 0.01$

NS= no significativa

Figura 7 Distancia de cada viaje por mes; las barras indican el error estandar y la media. Los valores señalan $\bar{x} \pm D.S.$ (tamaño de muestra). En la parte inferior se muestran los resultados de la prueba de Tukey-kramer.



	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO
MAYO		0.14(a)	0.12(a)	0.15(a)
JUNIO	0.05(b) NS		0.13(a)	0.16(a)
JULIO	0.05(b) NS	0.09(b) NS		0.10(a)
AGOSTO	0.17(b) **	0.21(b) **	0.12(b) •	

a= mínima diferencia significativa de los meses comparados.

b= diferencia de los promedios de la pareja de mes analizada

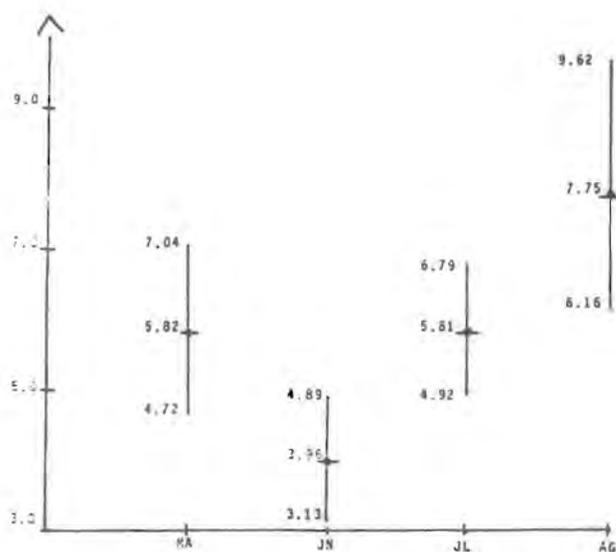
*= $P < 0.05$

**= $P < 0.01$

NS= no significativa

Figura 8 Tiempo de forrajeo en cada viaje por mes; al haber sido transformados los datos por el logaritmo decimal, se indican los límites de confianza al 95%. En la parte inferior se muestran los resultados de la prueba de Tukey-kramer.

Frecuencia
de viajes



	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO
MAYO		0.51(a)	0.66(a)	0.46(a)
JUNIO	0.42(b)		0.44(a)	0.57(a)
JULIO	0.001(b)	0.42(b)		0.40(a)
AGOSTO	0.37(b)	0.79(b)	0.19(b)	

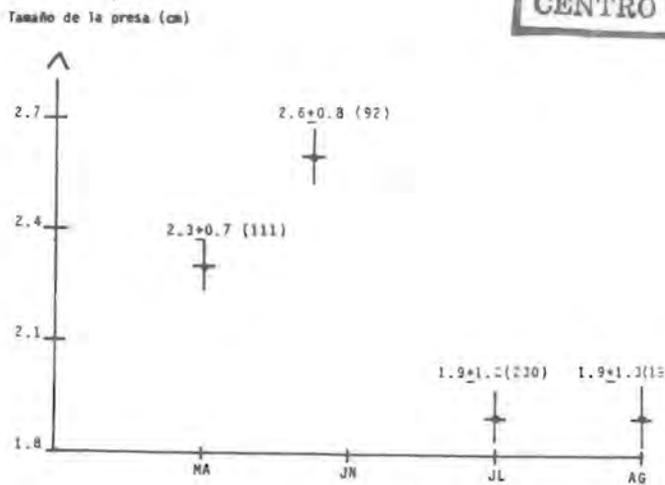
a* mínima diferencia significativa de los meses comparados.

b* diferencia de los promedios de la pareja de mes analizada.

** P < 0.01

NS* no significativa

Figura 9 Frecuencia de viajes en una hora por mes; al haber sido transformados los datos por la raíz cuadrada, se indican los límites de confianza al 95%. En la parte inferior se muestran los resultados de la prueba de Tukey-kramer.



Meses comparados	Valor de z
Mayo-Junio	2.7 ***
Mayo-Julio	4.7 ***
Mayo-Agosto	5.0 ***
Junio-Julio	6.5 ***
Junio-Agosto	6.7 ***
Julio-Agosto	0.2 NS

***= P<0.001

NS= no significativa

Figura 10 Tamaño de presa en cada viaje por mes; las barras indican el error estándar y la media. Los valores señalan $\bar{x} \pm DS$ (tamaño de muestra). En la parte inferior se muestran los resultados de la prueba U de Mann-Whitney.

Cuadro 11 En la parte superior se muestran las frecuencias de entrega por cada sexo y en cada mes, de acuerdo con las categorías de tamaño indicadas. En la parte inferior el resultado del análisis estadístico.

SEXO	TAMAÑO	MES			
		mayo	junio	julio	agosto
macho	[1.5 <]	15	10	48	56
	[1.6-2.0]	13	2	10	18
	[2.1-2.5]	35	12	47	31
	[> 2.5]	18	18	19	9
hembra	[1.5 <]	7	5	53	26
	[1.6-2.0]	3	2	17	10
	[2.1-2.5]	9	17	35	38
	[> 2.5]	11	22	11	10

HIPOTESIS ANALIZADA	G.L.	VALOR DE G
INDEP. SEXO-TAMAÑO DE PRESA	3	2.9 NS
INDEP. SEXO-MES	3	16.0 ***
junio VS mayo-julio-agosto	1	4.0 ***
INDEP. TAMAÑO DE PRESA-MES	9	78.2 ***
INTERACCION SEXO-TAMAÑO DE PRESA-MES	9	16.4 NS
INDEP. SEXO-MES-TAMAÑO DE PRESA	24	113.6 ***

*** = P < 0.001
NS = NO SIGNIFICATIVA

encontró evidencia de una interacción trifactorial entre el sexo, el tamaño de presa y el mes.

6.3.4 Edad de los jóvenes en el nido y el tamaño de presa entregada.

De los resultados anteriores y de los obtenidos sobre la variabilidad en el tamaño de presa entregado en función del mes se vió la necesidad de que para poder evaluar la influencia de la edad de los jóvenes el análisis se limitara a una época en la cual el tamaño de presa fuera similar, por lo que se utilizaron los datos correspondientes a julio y agosto. El ANOVA señala que existió una dependencia del tamaño de presa entregado por la pareja en función de los períodos de edad; en la figura 11 se aprecia un incremento en el tamaño de presa conforme aumenta la edad de los pollos (el diagrama de la interacción fue realizado con los datos transformados). El cuadro 12 muestra los resultados del análisis posterior, el cual confirmó lo observado en la gráfica de la interacción; además señala que no existieron diferencias en el tamaño promedio de presa entregado por los sexos para un mismo período de edad. El macho entregó presas de tamaño similar en el primero y segundo períodos, incrementado el tamaño en el tercer período; la hembra por su parte, lo incrementó desde el segundo período sin aumentarlo en el tercero.

Un segundo aspecto analizado fue la frecuencia de viajes en una hora, por cada sexo en cada uno de los períodos. El ANOVA indica que no existió una interacción entre los períodos considerados y el sexo, aunque como señalan los efectos

principales existió un aumento en las frecuencias de entrega, ya sea que se tratara del macho o de la hembra conforme crecieron los pollos (Figura 12; el diagrama fue realizado con los datos transformados).

FUENTE DE VARIACION

	S.C.	G.L.	C.M.	F
Efectos principales	7.76	5	2.59	20.15 ***
Período	7.73	2	5.87	30.12 ***
Sexo	0.16	1	0.16	1.27 NS
Interacción	0.99	2	0.13	3.87 *
Error	57.50	453		

*** = $P < 0.001$

* = $P < 0.05$

NS = no significativo

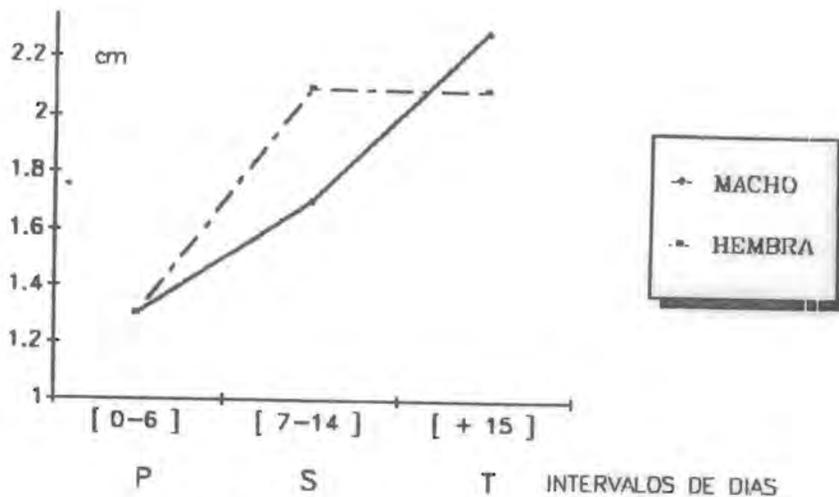


Figura 11~ Gráfica del período y el tamaño de presa entregado en un viaje, por parte del macho y la hembra; en la parte superior se muestra el análisis de varianza efectuado (datos transformados por la raíz cuadrada), P= primer período; S= segundo período; T= tercer período,

Cuadro 12 Comparación de las medias del tamaño de presa entregado por el macho y la hembra en los distintos períodos; la interpretación del primero y segundo recuadro es similar a la empleada en las figuras 7 a la 9. En el último; MDS= mínima diferencia significativa y el valor a la derecha la diferencia del promedio comparado; P=primer período S= segundo período, T= tercer período, en los tres recuadros.

	MACHO P	MACHO S	MACHO T
MACHO P		0.1627	0.18
MACHO S	NS 0.1569		0.16
MACHO T	* 0.38	* 0.29	

* = $P < 0.05$
NS = NO SIGNIFICATIVO

	HEMBRA P	HEMBRA S	HEMBRA T
HEMBRA P		0.17	0.18
HEMBRA S	* 0.29		0.15
HEMBRA T	* 0.29	NS 0.0002	

* = $P < 0.05$
NS = NO SIGNIFICATIVO

	MDS	MACHO P	MDS	MACHO S	MDS	MACHO T		
HEMBRA P	0.18	0.01	NS	0.15	0.14	0.17	0.37	
HEMBRA S	0.18	0.30	*	NS	0.15	0.14	0.17	0.08
HEMBRA T	0.19	0.32	*	NS	0.16	0.14	0.17	0.09

* = $P < 0.05$
NS = NO SIGNIFICATIVO

FUENTE DE VARIACION

	S.C.	G.L.	C.M.	F
Efectos principales	6.71	3	2.24	5.21 **
Período	5.68	2	2.84	6.60 ***
Sexo	1.04	1	1.04	2.42 NS
Interacción	1.51	2	0.75	1.75 NS
Error	69.69	182	0.43	

*** = $P < 0.001$ ** = $P < 0.01$

NS = no significativo

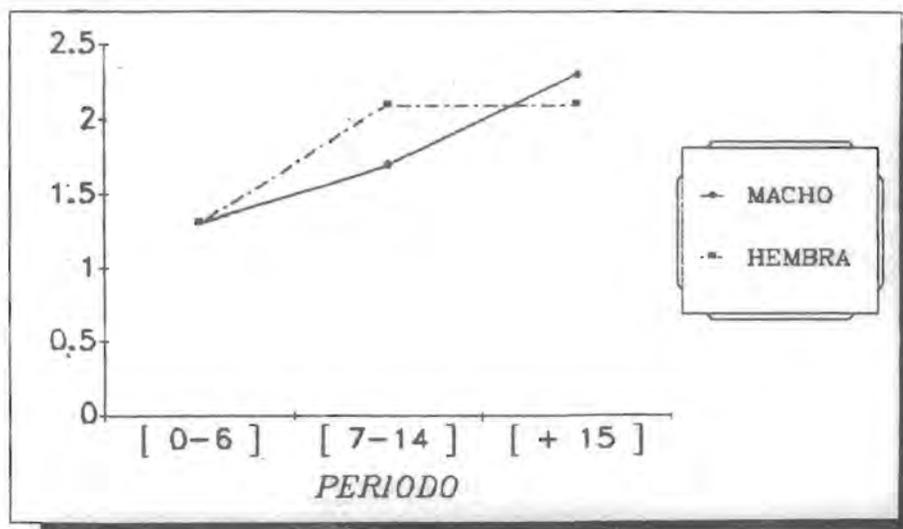


Figura 12 Gráfica del período y la frecuencia de viaje en una hora para el macho y la hembra; en la parte superior se muestra el análisis de varianza efectuado. (datos transformados por la raíz cuadrada).

DISCUSION

7.1 NIDIFICACION

7.1.2 Los fracasos en la nidificación.

La depredación aparentemente fue la principal causa de mortalidad de los huevos y jóvenes de C. brunneicapillus; Garza (1988) indicó en su estudio que: "el 54.4% de los huevos producidos (191) fue depredado", y aunque no citó el porcentaje de jóvenes que fue depredado, indicó: "se observó un bajo porcentaje de huevos abandonados (7.3%) o inútiles;". Ricklefs (1973) señaló que en el ciclo de vida de las aves, la etapa de huevo y joven en el nido es un período de gran mortalidad. En el caso de C. brunneicapillus, con base en el estudio de Garza (1988) y los resultados de éste, se puede argumentar que la depredación podría constituir una presión de selección en la nidificación; lo anterior quizá involucre un conjunto de mecanismos para disminuir el efecto de la depredación. La menor depredación de nidos construidos en cardenches con un diámetro mayor de 2 m quizá radique en que la ramificación abundante haga menos accesible o conspicuo el nido para los depredadores. La altura del cardenche aparentemente no es un factor determinante y quizá se deba a que en realidad el ave puede construir su nido a diferente altura del cardenche, siendo la altura de la planta un factor secundario. Los depredadores fueron principalmente nocturnos, ya que cuando se registró depredación en un nido, esto ocurrió frecuentemente en la revisiones de la mañana, aunque haría falta un estudio más preciso para afirmarlo con certeza.

7.1.2 La flexibilidad en el tamaño de puesta.

Aunque las puestas de tres y cuatro huevos presentaron el mismo éxito, es importante destacar que la estrategia de C. brunneicapillus, cuando menos en el año de estudio, se dividió en dos partes; la primera consistió en que durante abril, mayo, junio y parte de julio, el tamaño de puesta fue de tres huevos ya que probablemente los recursos alimentarios únicamente alcanzaban a satisfacer las necesidades de alimentación de tres jóvenes por nido. Marr y Raitt (1983) señalaron que C. brunneicapillus modifica su tamaño de puesta óptimo anualmente, de acuerdo a la estrategia de evaluación. En este estudio se observó que la estrategia de evaluación fue empleada de una forma precisa, que le permitió modificar el tamaño de puesta en una misma estación de crianza de acuerdo a las variaciones del recurso y maximizar así el tamaño de la puesta. Esta sería la segunda parte de la estrategia; las precipitaciones que ocurrieron en junio y julio probablemente causaron un incremento en las densidades de las poblaciones de insectos. Quizá por eso, durante junio, julio y agosto el tamaño de puesta fue de cuatro huevos, ya que el recurso alimentario durante julio y agosto permitió alimentar a cuatro jóvenes por territorio. Esta estrategia es gradual, por lo que durante junio, aún el tamaño de puesta más común fue de tres huevos.

La precipitación aparentemente es un elemento importante en la anterior estrategia; Otte y Joern (1975) indicaron que las fluctuaciones anuales de las poblaciones de Trimerotropis son probablemente resultado de las variaciones en la precipitación y

por otra parte se ha visto que la estrategia de evaluación en C. brunneicapillus depende de las fluctuaciones de las poblaciones de chapulines (Trimerotropis, Marr y Raitt 1983); y quizá de otras especies de ortópteros e insectos, ya que el mayor número de nidos con jóvenes por nido ocurrió en los meses en que por la precipitación se esperaría una alta densidad de recursos alimentarios. Högstedt (1980) señaló que en aves territoriales el factor más importante para determinar el tamaño de nidada es la calidad alimentaria del habitat. En el área de estudio, T. pallidipennis se mantiene en estadios ninfales o adultos durante la mayor parte del año (Rivera 1986); las densidades de esta especie y de otras especies de ortópteros en conjunción con los incrementos de las poblaciones de homópteros, lepidópteros y dípteros permitieron que completaran su desarrollo algunos jóvenes durante los tres primeros meses. A mediados de julio y agosto los incrementos en las poblaciones de ortópteros y otro tipo de insectos permitieron el mayor número de nidos de la estación.

7.1.3 La densidad de insectos y el número de nidos.

Al relacionar los resultados de las abundancias de insectos con las frecuencias de entrega se encontró que los ortópteros constituyeron el recurso básico de alimentación de las crías y los homópteros un recurso secundario; sin embargo, los resultados del análisis de nutrientes y el alométrico señalan que las cigarras (o sea los homópteros), son una presa más redituable que el resto de las presas. También se encontró que las abundancias

de las cigarras son superiores a las estimaciones para los ortópteros incluso al final de la estación.

Con base a la afirmación de Marr y Raitt (1983) y los resultados obtenidos sobre la capacidad de evaluación del recurso, se podría esperar un mayor número de nidos en la etapa de mayor abundancia de cigarras, por la capacidad de evaluación del recurso de C. brunneicapillus, pero el mayor número de nidos ocurrió cuando las poblaciones de ortópteros y presas ocasionales fueron mayores. Aunque no existen estudios sobre la periodicidad de las cigarras en el área de estudio, aparentemente su ciclo de vida es lo suficientemente largo para evitar una sincronización de los depredadores, como indican Lloyd y Dybas (1966a y b) lo cual sugiere también que la composición de la dieta de los jóvenes pudiera variar en otros años cuando menos en los tres primeros meses. La existencia de estos patrones de variación en la dieta de año con año han sido documentados en otros grupos de aves (Sedinger y Raveling 1984; Anatidae, Braune 1987; Laridae, Edwards 1988; Accipitridae).

Grubb (1977) sugirió que aunque una presa posea un gran aporte nutricional, la digestibilidad de la presa pudiera hacer que no sea tan redituable. De acuerdo con el análisis bromatológico y alométrico, la cigarra contiene una mayor proporción de materia no digerible por individuo. En las observaciones realizadas, las cigarras eran entregadas en ocasiones sin cabeza o alas, lo cual podría interpretarse en el sentido de que esas secciones del cuerpo sean más difíciles de digerir y que por esa razón no sean entregadas completas a los

jóvenes. Otros estudios indican que en los años con altas densidades de cigarras las aves se benefician notablemente (Karban 1982, Strehl y White 1986). Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que aunque las cigarras no son consumidas completamente, su mayor contenido de materia orgánica utilizable la ubican como una presa redituable al ser capturada, por lo cual la aseveración de Grubb (1977) en el caso de las cigarras no es aplicable totalmente.

7.2 SELECCIÓN DE LA DIETA.

Ellis et al. (1976) indicaron tres estrategias de como elegir la dieta óptima, las cuales frecuentemente se traslapan: maximización de la energía, minimización del tiempo (Schoener 1971) y balance nutricional (Emlen 1973). Sobre esta última y la entrega de energía, es quizás sobre lo que se hecho mayor énfasis en la teoría de la optimización (Pulliam 1975, Pyke et al. 1977), aunque otros investigadores como Freed (1980) consideran que es incierto como un depredador puede determinar el aporte de energía de una presa antes de consumirla, por lo que sugiere que la conducta de la presa también puede ser un factor importante en la selección de las presas que constituirán la dieta óptima.

A pesar de que la cigarra fue la presa con mayor aporte de nutrientes y energía y de su gran abundancia durante junio, esto no fue suficiente para compensar las disminuciones de las poblaciones de lepidópteros y dípteros en dicho mes; además se observó un incremento en el promedio de la distancia viajada y una mayor selectividad de las presas, capturando presas de mayor

tamaño como lo indica el modelo de Orians y Pearson (1979). En términos de las estrategias citadas por Ellis et al. (1976) y Schoener (1971) ésto sería una maximización de la energía.

En este estudio no existió una variación en la frecuencia de entrega de cigarras por hora al existir una mayor abundancia en junio; también cabe recordar que el tamaño promedio de las presas fue mayor que en cualquier otro mes, lo cual implicó una disminución en la frecuencia promedio de viajes realizada. Lo anterior resultaría en un menor empleo del tiempo siempre y cuando la presa fuera fácil de localizar y tuviera un mínimo de energía que retribuyera el viajar a esa distancia. Las cigarras por su mayor número y aporte energético por individuo serían la presa adecuada; sin embargo el tiempo de forrajeo no disminuyó con respecto a julio.

C. brunneicapillus es un pájaro que forrajea más eficientemente en el suelo que en los arbustos (Parker 1986, Garza 1988). Las cigarras adultas prefieren colocarse en los arbustos para alimentarse del xilema de las plantas, estridular en el caso de los machos y ovipositar en el de las hembras (Karban 1982). Esto sugiere que los hábitos de caza de C. brunneicapillus y/o los hábitos del ciclo de vida de la cigarra influyen en que sean una presa mas difícil de capturar con respecto a un ortóptero terrícola, que sería la presa alternativa.

En julio, los incrementos en las poblaciones de lepidópteros, dípteros y otros insectos ocasionaron que la

distancia promedio viajada fuera menor y de igual manera, la selectividad de las presas en relación al tamaño fue menor; esta tendencia se acentuó en agosto, pero con una disminución en el tiempo de forrajeo, lo cual sería una estrategia de minimización del tiempo.

Marr (1981) explica que en el caso de las aves con requerimientos fijos de energía (como el que se analiza en este estudio), la estrategia a emplear es la de la minimización del tiempo, pero que en ambientes variables pudieran actuar como maximizadores de energía por las condiciones extremas como ocurre en los desiertos. En el presente estudio la estrategia de maximización de energía ocurrió cuando las presas disponibles en el medio requirieron de un mayor esfuerzo para localizarlas y/o capturarlas; pero en general, al alimentar a sus crías, la estrategia de minimizar el tiempo fue la preferida por C. brunneicapillus.

7.3 EL TIEMPO DE FORRAJEO Y LA DISTRIBUCIÓN TEMPORAL DE LAS PRESAS

En el presente estudio el tiempo de forrajeo incluyó el tiempo de localización, manejo y regreso. El tiempo de localización depende principalmente de la abundancia de la presa y el tiempo de manejo de la eficiencia del depredador para capturar la presa. Lucas (1983) de manera independiente, planteó un modelo que tiene relación con algunas de las predicciones del modelo de Orians y Pearson (1979). Lucas (1983) evaluó que si el tiempo de forrajeo disminuye (búsqueda, manejo y regreso) la

dieta se ampliará con un mayor número de presas, aunque éstas no sean de un gran contenido energético. Los resultados obtenidos indican que en agosto el tiempo de forrajeo fue menor y que también existió una ampliación de la dieta.

La problemática radica en si realmente la ampliación de la dieta, corresponde a presas con un menor contenido energético. Si se considera que una presa con menor tamaño aporta una menor cantidad de energía, agosto tuvo un promedio de entrega de energía menor, lo cual se ajusta a la predicción de Lucas (1983) y parcialmente al modelo de Orians y Pearson (1979) ya que no se puede afirmar con certeza que las presas capturadas tengan un menor tiempo de manejo, pero sí que tuvieron un aporte de energía menor.

Otra predicción del modelo de Lucas (1983) es que la elección de la dieta puede reflejar la varianza en la distribución de las presas sólo si esta variación afecta el costo de captura de presas de un aporte energético menor. En junio ocurrió una disminución de las poblaciones de lepidópteros y dípteros. En las abundancias de la presa óptima de la dieta, (los ortópteros), ocurrieron incrementos en sus densidades hacia el final de la estación de crianza. De acuerdo con el modelo de Orians y Pearson (1979,) la dieta debió de haberse restringido a este taxón. Los resultados contrastan con la anterior predicción; durante agosto aunque se incrementó la entrega de ortópteros por hora con respecto a junio, la entrega de presas ocasionales se incrementó. La divergencia con la predicción del modelo de Orians

y Pearson (1979) probablemente sea ocasionada por las restricciones del modelo al no considerar otros aspectos biológicos. Quizá la ventaja que proporciona al ave, el capturar presas que no son las óptimas, es que la disminución del tiempo de forrajeo (como ocurrió en agosto), le permite dedicarse a otras actividades como la defensa del nido o la alimentación propia.

La última predicción del modelo de Lucas (1983) indica que la elección de la dieta puede verse afectada por el número de presas que el depredador perciba en un tiempo de tal forma que si es capaz de evaluar el número de presas "i" desperdiciadas mientras captura una presa "j" (M_{ij}), pudiera mostrar una preferencia parcial por un tipo de presa. En este caso la gran abundancia de cigarras aparentemente fue percibida por el ave, observándose en junio la preferencia parcial que menciona el modelo de Lucas (1983). En julio, la preferencia se observó sobre los lepidópteros y en agosto sobre los ortópteros, los cuales mostraron en ambos casos incrementos en sus densidades.

La discrepancia de algunos fenómenos observados con el modelo de Orians y Pearson (1979) también radica en la limitación de que las predicciones están basadas en la constancia del recurso y, por otra parte, no aclara como los cambios en la disponibilidad del recurso afectan la selección de las presas en función del tiempo empleado. Lucas (1983) al plantear su modelo considera que el depredador es capaz de percibir los cambios en la abundancia de las presas.

Dunning (en prensa) indicó que la suposición de que las aves forrajean en un sitio de acuerdo a un tiempo fijo, ya sea por experiencia inmediata o debida a períodos mas largos de tiempo es mas apropiada para un modelo coherente con la realidad. C. brunneicapillus realiza una búsqueda sistemática en las primeras horas de la mañana (Marr 1981, Garza 1988), la cual quizá puede ser modificada a lo largo del día en función de la evaluación de la disponibilidad de presas que efectúe en los viajes y que en el transcurso de los días le permita modificar gradualmente la dieta de acuerdo a los cambios de abundancia y calidad del recurso.

Los párrafos anteriores permiten indicar que la inclusión de la capacidad de percibir la variación de las presas disponibles como lo sugieren Lucas (1983) y Dunning (en prensa) aportará una descripción más adecuada de la forma en que influye el tiempo de forrajeo en la selección de las presas y en particular de los animales que tienen que regresar a un lugar central. Los dos autores anteriores al realizar sus afirmaciones no consideran el modelo de Orians y Pearson (1979). Lucas (1983) cita como ejemplo un estudio de Freed (1981) sobre la alimentación de crías de un saltapared (Troglodytidae) en el cual se verifica una de sus predicciones.

7.4 CONTRIBUCION DEL MACHO Y LA HEMBRA EN LA ALIMENTACION DE LAS CRIAS

En varias especies de pájaros monógamos el macho y la hembra realizan un número similar de viajes para entregar alimento a sus crías (Oring 1982, Greenberg y Gradwohl 1983, Breitwisch et al.

(1986). Estas investigaciones han sido efectuadas en bosques tropicales u otros ambientes con condiciones más favorables que el desierto; al respecto Verner y Willson (1966) y Marr (1981) mencionaron que el sistema empleado por la pareja para aprovechar eficientemente los recursos es afectado por el rango de productividad del territorio. En este caso, la recuperación de la energía gastada en la incubación, quizá sea más lenta por las condiciones del desierto, que probablemente no sea un medio con igual abundancia de recursos alimentarios que los citados en los estudios anteriores, y entonces, la hembra tiene que destinar un mayor esfuerzo y tiempo en capturar presas en beneficio propio que las que entregue a los jóvenes en el nido.

En junio, la preferencia de presas de mayor tamaño ocasionó una disminución en la frecuencia de entrega, en particular del macho, aunque también se incrementó el intervalo del tamaño de presa entregado. Marr (1981) indicó que el principal proveedor de alimento varió de un año a otro, siendo la hembra el principal proveedor de alimento en un año y en otro el macho, incluso registró un año en el cual hubo igual participación por parte del macho y la hembra. Lo anterior refleja la variabilidad de respuesta de C. brunneicapillus. Sin embargo, en el área de estudio, el macho es aparentemente el miembro de la pareja que mas frecuentemente entrega alimento a los jóvenes del nido (Garza 1988, este estudio). Esto quizá sea indicativo de diferencias a nivel geográfico, aunque es necesario considerar otros aspectos (vegetación y recursos alimentarios) para tener un conocimiento mas claro de lo anterior.

Las evidencias de este trabajo indican que no existió una estrategia de explotación del territorio mediante la captura de presas de distinto tamaño por parte del macho y la hembra como la sugerida por Garza (1988). Sin embargo, cabe aclarar que en este trabajo únicamente se analizaron los datos obtenidos de nidos con tres jóvenes; Garza (1988) generalizó para los nidos que tuvieron de uno a cinco jóvenes y no consideró la variación del tamaño de presa ocasionada por la disponibilidad de recursos alimentarios. Por lo que en ese sentido los resultados no son comparables.

La estrategia alternativa en un hábitat en el cual no existe una estratificación vertical delimitada, sería la de emplear distintas áreas de forrajeo (Robins 1971) como en el caso del desierto (Marr 1981), la cual quizá sea la estrategia utilizada en el año de estudio; sin embargo, existen diferencias marcadas con la descripción de la zona que trabajo Marr (1981) y la analizada en este estudio, por lo que hace falta una mayor evidencia para afirmar que existió una explotación de distintas áreas de forrajeo por parte del macho y la hembra.

La estrategia de alimentación de las nidadas con tres jóvenes en julio y agosto, en relación a la edad de los pollos, consistió en que el macho y la hembra incrementaron el número de viajes y contribuyeron de manera similar en un mismo período; sin embargo, su participación puede ser distinta con respecto a lo que realizó su compañero en el período anterior. Lo cual, aunque no resulta muy claro, quizás sea indicativo de que el macho o la hembra se dediquen a otras actividades dependiendo del período, pero sin disminuir su contribución a la alimentación.

CONCLUSIONES

1) La depredación aparentemente fue la principal causa de mortalidad en los nidos siendo ésta similar durante la etapa de incubación y de crianza. Asimismo, la depredación pudiera constituir una presión de selección en esta especie, siendo necesario, en estudio posteriores, analizar este aspecto en relación a la limitación del tamaño de puesta.

2) En general C. brunneicapillus mostró una flexibilidad en sus estrategias de nidificación y de forrajeo, minimizando el esfuerzo que realizó para obtener una ganancia máxima. De manera particular, reflejó una plasticidad a los cambios en la disponibilidad del recurso alimentario; se incrementó el tamaño de puesta cuando las condiciones fueron más favorables y además mostró un fino mecanismo de evaluación del recurso. Al inicio de la estación, cuando la disponibilidad y facilidad de captura de las presas no fueron tan ventajosas como al final de la estación, mantuvo una estrategia de maximización de la energía que le permitió alimentar a sus crías y en el resto de la estación adoptó la estrategia de minimizador de tiempo.

3) Un aspecto que se observó, fue que la integración de la presas en la dieta óptima no sólo estuvo basada en criterios nutricionales y de energía que proporcionaron las presas, sino que también estuvo estrechamente ligada a la abundancia de insectos y los hábitos de forrajeo de C. brunneicapillus. Se encontraron dos tipos de presas: aquellas que permiten la minimización del tiempo y otras que permiten maximizar la

energía. Para poder utilizar la estrategia de minimización del tiempo se requirió que los diferentes tipos de presa, tuvieran en conjunto, densidades que incrementaran la posibilidad de encuentro y compensaran su menor aporte nutricional y energético. Una disminución de las densidades de algunas de las presas minimizadoras de tiempo, obligó a la elección de presas con un mayor aporte de energía y eventualmente al cambio a una estrategia de maximización de energía. Esto sugiere que, dependiendo del grado de disminución de abundancia de las presas que minimizan el tiempo en relación a un tiempo anterior, un organismo pudiera ser más selectivo en el contenido nutricional y energético de las presas en un tiempo posterior.

4) Algunas de las pautas de forrajeo que se observaron estuvieron en concordancia con algunas predicciones del modelo de Orians y Pearson (1979), aunque también se observó que el considerar la capacidad del ave para evaluar los cambios en las densidades de presas y la respectiva modificación de sus estrategias de forrajeo puede permitir una mayor precisión en sus predicciones.

5) No se encontró una evidencia de una estrategia de captura de presas de distinto tamaño entre los sexos. El macho y la hembra incrementaron el número de viajes y el tamaño de presa conforme aumento la edad de los jóvenes aunque el macho fue el principal proveedor de alimento.

LITERATURA CITADA

- AMERICAN ORNITHOLOGIST'S UNION. 1983. Check-list of Northamerican birds. Sexta edición. Allen Press. Lawrence.
- ANDERSON, A. H. y A. ANDERSON. 1973. The Cactus Wren. Arizona Press. Tucson.
- BARBAULT, R. y G. HALFFTER. 1981. Ecology of the Chihuahuan Desert. Instituto de Ecología, Pub. No. 8. México.
- BEGON M., J. L. HARPER Y C. R. TOWNSEND. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- BELBIN, L. 1987. PATN: Pattern analysis package. CSIRO. Division of Wildlife and Rangelands Researchs. Canberra, Australia.
- BENT, A. C. 1964. Life histories of North American Nuthatches, Wrens, Thrashers, and their allies. Dover. New York.
- BRAUNE, B. M. 1987. Seasonal aspects of the diet of Bonapartes Gulls (Larus philadelphia) in the Quoddy region, New Brunswick, Canada. Auk 104:167-172.
- BRAY, R. J. y J. T. CURTIS. 1957. An ordination of upland forest communities. Ecol Monogr. 27:325-348.
- BREIMER, R. F. 1985. Soil and landscape survey of the Mapimi Biosphere Reserve, Durango, México. UNESCO-MAB-Instituto de Ecología. México.
- BREITWISH, R., P. G. MERRIT, y G. H. WHITESIDES. 1986. Parental investment by the northern Mockingbird: male and female roles in feeding nestlings. Auk 103:152-159.
- BROWER, J. L. y J. H. ZAR. 1984. Field and laboratory methods for general ecology. W.M.C. Brown Co. Publishers Dubuque. Iowa.
- CHARNOV, E. L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. Theor. Popul. Biol. 9:129-136.
- CODY, M. L. 1971. Ecological aspects of reproduction. 462-503. In: FARNER, D. S., J. R. KING, y K. C. PARKER (Eds.) Avian Biology. Academic Press. New York.
- CODY, M. L. 1985. An introduction to habitat selection in birds. 4-36 In: CODY M. L. (ed.). Habitat selection in birds. Academy Press. New York.

- CORNET, A. 1984. Análisis de los datos climáticos de la Estación del Laboratorio del Desierto, Reserva de la Biósfera de Mapimí (Durango). Documento Técnico, CRNA. Instituto de Ecología. México.
- CRAIG, R. B. 1978. An analysis of the predatory behavior of the Loggerhead Shrike. Auk 95:221-234.
- DAVIDSON, D. W. 1978. Experimental tests of optimal diet in two social insects. Behav. Ecol. Sociobiol. 4:35-41.
- DUNNING, J. B. (en prensa). Meeting the assumptions of foraging models: An example using tests of avian patch choice. In: MORRISON et al., (Ed.) Symposium in food exploitation in terrestrial birds.
- EDWARDS JR, T. C. 1988. Temporal variation in prey preference patterns of adult Osprey. Auk 105:244-251.
- ELLIS, J. E., J. A. WIENST, C. F. RODELL, y J. C. ANWAY. 1976. A conceptual model of diet selection as an ecosystem process. J.Theor. Biol. 60:93-108.
- EMLEN, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. Am. Nat. 100:611-617.
- EMLEN, J. M. 1973. Ecology: an evolutionary approach. Addison-Wesley Pub. Co. Reading, Mass.
- FREED, A. N. 1980. Prey selection and feeding behavior of the Green Treefrog (Hyla cinerea). Ecology 61:461-465.
- FREED, L. A. 1981. Optimal by House Wrens in the face of conflicting demands. Anim. Behav. Soc. Annu. Meeting Abstr.
- FRETWELL, S. D., D. E. BOWEN, y H. A. HESPENHEIDE. 1974. Growth rates of young passerines and the flexibility of clutch size. Ecology 55:905-907.
- GARCIA, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, UNAM. México.
- GARZA, H. A. 1988. La teoría de forrajeo del lugar central de Orians y Pearson (1979) en *Campylorhynchus brunneicapillus* (Aves: Troglodytidae). Tesis de Licenciatura de Biología. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- GAUCH JR, H. G. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press. New York.

- GOCHFELD, M. 1977. Colony and nest site selection by Black Skimmers. Proc. Colonial Water bird Group 1:78-90.
- GREENBERG, R. y J. GRADWOHL. 1983. Sexual roles in the Dot-winged Antwren (Microhoppia quixensis), a tropical forest passerine. Auk 100:920-925.
- GRENOT, C. y V. SERRANO. 1981. Ecological organization of small communities at the Bolson of Mapimí (México). 92. In: BARBAULT R. y G. HALFFTER (Eds). Ecology of the Chihuahuan Desert: Organization of some vertebrate communities. Instituto de Ecología. México.
- GRUBB, C. T. 1977. Factors controlling foraging strategies of insectivorous birds. 119-137. In DICKSON, G. J., N. R. CONNOR, R. R. FLEET, A. J. JACKSON, y C. J. KROLL, (Ed). The role of insectivorous birds in forest ecosystems. Academic Press, N.Y.
- HALFFTER, G. 1978. Reservas de la biósfera en el estado de Durango. Instituto de Ecología. Pub. No. 4. México.
- HALFFTER, G. 1984. Las Reservas de la Biósfera: Conservación de la Naturaleza para el hombre. Acta Zoo. Mex. (n.s.) 5:1-50.
- HEITHAUS, E. R., y T. H. FLEMING. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, Carollia perspicillata (Phyllostomatidae). Ecol. Monogra. 48:127-143.
- HOGSTEDT, G. 1980. Evolution of clutch size in birds: Adaptive variation in relation to territory quality. Science 210:1148-1150.
- JENKINS, S. H. 1980. A size-distance relation in food selection by beavers. Ecology 61:740-746.
- KARBAN, R. 1982. Increased reproductive success at high densities and predator satiation for periodical cicadas. Ecology 63:321-328.
- KILLEN, P. R., J. R. SMITH, y S. J. HANSON. 1981. Central place foraging in Rattus norvegicus. Anim. Behav. 29:64-70.
- KRAMER, D. L. y W. NOWELL. 1982. Central place foraging in the Eastern Chipmunk, Tamias striatus. Anim. Behav. 28:772-778.
- KREBS, R. J., D. W. STEPHENS, y W. J. SUTHERLAND. 1984. Perspectives in optimal foraging. 165-216 In: BRUSH, A.H. y CLARK, Jr.A. Perspectives in Ornithology. Cambridge Press, New York.
- LACK, D. 1947. The significance of clutch size. Ibis 89:302-352.

- LACK, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press. Oxford.
- LLOYD, M. y H.S. DYBAS. 1966 a. The periodical cicada problem. I. Population ecology. Evolution 20:133-149.
- LLOYD, M. y H.S. DYBAS. 1966 b. The periodical cicada problem. II. Evolution 20:466-505.
- LUCAS, J. R. 1983. The role of foraging time constraints and variable prey encounter in optimal diet choice. Am. Nat. 122:191-209.
- MACARTHUR, R. H. y E. R. PIANKA. 1966. On optimal use of a patchy environment. Am. Nat. 100:603-609.
- MARR, T. G. 1981. Breeding and foraging ecology of the Cactus Wren in a variable environment. Ph. D. Dissert. New Mexico State University, Las Cruces, New Mexico.
- MARR T. G. y R. J. RAITT. 1983. Annual variation in patterns of reproduction of the Cactus Wren (Campylorhynchus brunneicapillus). Southwestern Nat. 28:149-156.
- MONTAÑA, C. Y R. BREIMER. 1981. Vegetación y ambiente de la Reserva de la Biósfera de Mapimi (Durango). Actas VIII Congreso Mexicano de Botánica, Morelia, México.
- NAGY, J. G. y J. B. HAUFLE, 1987. Nutrición de los animales silvestres. 142-143. In: RODRIGUEZ R. (Ed.) Manual de técnicas de gestión de vida silvestre. The Wildlife Society. 4ª edición. Maryland.
- ORIAN, G. H. y N. E. PEARSON. 1979. On theory of central place. 155-177. In: D. J. HORN, G. R. STARRS, R. MITCHELL (Eds.) Analysis of ecological systems. Ohio State University Press. Columbus.
- ORING, L. W. 1982. Avian mating system. 1-79. In: FARNER D. S., J. R. KING y K. C. PARKER (Eds.). Avian Biology, vol. 6. Academic Press. New York.
- OSTER, G. F. y E. O. WILSON. 1978. Caste and ecology in the social insects. University Press, Princeton. New Jersey.
- OTTE, D. y A. JOERN. 1975. Insect territoriality and its evolution: Population studies of desert grasshoppers. J. Anim. Ecol. 44:29-54.
- PARKER, K. C. 1986. Trunk vs ground feeding in Cactus Wrens (Campylorhynchus brunneicapillus, Troglodytidae). Southwestern Nat. 31:111-114.
- PERRINS, C. M. 1983. Avian Ecology. Chapman and Hall. New York.

- PULLIAM, H. R. 1975. Diet optimization with nutrient constraints. Am. Nat. 109:765-768.
- PYKE, G. H., H. R. PULLIAM, y E. L. CHARNOV. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and test. Q. Rev. Biol. 52:137-154.
- RICKLEFS, R. E. 1965. Brood reduction in the Curve-Billed Thrasher Condor 67: 505-510.
- RICKLEFS, R. E. 1973. Avian postnatal development. 2-72. In: FARNER D. S., J. R. KING, y K. C. PARKER (Eds.). Avian biology, Vol. 7. Academic Press. New York.
- RIVERA, E. 1986. Estudio Faunístico de los Acridoidea de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Dgo., México. Acta Zoo. Mex (n. s.) 14:1-44.
- ROGERS, L. E., R. L. BUSCHBOM, y C. R. WATSON. 1977. Length-weight relationships of shrub-steppe invertebrates. Ann. Entomol. Soc Am. 70:51-53.
- ROSENZWEIG L. M. 1985. Some theoretical aspects of habitat selection. 517-539. In: CODY M.L., (Ed.). Habitat selection in birds. Academic Press, New York.
- ROBINS, J. D. 1971. Differential niche utilization in a grassland sparrow. Ecology 52:1065-1070.
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México.
- SCHOENER, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:369-404.
- SEDINGER, J. S. y D. G. RAVELING. 1984. Dietary selectivity in relation to availability and quality of food for gosling of Cackling Geese. Auk 101:295-306.
- SELANDER, R. K. 1964. Speciation in Wrens of the genus Campylorhynchus. Univ. Calif. Publ. Zool. 74.
- SELANDER, R. K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. Condor 68:113-151.
- SIEGEL, S. 1972. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la salud. Editorial Trillas. México.
- SHAVELSON, R. J. 1988. Statistical Reasoning for the Behavioral sciences. 2a Edición. Allin and Bacon, Inc. New York.
- SOKAL, R. R. y F. J. ROHFL. 1981. Biometry. W. H. Freeman. 2a edición. San Francisco.

- STREHL, C. E. y J. WHITE. 1986. Effects of superabundant food on breeding success and behavior of the red-winged blackbird. Oecologia (Berlin) 70: 178-186.
- VERNER, J., y M. F. WILLSON. 1966. The influence of habitats on mating system of North American passerine birds. Ecology 47:143-147.
- WAVER, R. H. y D. H. RISKIND, (Ed.). 1974. Transactions of the Symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert region, United States and México. Sul Ross State University, Alpine Texas.

APENDICE

Cobertura total de cada especie.

Suma de la cobertura en los
nidos (proporciones 1:: 200 m)

E S P E C I E

<u>Sida leprosa</u>	0.1000E-03
<u>Argythamnia neomexicana</u>	0.1000E-03
<u>Alossya grattissima</u>	0.3000E-03
<u>Monodora scabra</u>	0.3000E-03
<u>Ibervillea tenuisecta</u>	0.4000E-03
<u>Datura inoxiana</u>	0.4000E-03
<u>Sida fillicaulis</u>	0.5000E-03
<u>Portulaca oleracea</u>	0.6000E-03
<u>Zinnia acerosa</u>	0.7000E-03
<u>Anolocaulis eriosolanus</u>	0.7000E-03
<u>Hamatocactus hematocantus</u>	0.8000E-03
<u>Coryphanta cornifera</u>	0.8000E-03
<u>Bahia absinthifolia</u>	0.8000E-03
<u>Tidestromia gemmata</u>	0.1100E-02
<u>Apodathera undulata</u>	0.1200E-02
<u>Conyza coulteri</u>	0.1200E-02
<u>Machaeranthera scabrella</u>	0.1600E-02
<u>Bouteloua gracilis</u>	0.1600E-02
<u>Euphorbia sp.</u>	0.1800E-02
* <u>Comelina erecta</u>	0.2600E-02
<u>Opuntia Schottii</u>	0.3000E-02
<u>Sporobolus airoides</u>	0.3900E-02
<u>Sphaeralcea angustifolia</u>	0.4200E-02
Pasto no identificado	0.4300E-02
* <u>Solanum eleagnitifolium</u>	0.5600E-02
<u>Trixis californica</u>	0.6300E-02
<u>Heliotropium greggi</u>	0.6400E-02
Pasto no identificado	0.6700E-02
* <u>Setaria macrostachya</u>	0.9700E-02
<u>Acacia constricta</u>	0.9800E-02
* <u>Hoffmanseggia densiflora</u>	0.9900E-02
* <u>Opuntia microdasis</u>	0.1040E-01
<u>Aristida perenne</u>	0.1700E-01
* <u>Echinocereus merkerii</u>	0.1840E-01
<u>Setaria sp</u>	0.1900E-01
* <u>Tridens crinita</u>	0.1930E-01
* <u>Mulenbergia monticola</u>	0.1950E-01
* <u>Krameria gragi</u>	0.2000E-01
* <u>Parthenium incanum</u>	0.2290E-01
<u>Lantana achyranthifolia</u>	0.2360E-01
* <u>Agave asperrima</u>	0.2480E-01
* <u>Opuntia imbricata</u>	0.2580E-01
* <u>Salsola kali</u>	0.3270E-01
* <u>Fouquieria splendens</u>	0.4410E-01
* <u>Lippia graveolens</u>	0.4650E-01

Suma de la cobertura en los
nidos (proporciones 1:: 200 m)

E S P E C I E

* <u>Prosopis glandulosa</u>	0.5260E-01
* <u>Flouencia cernua</u>	0.6040E-01
* <u>Euphorbia antisyphilitica</u>	0.6590E-01
* <u>Haplopappus heterophyllus</u>	0.6640E-01
* <u>Digitaria californica</u>	0.9700E-01
* <u>Cordia parvifolia</u>	0.1050
* <u>Castela texana</u>	0.1435
* <u>Tridens pulchellus</u>	0.1676
* <u>Opuntia leptocaulis</u>	0.1742
* <u>Hilaria mutica</u>	0.1877
* <u>Jatropha dioica</u>	0.4768
* <u>Opuntia rastrera</u>	0.5719
* <u>Larrea tridentata</u>	1.4360

Las especies indicadas con un * fueron aquellas que se analizaron en el dendograma de las 28 especies; el primer criterio que se asumió fue la cobertura y el segundo si se presentaba la especie en mas de 1 nido. La notación E-01, E-02, E-03, E-04 significa 1×0.01 , 1×0.001 , 1×0.0001 y 1×0.00001 respectivamente.