

CE376



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ASPECTOS ECOLOGICOS DE LA FAMILIA
DENDROCOLAPTIDAE (AVES) EN LA LOCALIDAD
DE YAXCHILAN, CHIAPAS.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A :

FERNANDO PUEBLA OLIVARES

DIRECTOR DE TESIS: DR. ADOLFO NAVARRO S.

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

*A Josefina Olivares y Raymundo Puebla, mis padres,
por quienes doy todo mi esfuerzo y lo poco, pero a la vez todo lo que tengo.*

A Martín, Olivia, Claudia y Nancy, mis mejores compañías.

A Sandro, Joselyne y Jackeline, para quienes espero no ser un mal ejemplo.

*A Oscar, Carlos y Armando por creer en mí,
y a toda mi familia por la alegría que siempre nos ha unido.*

AGRADECIMIENTOS

Resulta muy complicado escribir esta parte tratando a toda costa de no olvidar agradecer a tantas personas que de alguna u otra manera han contribuido a la realización, mejora y término de este trabajo. Entonces si alguien se toma la molestia de revisar esta pequeña contribución al conocimiento de las aves, y considera con justo derecho que debiera estar en los agradecimientos y no lo he incluido, con toda sinceridad me disculpo con él o con ella.

Así pues, dos personas que han contribuido de gran manera para este trabajo, permitiéndome participar en el proyecto de Yaxchilán son Blanca Hernández y Adolfo Navarro, a quienes por ello les agradezco sinceramente. Ambos también han contribuido en mi mala formación académica, pero que lo vamos hacer (¡no es cierto!), y más que como profesores o parte de un comité tutorial, quiero agradecerles como amigos que los considero. Quiero agradecer también a Adolfo por su paciencia y consejos en las "sesiones de diván". También deseo agradecer a María del Coro, a Gerardo Herrera, al Dr. Drummond, a Katy, a Patricia Escalante, a Carlos Cordero y a Fernando Villaseñor por sus sugerencias para mejorar este trabajo.

Agradazgo también a Jorge Meave, Adolfo Navarro, Blanca Hernández, Armando Luis y Livia León, quienes concibieron el proyecto Yaxchilán y lo hecharon a andar, y también a la gente del Instituto Nacional de Antropología e Historia por su apoyo para el mismo. También agradezco a todos los compañeros que formaron parte del proyecto y que hicieron con su esfuerzo que éste funcionara y se llevara a buen término, y con sus ocurrencias y bromas que fuera placentero el trabajo, entonces, vaya para Richi, Baldo, José Luis, Marco, Andrés, Rocío, Ada, Saúl, Samuel, Armando, Alejandro Ramos, Alejandro Carbajal, Sergio, Angélica Estrada, Luis Antonio (Howell), Roxana, Luis Arturo (Coco), Walter, Elias (Jeremy), Gabriel, y especialmente a Emir, por su compañerismo y ayuda en el trabajo ornitológico al principio del proyecto.

También agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología que me apoyó con una beca para realizar los estudios de maestría. Y a toda aquellos que participan en el Museo de Zoología les agradezco su compañerismo y amistad: Sami, Erick, Howell, Gazapo, Oihón, Cesar, Magui, Nanda, Elsa, Gaby "cilantrus", Gaby "mamotus", Guicho, Hugo, Profe, etc., etc., etc.

RESUMEN

Mediante el análisis de la dieta se explica la coexistencia de cinco especies de aves de la familia Dendrocoláptidae (trepatroncos) en Yaxchilán, Chiapas. Las dietas se estructuraron tras el examen de contenidos estomacales, realizando un análisis y comparación de las frecuencias, porcentajes de ocurrencia y proporciones promedio de las presas ingeridas, mediante pruebas de ji cuadradas ajustadas mediante el método de Bonferroni, de Kruskal Wallis, U de Mann-Whitney, anovas, índices de sobrelapamiento y análisis de agrupamiento. Se realizó un análisis del uso de recursos alimenticios mediante un muestreo de presas potenciales recolectadas donde estas aves forrajean (suelo y corteza de árboles), y midiendo de las presas potenciales partes de su cuerpo que resisten el proceso de digestión, se calcularon funciones de regresión lineal para estimar el tamaño de las presas ingeridas.

El reparto de alimentos y coexistencia de estas aves, ocurre al usar proporciones diferentes de las presas que usan en común, y al especializarse en algunas de ellas en particular; también mediante el uso de presas de diferente tamaño que se correlaciona con el tamaño de las especies de trepatroncos y mediante un uso de diferentes sustratos y comportamiento de forrajeo. Entre especies que usan un mismo sustrato y comportamiento de forrajeo, la tendencia a que la especie con un pico más ancho y alto utilice una mayor variabilidad en tamaños de presas, junto con relaciones jerárquicas de dominancia, se sugiere, es otro factor que permite el reparto de recursos alimenticios.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES SOBRE LA FAMILIA DENDROCOLAPTIDAE	3
Generalidades de los dendrocoláptidos estudiados	3
ÁREA DE ESTUDIO	6
OBJETIVOS	8
MÉTODO	9
RESULTADOS	16
Muestreo de presas potenciales en el sustrato suelo y árboles	16
Recolecta de contenidos estomacales	23
Análisis de las dietas; espectro trófico	23
Aprovechamiento de presas	23
Análisis global de las dietas	27
Similitud y solapamiento en dieta	39
Tamaño de las presas que utilizan los dendrocoláptidos	42
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	46
LITERATURA CITADA	56
APÉNDICE I	60

INTRODUCCIÓN

Los estudios de recursos alimenticios, comportamiento de forrajeo y dietas comprenden parte de un intento global de muchos biólogos para asociar la distribución y abundancia de las aves a sus ambientes bióticos y abióticos, así como para determinar su papel en la determinación de la estructura y funcionamiento de las comunidades ecológicas; de manera que las inferencias de las relaciones ave-hábitat son primordiales para cuestiones que involucran requerimientos ambientales, incluyendo aquellos de aprovechamiento alimenticio y uso de alimentos por parte de las aves (Smith y Rotenberry 1990).

Cuestiones, por ejemplo, acerca de cómo un gran número de especies de aves estrechamente relacionadas coexisten en las comunidades tropicales son preguntas que reclaman intensa investigación; así se han realizado bastantes estudios sobre repartición de recursos entre especies que se consideran potencialmente competidoras para determinar como coexisten, enfatizando, por ejemplo, en la cuantificación de recursos alimenticios aprovechables, en cómo la distribución de los alimentos en las comunidades influye en la dinámica de las poblaciones e interacciones entre especies, o sobre interacciones planta-ave, dispersión de semillas, etc. (Sherry 1990, Rosenberg y Cooper 1990).

Sin embargo, pocos de estos trabajos han sido complementados con datos sobre comportamiento de forrajeo, selección de hábitat o dieta, a pesar de que estos aspectos son considerados de gran importancia para inferir el nicho que ocupan las aves (Loiselle y Blake 1990), definiendo al nicho como la distribución de frecuencias de uso de diferentes recursos por una especie en un ambiente y que permiten su realización o el papel funcional de la misma en la comunidad, principalmente su posición en las interacciones tróficas (Elton 1927 y Hutchinson 1957 en Wiens 1989).

De hecho, el conocimiento detallado de las dietas es crítico para muchos estudios sobre biología y ecología de las aves y aunque su importancia ha sido ponderada en gran cantidad de trabajos para definir gremios alimenticios y cómo los recursos son utilizados y repartidos, las dietas en muchas ocasiones también han sido inferidas por observaciones indirectas a partir de la forma del pico, lo que ha sido bastante criticado, o mediante observaciones anecdóticas sobre aves alimentándose (Hutto 1990, Rosenberg y Cooper 1990).

Por otra parte, para entender la dinámica de una comunidad se requiere, en parte, del análisis de cómo los organismos utilizan su ambiente, y una de las formas de hacerlo es midiendo los parámetros del nicho de una población y comparándolos con los de otra (Levins 1968, Pianka 1974). El alimento es una de las dimensiones más importantes y que tienen más relación con el problema de enmarcar el nicho de las especies.

Los trepatroncos (Familia Dendrocolaptidae) son aves características de las regiones boscosas neotropicales, de las cuales se reconocen 48 especies en 13 géneros (Meyer de Schauensee 1970, Wetmore 1972, Howard y Moore 1991, AOU 1998) y todas ellas son muy similares en morfología y en su tendencia a trepar por los troncos y ramas de árboles en busca de alimento (principalmente insectos). A la fecha poco se conoce sobre la historia de vida de las especies de dendrocoláptidos que ocurren en México, aunque esto también sucede para una gran parte de la avifauna mexicana, a pesar de que este conocimiento puede

contribuir directa o indirectamente a entender sus interacciones con la comunidad en que habitan y con ello permitir la elaboración de planes de manejo para la conservación de hábitats y de ellas mismas.

En la localidad de Yaxchilán, Chiapas, coexisten siete especies de dendrocoláptidos, por lo que resultó interesante investigar si sus relaciones de uso de recursos alimenticios (dietas) eran un factor importante para permitir su coexistencia, ya fuera mediante el uso de diferentes recursos alimenticios, o proporciones diferentes de un mismo recurso, uso de presas de tamaños diferentes o sustratos diferentes de forrajeo.

ANTECEDENTES SOBRE LA FAMILIA DENDROCOLAPTIDAE

La familia Dendrocolaptidae, cuyos miembros son conocidos comúnmente como trepatroncos, está restringida a la región neotropical y se reconocen en total 48 especies incluidas en 13 géneros (Wetmore 1972), de las cuales 12 especies pertenecientes a siete géneros ocurren en nuestro país (A. O. U. 1998).

La morfología externa de las especies es similar, aunque el tamaño varía en las diferentes especies. Muchas son de un color uniforme, pero el patrón usual es una mezcla de color castaño y gris pálido y algunas especies presentan líneas o barras de color negro, crema o blanco. Igual que los pájaros carpinteros, trepan sobre los troncos y ramas de los árboles ayudándose para ello con la punta dura de sus rectrices; sin embargo, las patas presentan tres dedos dirigidos hacia el frente, lo cual es característico de las aves Passeriformes, a diferencia de los carpinteros. Vuelan normalmente hacia la base de los troncos desde donde empiezan a subir en busca de presas que se localizan en la corteza, musgo y otros tipos de sustratos sobre los troncos (Wetmore 1972).

Normalmente son solitarios u ocurren en pares, sin embargo, en ocasiones algunas especies forman parte de grupos mixtos interespecíficos que forrajean en el dosel de los bosques, mientras que otras especies siguen a las oleadas de hormigas marabuntas atraídos por la gran cantidad de presas potenciales que huyen de éstas (Wetmore 1972, Willis 1972, Willis y Oniki 1978, Coates-Estrada y Estrada 1989). Se conoce que algunas especies no sólo se alimentan de presas que se encuentran directamente sobre la superficie de los árboles, sino que también buscan su alimento sobre ramilletes de hojas secas, lianas, hojas de palma, o simplemente cazan una presa después que ésta ha delatado su presencia (Pierpont 1986). Los nidos de algunas especies son colocados en cavidades naturales de troncos recubiertas con hojas o material seco poniendo en ellos dos o tres huevos de color blanco satinado sin manchas (Wetmore 1972).

Las doce especies de dendrocoláptidos que ocurren en México se distribuyen desde tierras bajas tropicales hasta bosques de alta montaña, al respecto, *Dendrocincla anabatina*, *D. homochroa*, *Glyphorhynchus spirurus*, *Dendrocolaptes sanctithomae*, *Lepidocolaptes souleyetii*, *Xiphorhynchus flavigaster*, y *Sittasomus griseicapillus* se distribuyen principalmente en tierras bajas tropicales, mientras que *Dendrocolaptes picumnus*, *Xiphocolaptes promeropirhynchus*, *Xiphorhynchus erythropygius*, *Lepidocolaptes affinis* y *L. leucogaster* se distribuyen en zonas montañas (Howell y Webb 1995). En este trabajo se estudian cinco de las especies que generalmente ocurren en tierras bajas tropicales.

Generalidades de las especies de dendrocoláptidos estudiadas

En la localidad de Yaxchilán, Chiapas, donde se llevó a cabo el trabajo de campo de este estudio y cuya descripción física se hace posteriormente, se registraron siete especies de dendrocoláptidos: *Dendrocincla anabatina*, *D. homochroa*, *Glyphorhynchus spirurus*, *Dendrocolaptes sanctithomae*, *Lepidocolaptes souleyetii*, *Xiphorhynchus flavigaster* y *Sittasomus griseicapillus* (Puebla et al. en prep.). Sin embargo, *Dendrocolaptes sanctithomae*, es una especie que se considera no común en su área de distribución (Howell y Webb 1995) y así lo parece en Yaxchilán, donde únicamente se observó un ejemplar y otro se colectó, mientras que *Lepidocolaptes souleyetii* también parece un ejemplar poco común en esta localidad colectándose únicamente un ejemplar, lo anterior llevó a estudiar únicamente a las especies de trepatroncos que se describen a continuación:

Dendrocincla anabatina Sclater, 1859. (Trepatroncos alileonado-Tawny-Winged Woodcreeper).

Esta es una especie residente localmente común o rara, que se distribuye en la vertiente del Atlántico desde el centro de Veracruz hasta el oeste de Panamá, así como en el lado del Caribe en Centroamérica, aunque en el centro y norte de Costa Rica está confinada a las localidades más húmedas del Caribe, mientras que en el sur de Costa Rica y Panamá se encuentra sólo en la vertiente del Pacífico (Skutch 1969, Dunning 1987, Ridgely y Gwynne 1989, Howell y Webb 1995). Según Miller *et al.* (1957), dos subespecies ocurren en México: *D. a. tiphla* y *D. a. anabatina*, siendo esta última la que ocurre en la localidad de Yaxchilán.

Vive cerca del suelo en bosques densos tropicales húmedos perennifolios y semidecíduos, así como en áreas de crecimiento secundario; forrajea con frecuencia cerca de las oleadas de hormigas marabuntas al igual que las demás especies de este género (Willis 1972). Altitudinalmente se distribuye desde el nivel del mar hasta los 1,200 msnm (A. O. U. 1998). Existen registros que indican que la reproducción en México es en abril o mayo, aunque puede continuarse hasta julio (Miller *et al.* 1957); construyen sus nidos en hoyos situados en árboles cuya entrada se localiza generalmente a 1.5-6.0 m del suelo, en donde ponen dos huevos de color blanco y aparentemente las crías son cuidadas sólo por la hembra con un período de incubación de 20 a 21 días (Skutch 1969).

Dendrocincla homochroa (Sclater), 1859. (Trepatroncos rojizo-Ruddy Woodcreeper).

Es una especie residente común o rara localmente, que ocurre sobre la vertiente del Atlántico desde el norte de Oaxaca, sur de Veracruz, sur de Tabasco, la parte centro y este de Campeche, sur de Yucatán y Quintana Roo y en la vertiente del Pacífico desde el este de Oaxaca, Chiapas (excepto las tierras altas del centro del Estado) y a través de Centroamérica hasta el norte de Sudamérica (Ridgely y Gwynne 1989, Howell y Webb 1995). Habita en bosques húmedos, subhúmedos y en bosques semidecíduos, así como manglares en áreas desde el nivel el mar hasta los 1,600 msnm, pero principalmente abajo de los 1000 m (A. O. U. 1998).

Aunque menos conspicua, al igual que *D. anabatina*, forrajea a niveles bajos y medios con respecto al suelo sobre las oleadas de hormigas marabuntas y pueden observarse individuos de ambas especies sobre una misma oleada (Stiles *et al.* 1994, obs. personal). La reproducción se reporta que ocurre de abril a junio. Los nidos son construidos en hoyos sobre troncos de palmeras o en cavidades de árboles a una altura de 0.6 a 5m del suelo; si esta cavidad es profunda, ésta es rellena con musgo u hojas antes de construir el nido de cortezas y fibras en el que ponen dos o tres huevos (Stiles *et al.* 1994). La subespecie nominal *D. h. homochroa* es la que ocurre en México (Miller *et al.* 1957).

Sittasomus griseicapillus (Vieillot), 1818. (Trepatroncos olivaceo-Olivaceous Woodcreeper).

El género es monotípico. Esta especie es uno de los dendrocoláptidos de tamaño más pequeño (15-16.5 cm de longitud; Dunning 1987), presenta la espalda de color gris olivo el cual se hace más rojizo hacia la rabadilla, y el plumaje no presenta rayas ni puntos; el pico es relativamente corto y delgado. Localmente es una especie residente común, que se distribuye sobre la vertiente del Pacífico desde Jalisco y en la vertiente del Atlántico desde Tamaulipas y a través de Centroamérica hasta Perú; altitudinalmente desde el nivel del mar hasta los 1,500 msnm (A. O. U. 1998).

Usualmente es una especie solitaria que habita en bosques húmedos, semihúmedos, bordes de bosques y plantaciones. Busca alimento trepando en espiral por los troncos de los árboles desde la base hacia arriba, posteriormente vuela hacia el árbol más cercano y trepa de nuevo. El nido es construido en troncos altos y delgados de palmeras, la entrada al nido es ancha y abierta hacia el cielo y se sitúa a más de 12 m de altura del suelo (los huevos al parecer no han sido descritos). Miller *et al.* (1957) indican que la reproducción puede ser de marzo a mayo y que la subespecie *S. g. silvioides* es la que ocurre en el área de estudio.

Glyphorhynchus spirurus (Vieillot), 1819. (Trepatroncos piquicuña-Wedge-billed Woodcreeper).

El género es monotípico. Es un dendrocoláptido de tamaño pequeño (14-15 cm de longitud; Dunning 1987, Peterson y Chalif 1989), presenta la espalda de color café olivo, el cual se hace más rojizo sobre la rabadilla y las cobertoras superiores de la cola, la garganta y el pecho están manchados de color ante; el pico es pequeño con la punta ligeramente curvada hacia arriba a la manera de un cincel. Es un residente común a muy común sobre la vertiente del Atlántico desde el sur de Veracruz y este de Oaxaca a través de Centroamérica hasta Perú y Brasil, en áreas desde el nivel del mar hasta los 1200 m, pero principalmente abajo de los 500 msnm (Howell y Webb 1995, A. O. U. 1998).

Habita en bosques húmedos perennifolios y semidecíduos. Construye nidos a muy baja altura en cavidades de troncos (0.8 m sobre el suelo) y excepcionalmente a más de 5 m de altura en los que pone generalmente dos huevos de color blanco y forrajea trepando lentamente sobre los troncos y golpeando la corteza con su pico para buscar presas diminutas, con las cuales también alimentan a sus pollos, que son aparentemente cuidados por ambos padres; cuando no están en reproducción los individuos son solitarios y duermen en cavidades naturales de troncos (Skutch 1981); la reproducción ocurre de marzo a junio (Stiles *et al.* 1994). Las poblaciones que ocurren en México pertenecen a la subespecie *G. s. pectoralis* (Miller *et al.* 1957).

Xiphorhynchus flavigaster Swainson, 1827. (Trepatroncos piquiclavo-Ivory-billed Woodcreeper).

El género *Xiphorhynchus* agrupa dendrocoláptidos de tamaño grande (20-24 cm de longitud; Dunning 1987, Peterson y Chalif 1989) con picos largos, rectos y fuertes; el plumaje presenta rayas y puntos conspicuos y se alimentan forrajeando a la manera clásica de los dendrocoláptidos, es decir, trepando sobre los troncos, aunque también buscan presas sobre plantas epífitas u otros sustratos sobre los troncos. *X. flavigaster* es una especie de amplia distribución y bastante común, la cual se distribuye tanto en la vertiente del Atlántico desde el sur de Tamaulipas como en la vertiente del Pacífico desde el sur de Sonora, así como en el interior del Istmo de Tehuantepec y a través de Centroamérica hasta el noroeste de Costa Rica; habita en bosques húmedos y sus bordes, plantaciones, manglares, etc., en áreas desde el nivel del mar hasta los 2400 m en el oeste de México (Howell y Webb 1995, A. O. U. 1998, Villaseñor com. pers.).

Forrajea solitaria sobre los troncos o en ocasiones forma parte de grupos interespecíficos que forrajean en el dosel (Hutto 1994). En junio de 1998, en un hoyo de un tronco viejo hallé un nido, el cual estaba simplemente cubierto de pequeñas cortezas y fibras; la entrada al mismo (aprox. a 1.7 m del suelo) era amplia y estaba dirigida hacia arriba y se hallaba más alto que el nido mismo; el nido contenía dos volantones con plumaje similar al de los adultos (obs. pers.). En el área de estudio se considera que ocurre la subespecie *X. f. eburneostrois* (Miller *et al.* 1957).

ÁREA DE ESTUDIO.

En el estado de Chiapas existen varios sitios arqueológicos de gran importancia para el país, algunos de los cuales están rodeados de selva alta perennifolia con un alto grado de conservación y que albergan una gran diversidad de flora y fauna, por lo cual se ha tratado de preservarlos íntegramente, tal es el caso del Monumento Natural Yaxchilán, lugar donde se llevó a cabo el presente estudio, y el cual está localizado a orillas de un meandro del Río Usumacinta (ubicación 90° 58.601' longitud oeste y 16° 53' de latitud norte).

El Monumento Natural Yaxchilán es una zona arqueológica maya al cuidado del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) y cuenta con instalaciones adecuadas para el albergue del personal encargado de su mantenimiento y con una pista de aterrizaje. Los límites del mismo se precisan en el decreto presidencial del 24 de agosto de 1992, en el que se establece la protección de un área de 2621 hectáreas y aunque la tenencia de la tierra es ejidal y comunal, constitucionalmente la zona arqueológica es propiedad de la nación (SEMARNAP-INE-CONABIO 1995); a la zona se tiene acceso llegando a la ciudad de Palenque, Chiapas, para de ahí desplazarse al poblado Frontera Corozal, desde donde se llega mediante lancha a través del Río Usumacinta a Yaxchilán (Figura 1).

Yaxchilán forma parte de la región Lacandona, que se ubica dentro de la región fitogeográfica Tierras Altas del Este, donde existen varias zonas montañosas que declinan gradualmente hacia el drenaje del Río Usumacinta (Breedlove 1970). Geológicamente esta región se constituye de rocas calizas con areniscas y extrusiones volcánicas y tiene áreas cuya elevación fluctúa entre los 400 a los 1,500 metros sobre el nivel del mar, aunque Yaxchilán se sitúa debajo de los 600 m.

La vegetación de Yaxchilán es Selva Alta Perennifolia, pero en el área contigua a las construcciones arqueológicas y al campamento del INAH, existen fragmentos de vegetación secundaria con elementos de selva, mientras que a orillas del río Usumacinta ocurren parches de vegetación parecida al carrizo conocidos en la zona como "jimales" (*Bambusa longifolia*) (Meave del Castillo com. pers.), en los que también se presentan árboles de especies pioneras como *Cecropia obtusifolia*, así como elementos de selva primaria.

La estratificación de los árboles de la selva es un hecho y aunque no se aprecian a simple vista ocurren tres estratos: el inferior compuesto de árboles ramificados que forman un dosel a una altura de entre los 5 y los 12 m, un estrato medio que forma un dosel continuo a una altura entre los 13 y los 19 o 24 m y el superior compuesto por árboles que poseen troncos derechos no ramificados con contrafuertes en la base y cuyas copas forman un dosel que se sitúan entre los 20 o 25 y 35 o 40 m de altura, aunque algunas especies de árboles pueden alcanzar los 60 m de altura (Miranda 1961 en Breedlove 1970, Pennington y Sarukhán 1998).

Las especies de árboles más comunes de dosel en la selva son *Apidosperma megalocarpon*, *Brosimum alicastrum*, *Dialium guianense*, *Swietenia macrophylla*, *Erblichia xilocarpa*, *Guatteria anomala*, *Manilkara achras*, *Poulsenia armata*, *Terminalia amazonia*; mientras que los árboles de sotobosque y los árboles más bajos de dosel que son más abundantes incluyen a *Alchornea latifolia*, *Alibertia edulis*, *Belotia cambelli*, *Bumelia persimilis*, *Cassia grandis*, *Blepharidium mexicanum*, *Bursera simaruba*, *Guarea excelsa*, *Hasseltia dioica*, *Licaria pekii*, *Orthion sessile*, *Pithecellobium arboreum*, *Quararibea*

funnebris, *Sckingia salvadorensis*, *Wimera bartletii* y *Zuelania guidonia*. Cabe mencionar que las asociaciones florísticas de esta región se continúan con las del Petén en Guatemala y las dos áreas en conjunto contienen muchas especies vegetales endémicas (Breedlove 1970, Pennington y Sarukhán 1998).

Aparte de los árboles y arbustos, en el estrato inferior de la comunidad son muy abundantes las plantas herbáceas umbrófilas de grandes hojas y varias especies de palmas, algunas espinosas y casi siempre con hojas pinnadas que imprimen la característica fisonómica de este estrato que se sitúa a unos 2 o 4 m del nivel del suelo. Una forma típica de la selva la representan los abundantes bejuocos y plantas trepadoras, con tallos que pueden alcanzar un grosor semejante al de algunos árboles y cuyo follaje se localiza sobre las copas del estrato superior, estas plantas incluyen algunas especies de *Ficus* y *Clusia*. Las plantas epífitas, que incluyen numerosas bromeliáceas, aráceas y orquidáceas son otra forma de vida característica de este tipo de vegetación (Pennington y Sarukhán 1998).

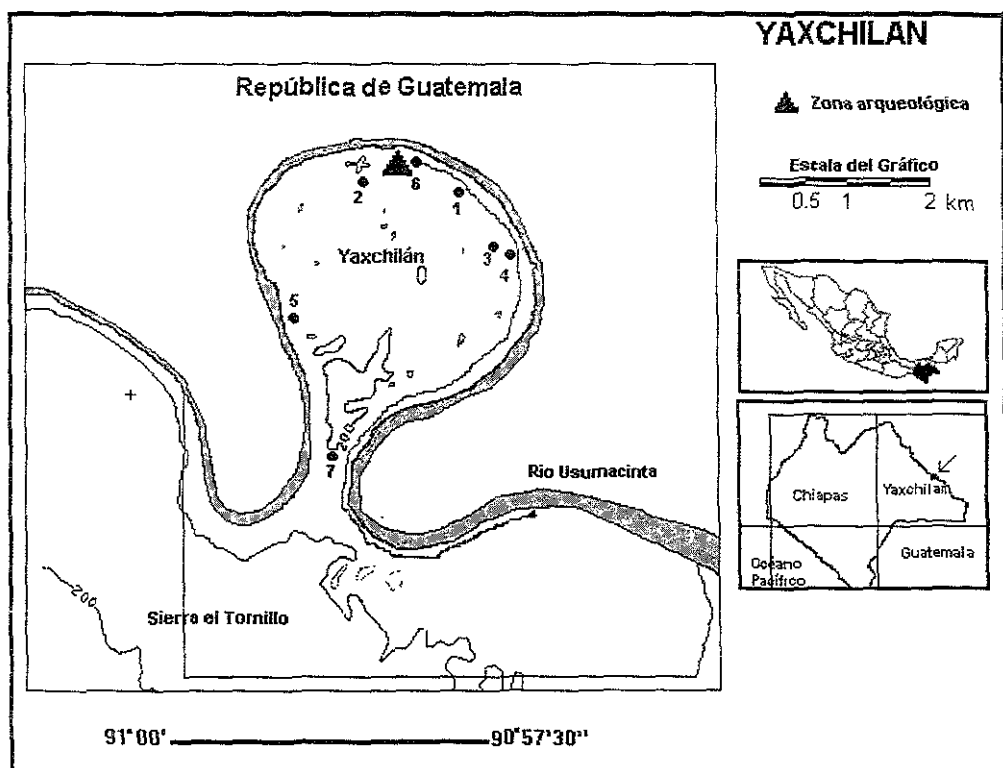


Figura 1. Mapa de localización del Monumento Natural Yaxchilán. Sitios de muestreo: 1 (Zona arqueológica), 2 (Campamento INAH), 3 (Curva noreste de la omega), 4 (Borde este de la omega), 5 (Borde oeste de la omega), 6 (Porción norte de la omega) y 7 (Garganta de la omega).

OBJETIVOS

Dado que siete especies de dendrocoláptidos ocurren en la localidad de Yaxchilán, Chiapas, sus relaciones de uso de recursos alimenticios (dietas) pueden ser un componente importante en la dinámica de la comunidad que les permita su coexistencia, ya sea mediante el uso de diferentes recursos alimenticios, o proporciones diferentes de un mismo recurso, uso de presas de tamaños diferentes, sustratos diferentes de forrajeo o especialización de las especies de trepatroncos sobre ciertas presas. De manera, que para escrutar la idea de que las dietas son importantes en el reparto de nicho, permitiendo la coexistencia de estas especies, se plantearon los siguientes objetivos:

- 1.- Determinar cualitativa y cuantitativamente la dieta de los dendrocoláptidos y el solapamiento en el uso de recursos alimenticios entre especies.
- 2.- Determinar diferencias o especializaciones en uso de alimentos para cada especie.
- 3.- Determinar si existen diferencias en el tamaño de presas que usan las especies de dendrocoláptidos.
- 4.- Con base en un muestreo de presas potenciales de suelo y árboles observar si existen posibles diferencias en el uso de sustratos de forrajeo entre las especies.

MÉTODO

Durante siete periodos de 8 a 12 días de trabajo de campo llevados a cabo aproximadamente cada dos meses de diciembre de 1997 a febrero de 1999 (en total 67 días de trabajo efectivo; cuadro 1), se llevó a cabo el proyecto "Caracterización Biológica del Monumento Natural Yaxchilán", en el cual se realizó un inventario de la avifauna de esta localidad y colateralmente se obtuvo la información para el presente trabajo. En dicho inventario se recolectaron organismos y de esta manera se aprovecharon los ejemplares de las diferentes especies de dendrocoláptidos, así como sus respectivos tractos digestivos y mollejas para determinar sus dietas.

Los dendrocoláptidos se capturaron mediante redes ornitológicas (10 redes de 12 m de largo por 2.5 m de alto, con abertura de malla de 2.5 cm y colocadas a 20-30 cm del suelo). Debido a los requerimientos del inventario avifaunístico, las redes se colocaron en siete sitios dentro del área del Monumento en las diferentes fechas de trabajo de campo (Zona arqueológica, Campamento INAH, Curva noreste de la Omega, Borde este de la Omega, Borde oeste de la Omega, Porción norte de la Omega y Garganta de la Omega; Fig. 1). Estos sitios de muestreo se seleccionaron con la premisa de que estuvieran localizados dentro de la vegetación de selva, y en ellos las redes se colocaron en lugares con vegetación abundante en el sotobosque, lejos de senderos y separadas una de otra por al menos 50 m de distancia. Las redes se abrieron durante todos los días de trabajo de campo de 6:00 o 7:00 a.m. a las 18:00 o 19:00 pm. cuando la lluvia lo permitió y se revisaron aproximadamente cada dos horas para recoger los ejemplares capturados.

Los dendrocoláptidos recolectados se prepararon para colección científica y se depositaron en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC), UNAM. Siguiendo las especificaciones de Llorente *et al.* (1985) y Foster y Cannell (1990), de cada ejemplar se midió con un vernier la longitud de la cuerda alar y de la cola, así como la longitud, la altura y la anchura del pico a partir de los nostrilos, se registró su peso (mediante una pesola de 100g), condición de grasa, sexo y estado reproductivo a partir de parche de incubación activo, protuberancia cloacal o gónadas muy agrandadas (testículos y ovarios de más de 0.7 cm de diámetro y óvulos de más de 0.5cm), aunque en muchas especies neotropicales la regresión de las gónadas no es completa aún después que ha pasado la temporada reproductiva (Foster 1975).

De cada ejemplar recolectado se obtuvo el tracto digestivo y la molleja, los cuales se preservaron con alcohol al 70% en frascos de plástico, posteriormente, en el laboratorio se analizaron para determinar los alimentos ingeridos por las aves.

Con base en el conocimiento previo de que los dendrocoláptidos capturan presas sobre los troncos de árboles y en suelo cuando forrajean siguiendo a las hormigas marabuntas, se elaboró una colección de referencia de presas potenciales recolectadas en ambos sustratos lo que facilitó el estudio de sus dietas (Cooper y Whitmore 1990, Loiselle y Blake 1990, Rosenberg y Cooper 1990). Los artrópodos de la corteza de árboles se recolectaron durante todas las temporadas de trabajo de campo, excepto la de diciembre de 1997 (Cuadro 1); dicha recolecta se realizó mediante 10 trampas colocadas cada una de ellas a una altura de 2.0-2.5 m del suelo en troncos de más de 40 cm de diámetro de árboles de corteza rugosa; las trampas estuvieron dispersas dentro de la vegetación de selva y estuvieron separadas una de otra por una distancia de más de 50 metros y durante todo el trabajo de campo permanecieron colocadas en los mismos troncos cerca del sitio "Campamento INAH".

Las trampas para capturar presas en árboles fueron una modificación de las usadas por Mariani y Manuwal (1990), y consistieron de un recipiente desechable de plástico de bebidas comerciales cuyos extremos fueron cortados e invertidos, de manera que la parte superior cónica quedó en la parte inferior de la trampa, pero como un embudo invertido y ambas partes se sellaron con silicón, mientras que la parte inferior se colocó como tapa removible.

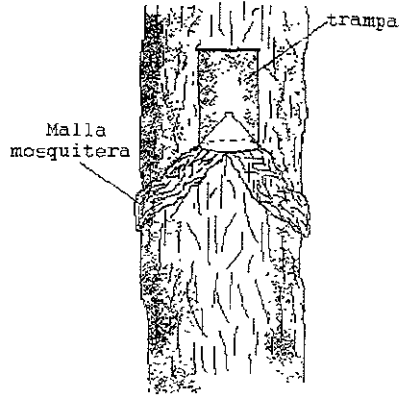


Fig. 2 Trampa para captura de presas potenciales de corteza de árboles.

En la parte inferior la trampa llevó sujeta mediante silicón una malla de plástico (tela mosquitera), la cual se colocó alrededor del tronco del árbol mediante grapas y sirvió como guía para dirigir a los artrópodos hacia el interior de la misma (figura 2). Al inicio y al final de cada período de trabajo de campo las trampas se cargaron con alcohol al 70% para matar y preservar a los organismos capturados, los cuales se recolectaron también al inicio y al final de los mismos y se preservaron con alcohol al 70% en frascos etiquetados con el tipo de trampa y fecha en que se recolectaron las presas potenciales.

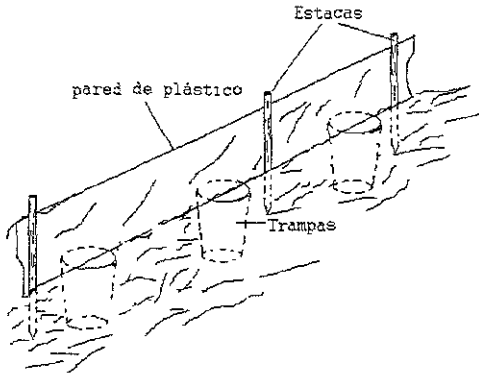


Fig. 3. Trampas para la captura de presas potenciales de suelo.

Una muestra de los artrópodos de suelo se recolectó mediante 10 “trampas de hoyo”, las cuales fueron modificaciones de las propuestas por Morón y Terrón (1988), éstas consistieron de recipientes de plástico (cestos para basura de 30 centímetros de profundidad y de 20 cm de diámetro en la boca) enterrados hasta el nivel del suelo conteniendo un poco de alcohol al 70% o agua para que los organismos quedaran atrapados.

Las trampas se colocaron separadas a una distancia de 3-4 m en una línea, y para dirigir las presas potenciales hacia ellas se colocó a nivel del suelo y a lo largo de la línea de trampas una pared de plástico de 50 cm de altura sostenida por estacas de madera, la cual pasó por el centro de la boca de las mismas (Fig. 3); las trampas se revisaron cada día y al final de cada período de trabajo de campo se

quitaron. Los organismos capturados se preservaron en alcohol al 70% en frascos etiquetados con datos sobre el tipo de trampa y fecha de recolecta. Estas trampas también fueron empleadas para capturar anfibios, reptiles y mamíferos pequeños, por lo que los muestreos se realizaron en lugares diferentes de los sitios “Campamento arqueológico INAH, y Porción Norte de la Omega” durante 4 períodos de trabajo de campo (cuadro 1).

Cuadro 1. Fechas de trabajo de campo realizado en Yaxchilán, Chiapas.

Periodos de trabajo de campo		Colecta de aves	Muestreo de presas potenciales de árboles	Muestreo de presas potenciales de suelo
3-18 de diciembre de 1997	(12)	X		
6-19 de febrero de 1998	(10)	X	X	
2-14 de abril e 1998	(9)	X	X	X
19-30 de junio de 1998	(9)	X	X	X
19-31 de agosto de 1998	(10)	X	X	X
26 de Oct.-8 de Nov. de 1998	(8)	X	X	
31 de Ene-12 de Feb. De 1999	(11)	X	X	X

Entre paréntesis el número efectivo de días de trabajo de campo.

Las presas potenciales recolectadas en las trampas y las presas encontradas en los contenidos estomacales se determinaron generalmente a nivel de orden, familia y ocasionalmente a género mediante un microscopio estereoscópico con micrómetro, bibliografía especializada (Dillon y Dillon 1972, Borrór *et al.* 1981, Vázquez 1987, Morón y Terrón 1988) y con la ayuda de entomólogos de la Facultad de Ciencias y del Instituto de Biología, UNAM.

Siguiendo la técnica de Servat (1993), algunas presas potenciales completas o desmembradas, así como partes representativas de presas encontradas en los contenidos estomacales fueron montadas en portaobjetos, que se etiquetaron con el nombre del organismo o de la parte del cuerpo del mismo (élitro, pata, tórax, mandíbula, colmillos de quelíceros, cabeza, etc.), tipo de sustrato en que se colectó, fecha de colecta o nombre y número de catálogo del dendrocoláptido que consumió dicho organismo. Lo anterior sirvió como una colección de referencia de presas y partes de ellas para comparaciones posteriores al revisar los contenidos estomacales.

Los organismos recolectados en las trampas fueron contados y cuando fue posible se midió de ellos su longitud total, así como la longitud de partes que resisten el proceso de digestión, por ejemplo: cabezas y élitros de coleópteros; cabezas de hemípteros, homópteros, termitas, hormigas, avispas, dípteros; colmillos de los quelíceros de arañas; opérculos de la concha de caracoles y mandíbulas para ortópteros, orugas, termitas, etc. (Chapman y Rosenberg 1991 y observación personal; ver Apéndice 1).

Con los datos de longitud total en relación con la longitud de alguna de las partes del cuerpo, se calcularon funciones de regresión lineal para algunos de los tipos de presas potenciales y junto con las obtenidas por Calver y Wooller (1982), se usaron para estimar el tamaño de las presas encontradas en los contenidos estomacales.

A su vez, los contenidos estomacales fueron examinados para separar, contar y determinar las presas consumidas. Ocasionalmente en los contenidos estomacales se encontraron presas casi completas y de ellas se midió su longitud total, sin embargo, la mayoría de las veces se midieron partes representativas de las mismas y con base en ellas y mediante las funciones de regresión lineal ya mencionadas se estimó el tamaño completo de algunas de las presas ingeridas.

Cuando las presas ingeridas no se encontraron completas, éstas fueron contadas de la siguiente manera: cada cabeza contó como un animal; un cefalotorax contó como una araña y cuando no fue posible reconocer esta estructura, los dientes o colmillos de los quelíceros de las arañas (presentan dos del mismo

tamaño) fueron medidos y separados por tamaño, así cada par de igual tamaño contó como una araña, y cuando se hallaron colmillos de tamaños diferentes cada uno de ellos contó como una araña; de igual manera se procedió con las mandíbulas de ortópteros, orugas y termitas, ya que estos organismos también presentan un par de estas estructuras; los élitros, cuando no se encontraron cabezas de coleópteros, fueron medidos y separados por tamaño y agrupados por caracteres de coloración u ornamentación, así cada par contó como un coleóptero, mientras que cada uno de los élitros de tamaños o características diferentes para los cuales no se halló su par contaron también como un individuo; cada uno de los opérculos contó como un caracol, etc. (Calver y Wooller 1982, Chapman y Rosenberg 1991, Beltzer *et al* 1995, Prado-Herrera 1998, obser. pers.).

Los organismos recolectados en las trampas después de determinados fueron almacenados en frascos con alcohol al 70%, mientras que los fragmentos determinados y no determinados fueron separados en sobres de papel aluminio y guardados en frascos con datos del dendrocoláptido del que se obtuvo.

Para evaluar de manera global si el número de contenidos estomacales recolectados para cada una de las especies de dendrocoláptidos fue suficiente para describir sus dietas, se representó en una curva acumulativa el número de tipos de presas encontrados en cada uno de ellos; la curva resultante se ajustó para extrapolar el número máximo posible de alimentos en las dietas, así como el número de contenidos estomacales necesarios para ello utilizando el siguiente modelo (Gutiérrez 1984):

$$Al(Ce_i) = Al_{\infty} [1 - e^{-k(Ce_i + AlCe_0)}]$$

donde:

$Al(Ce_i)$ = No. de alimentos en el i contenido estomacal.

Al_{∞} = Número máximo de alimentos a encontrar o asíntota

$-k$ = una constante de crecimiento calculada a partir de los datos observados.

$AlCe_0$ = Número hipotético de alimentos en el contenido estomacal cero calculado a partir de los datos observados.

Las dietas, tanto por temporadas de trabajo de campo y global fueron analizadas mediante tres tipos de datos: "porcentaje de ocurrencia" (% Oc., porcentaje del número de contenidos estomacales con respecto al total recolectado de una especie de ave, en que un tipo de presa ocurrió), "frecuencia" (número de individuos de cada tipo de presa registrado en cada molleja) y mediante la "proporción promedio" de presas. Este último tipo de datos se obtuvo a partir de contabilizar el número total así como la frecuencia de cada tipo de presa, para posteriormente obtener la proporción de cada presa en cada una de las mollejas, finalmente las proporciones de cada presa fueron promediadas para su análisis (Rosenberg y Cooper 1990, Chapman y Rosenberg 1991).

La diversidad de presas en los sustratos árboles y en suelo, en la dieta por temporadas de trabajo de campo y en la dieta global de cada especie de trepatronco, se calculó con base en el índice de diversidad de Shannon. Para observar diferencias entre valores de diversidad de presas se estimó la varianza del índice de diversidad de Shannon como:

$$\text{Var } H' = \sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2 / N + S-1 / 2N^2$$

con lo cual se realizaron pruebas de t Student siguiendo el método de Hutchinson (Magurran 1987):

$$t = (H'_1 - H'_2) / (\text{Var } H'_1 + \text{Var } H'_2)^{1/2}$$

donde H'_i es la diversidad de presas en la dieta de la especie i , tipo de trampa o fecha de colecta, $\text{Var } H'_i$ es su varianza y p_i la proporción de la presa i . Los grados de libertad se calcularon como:

$$g.l. = (\text{Var } H'_1 + \text{Var } H'_2)^2 / (\text{Var } H'_1)^2 / N_1 + (\text{Var } H'_2)^2 / N_2$$

donde N_1 y N_2 son el número total de individuos en las muestras 1 y 2.

Las presas importantes en cada sustrato muestreado y en las dietas de los trepatroncos tanto en los diferentes meses de colecta y globalmente se calcularon mediante los datos de frecuencia y proporción promedio de presas a través del número 1 (N_1) de Hill: $N_1 = e^{H'}$

donde e es la base del logaritmo natural y H' es el índice de diversidad de Shannon $-S = \sum p_i \log p_i$, en donde p_i es la proporción del tipo de alimento i en la dieta de cada ave, organismos por tipo de trampa o en mollejas por fecha de trabajo de campo por ejemplo.

Este índice al combinar la riqueza específica o número total de presas y la equitatividad o abundancia de las mismas, ya sea en trampas o en dietas, permite ponderar cada presa o alimento por su proporción y al incrementarse ésta, se le da menos peso a los alimentos raros y se obtienen valores más bajos de este índice de diversidad de presas. El valor del número de Hill es máximo cuando todas las presas contribuyen con las mismas proporciones y mínimo cuando pocas presas contribuyen con las mayores proporciones; el rango es de 1 a n , donde n es el número total de presas. Los índices de diversidad de Shannon y de Hill fueron calculados mediante el programa Spdivers.bas de Ludwig y Reynolds (1988).

Con las "proporciones promedio" de presas se calculó el solapamiento de dieta entre especies utilizando los índices de Petraitis (1979), que se basan en la probabilidad de que la utilización de recursos (alimentos) por una especie sea idéntica a la de otra. Estos índices de solapamiento específico (entre un par de especies) y de solapamiento general (entre todas las especies) son los ejecutados en el programa Spovrlap.bas (Ludwig y Reynolds 1988) y que se empleó en este trabajo.

En estos índices el uso relativo de los tipos de presas por cada especie de trepatronco es llamado su "curva de utilización de recursos"; en el caso del Solapamiento Específico (SE), el índice prueba la hipótesis nula de que dos especies se solapan completamente, es decir, que sus curvas de utilización de recursos son iguales (Ludwig y Reynolds 1988), así, el SE de la especie i sobre la k y viceversa es calculado como:

$$SE_{i,k} = e^{E_{i,k}} \quad \text{y} \quad SE_{k,i} = e^{E_{k,i}} \quad \text{respectivamente y donde}$$

$$E_{i,k} = \sum (p_{ij} \ln p_{kj}) - \sum (p_{ij} \ln p_{ij}) \quad \text{y} \quad E_{k,i} = \sum (p_{ki} \ln p_{kj}) - \sum (p_{ki} \ln p_{ki})$$

donde, p_{ij} y p_{kj} representan el uso de la especie i y k sobre el recurso j . El SE toma valores de 0 (no hay solapamiento) a 1 (el solapamiento es completo).

Posteriormente, para probar la hipótesis nula que el solapamiento específico de la especie *i* sobre la *k* y viceversa es completo, se calcula el estadístico $U_{i,k} = 2N_i \ln(SE_{i,k})$ y $U_{k,i} = 2N_k \ln(SE_{k,i})$ donde $U_{i,k}$ y $U_{k,i}$ se distribuyen como una ji-cuadrada con *r*-1 grados de libertad y si U es mayor que el valor crítico de ji-cuadrada de tablas se rechaza la hipótesis nula.

Con este índice se calculan dos valores de solapamiento entre las especies *k* e *i*, esto se debe a que la medida de solapamiento no es simétrica entre las especies, por lo que el índice estima el grado en el que el nicho de la especie *k* se solapa con la especie *i* y viceversa. Así, si la especie *k* se especializa en una subserie de recursos utilizados por una especie más generalista como la especie *i*, entonces desde el punto de vista de la especie *k* el solapamiento es total, pero desde el punto de vista de la especie *i*, el solapamiento es parcial.

El Solapamiento General (SG) es definido por Petraitis (1979), como la probabilidad de que la curva de utilización de recursos de todas las especies sea obtenida de una curva de utilización de recursos común. En este caso el índice prueba la hipótesis nula de que hay un solapamiento completo entre todas las especies (Ludwig y Reynolds 1988) y se calcula como: $SG = e^E$, donde *E* es computado como $E = \sum \sum [n_{ij} (\ln c_j - \ln p_{ij})] / T$

La definición de los términos de este índice y los anteriores se proporcionan en el cuadro 2. La función para probar la hipótesis nula de SG es:
 $V = -2T \ln SG$,

que se distribuye como una ji-cuadrada con (S-1)(r-1) grados de libertad; los resultados se interpretan de forma que si la V excede el valor crítico en tablas de ji-cuadrada, entonces la hipótesis nula de solapamiento completo se rechaza. El SG también toma valores de 0 (no hay solapamiento) a 1 (el solapamiento es completo) (Ludwig y Reynolds 1988).

Cuadro 2. Términos para computar las medidas de solapamiento general y específico.

Especies	Recursos (r)			Total
	1	2	3	
1	$n_{1,1}$	$n_{1,2}$	$n_{1,3}$	N_1
2	$n_{2,1}$	$n_{2,2}$	$n_{2,3}$	N_2
Total	t_1	t_2	t_3	T
Proporción (1)	$p_{1,1}$	$p_{1,2}$	$p_{1,3}$	
Proporción (2)	$p_{2,1}$	$p_{2,2}$	$p_{2,3}$	
Proporciones combinadas	c_1	c_2	c_3	
$N_i = \sum (n_{i,j}) \quad t_j = \sum (n_{i,j}) \quad T = \sum (t_j) \quad p_{i,j} = n_{i,j} / N_i \quad c_j = t_j / T$				

En este caso se utilizan por ejemplo tres clases de recursos (r=3) que son utilizados por dos especies (S=2); *i* *j* representan la especie *i* y el recurso *j*. Modificado de Ludwig y Reynolds 1988.

Con el programa Sudist.bas y Cluster.bas (Ludwig y Reynolds 1988) y con los datos de proporciones promedio de presas en las dietas, se calcularon coeficientes de "distancias de cuerda" (este coeficiente da gran importancia a las proporciones relativas, en este de caso de presas en la dietas de las especies de dendrocoláptidos y consecuentemente menos importancia a sus cantidades absolutas). Las distancias de cuerda toman valores de 0 a $\sqrt{2}$. Con estos coeficientes de distancia se aplicó un análisis de agrupamiento (UPGMA: unweighted pair-group method with arithmetic averages) para observar que especies, respecto a su alimentación, guardaban más similitud y con base en ello tratar de explicar el reparto de recursos alimenticios entre ellas.

Pruebas de χ^2 cuyas probabilidades fueron ajustadas a un alfa de 0.05 a través del método Bonferroni (Rice 1989), fueron usadas para comparar las "frecuencias de presas" colectadas en suelo con las de árboles en las diferentes temporadas de trabajo de campo, y para comparar las frecuencia de captura de un mismo sustrato en las diferentes temporadas. También fueron usadas para comparar las frecuencias globales de presas entre dietas y para comparar porcentajes de ocurrencia de las presas. Las pruebas de χ^2 se realizaron con el programa Statistical versión 98.

Las proporciones promedio de presas en las dietas globales se analizaron mediante anovas y pruebas de comparación múltiple de medias (HSD) de Tukey. Estas pruebas también se utilizaron para realizar comparaciones del tamaño de cuatro caracteres morfológicos de las especies de trepatroncos (longitud, altura y anchura del pico y peso de las especies), así como comparaciones del tamaño de presas que los dendrocoláptidos consumieron. Pruebas de Kruskal-Wallis y U de Mann-Whitney fueron utilizadas para comparar las proporciones promedio de presas en las dietas durante las diferentes temporadas de colecta, ya que el tamaño de muestra de mollejas recolectadas en cada temporada fue muy pequeño. Estas pruebas fueron calculadas con el programa Statistical versión 98.

Mediante el coeficiente de correlación de Pearson (r) calculado con el programa Statistical versión 98 se analizó la asociación de diversidad de presas potenciales en los sustratos suelo y árboles y la diversidad de presas en las dietas de los trepatroncos. También se analizó la asociación de las variables morfológicas longitud, altura y anchura del pico y peso de las especies de trepatroncos con el tamaño promedio de presas consumidas. Cabe mencionar que no es muy claro si existe pseudoreplicación potencial en los análisis de correlación utilizando los tamaños promedio de presas (Hurlbert 1984). Pero considero que en muchos casos las presas capturadas por los dendrocoláptidos representan eventos independientes (excepto ataques sobre nidos de algún tipo de presas, por ejemplo hormigas) como también lo indican Chapman y Rosenberg (1991).

Considerando posibles diferencias en los tamaños de los caracteres peso (tamaño), longitud, altura y anchura del pico entre trepatroncos, se analizó la variedad de tamaños de presas ingeridas, para lo cual a partir de los tamaños estimados de las presas encontradas en las mollejas de cada especie de trepatroncos se calculo el coeficiente de variación, y a este último se le aplicó el factor de corrección propuesto por Sokal y Braumann (1980):

$$V^* = (1 + 1/4n) V$$

donde $V = s / \bar{x}$; s es la desviación estandar de la muestra y \bar{x} la media de la muestra.

RESULTADOS**Muestreo de presas potenciales en el sustrato suelo y árboles**

Las presas potenciales de suelo se muestrearon en los meses de Abril, Junio, Agosto de 1998 y Febrero de 1999, mientras que una muestra de las de árboles se obtuvo en todos los períodos de trabajo de campo, excepto Diciembre de 1998. En ambos sustratos se registraron 43 tipos de presas potenciales, de las cuales 21 se recolectaron en ambos sustratos, otras 15 únicamente en árboles y otras 6 únicamente en suelo (cuadro 3 y 4).

Cuadro 3. Presas potenciales recolectadas en trampas de suelo por fecha de trabajo campo.

Organismos	Abril 98		Junio 98		Agosto 98		Febrero 99	
	n	L.P.	n	L.P.	n	L.P.	n	L.P.
Caracoles	3**	11.3	1	7.8	3**	6.6		
Amplipígidos*					1	37.0		
Solífugos*			4**	16.3			2	10.5
Arañas			2**	4.5	15**	11.5	25**	17.2
Diplopodos*					4**	85.5		
Quilópodos					3**	61.6		
Ortópteros			1	--	12**	4.3	1	10.0
Blatidos*							1	10.2
Hemípteros			12**	18.5			1	32.3
Homópteros	1	4.3	1	6.8				
Neurópteros*			1	20.0				
Coleópteros			4**	19.8	6**	5.2	1	10.7
Curculiónidos			1	7.9				
Sbfam. Cryptorhynchinae			2**	13.9				
Erotilidos*			1	11.5				
Escarabeidos			14**	32.0	2	8.5	1	31.0
Etafilínidos			1	10.2				
Lepidópteros							1	12.0
Dípteros	5**	6.9						
Formicidae							4**	12.4
<i>Eciion burchelli</i> *					1	8.1	50**	8.5
<i>Camponotus sp.</i>					1	11.0	1	12.0
<i>Atta cephalotes</i>							5**	14.9
<i>Dolichoderus sp.</i>			3**	6.5	2	13.0	40**	5.6
<i>Cryptopone sp.</i>					8**	10.4	52**	12.2
<i>Pseudomyrmex sp.</i>	2**	4.86						
Avispas							1	39.8
Orugas					10**	43.1	1	16.4

n: número de individuos; L.P. Longitud promedio en mm; *organismos recolectados sólo en este sustrato;

**presas importantes por su abundancia por período de colecta con base en el N1 de diversidad de Hill.

Cuadro 4. Presas potenciales recolectadas en corteza de árboles por fecha de trabajo de campo.

Organismos	Febrero 98		Abril 98		Junio 98		Agosto 98		Octubre 98		Febrero 99	
	N	L. P.	N	L. P.	N	L. P.	N	L. P.	N	L. P.	N	L. P.
Caracoles					7**	10.2	10**	3.4	38**	6.0	21**	6.8
Escorpiones*									1	---		
Pseudoescorpión*			1									
Arañas			2	12.6	28**	6.3	18**	7.9	4**	6.5	10**	7.4
Quilópodos					3	---			2	---	1	10.0
Ortópteros					6**	3.5	3**	9.8			5	11.2
Termitas*			27**	9.7								
Mantidos*											2	11.5
Hemípteros			1	13.9	3	9.3	2**	4.2			1	---
Homópteros			11**	5.8	11**	5.5	11**	7.6	4**	5.0	21**	12.4
Coleópteros	1	3.2	3**	5.1	21**	8.3	1	8.8	9**	8.3	6**	4.9
Brentidos*			3**	16.6					2	19.2		
Cerambicidos*											2	9.8
Coccinellidos*			2	2.7					1	18.3	2	10.3
Curculionidos			2	8.4	10**	12.1	2**	4.0	1	3.2		
Cryptorhynchinae	1	6.6	2	6.6	1	---	1				3	7.1
Escoltídeos*			7**	---	12**	---	2**	2.5	8**	2.2	14**	2.5
Escarabeidos			1	8.0					1	3.9	1	5.1
Estafilínidos					1	13.0						
Elateridos*							1	---				
Lepidópteros							1	2.8			3	13.5
Dípteros	36**	---	8**	9.0			10**	4.3	4**	4.4	105**	3.8
Formicidae	2**	---			23**	---			1	8.1		
<i>Neivamyrmex sp*</i>					25**	6.5					1	7.4
<i>Camponotus sp.</i>									1	9.0	5	11.1
<i>Aita cephalotes</i>							4**	8.4				
<i>Pheydole sp.*</i>			12**	3.8	20**	---	5**	2.9	2	2.1	22**	2.3
<i>Zacryptocerus sp.*</i>	1	4.4	4**	---	19**	6.5	1	3.8	3**	---	4	---
<i>Dolichoderus sp.</i>	1	9.1	4**	7.0	16**	---	11**	5.9	2	5.5	11**	6.6
<i>Cryptopone sp.</i>			2	13.7			1	15.0				
<i>Pseudomyrmex sp</i>	1	4.4	40**	7.4	16**	5.4	4**	5.8			6**	7.4
Avispas					14**	---			3**	---	1	9.2
Abejas*					4**	6.0			1	---	2	9.9
Anfibios *					1	---						
Lagartijas*					7**	---						
Orugas			1	50.0	13**	13.1	1	22.0	8**	20.0		

n: número de individuos recolectados; L.P.: Longitud promedio en mm. *Organismos recolectados sólo en este sustrato; **presas importantes por su abundancia por período de colecta con base en el N1 de diversidad de Hill.

En los árboles, durante las diferentes fechas de trabajo de campo, se recolectó un número mayor de individuos y riqueza de tipos de presas que en el suelo, sin embargo, al comparar los periodos de muestreo con datos para ambos sustratos no se observaron diferencias significativas en los valores de diversidad de presas, aunque dichos valores fueron más altos para el sustrato árboles (fig. 4; todas las $t > p = 0.05$ con diferentes grados de libertad, cuadro 5).

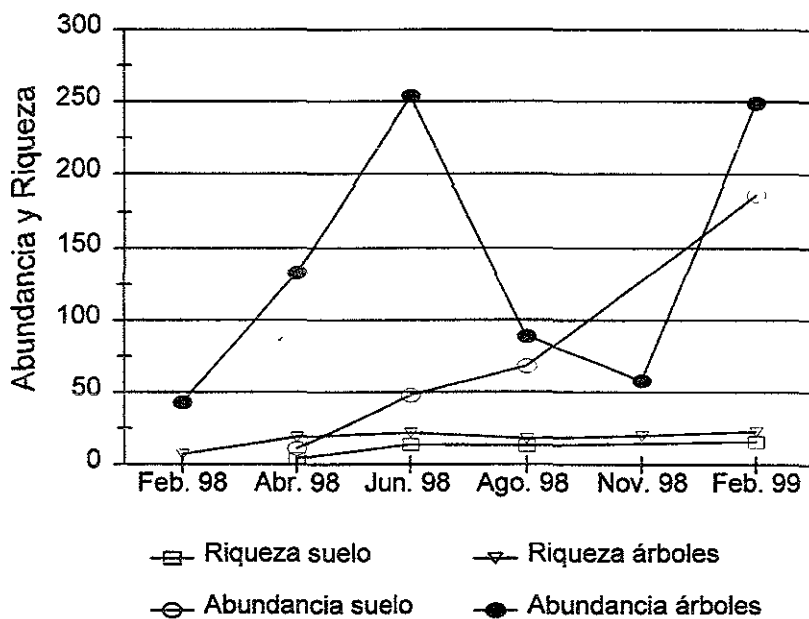


Figura 4. Abundancia y riqueza relativa de presas potenciales en suelo y árboles por mes de muestreo.

Cuadro 5. Diversidad (índice de Shannon y N1 de Hill, entre paréntesis) de presas potenciales en suelo y árboles por mes de colecta y pruebas de t para comparar valores de diversidad (Shannon) entre sustratos.

Mes	Div. sue.	var. sue.	n sue.	Div. árb.	var. árb.	n árb.	t	g.l
Feb. 98	---	---	---	0.72 (2)	1076	43	---	---
Abr. 98	1.24 (3)	1.46	11	2.27 (10)	7.95	133	33	132
Jun. 98	2.12 (8)	3.92	48	2.82 (17)	7.79	261	20	248
Ago. 98	2.22 (9)	4.45	68	2.47 (12)	4.63	89	8	154
Oct. 98	---	---	---	2.27 (9)	671	96	---	---
Feb. 99	1.78 (6)	12.82	187	2.19 (9)	12.46	249	78	425

Div. (índice de diversidad); var. (varianza); n (número de individuos); g.l. (grados de libertad.). Ninguna t resultó significativa a $p = 0.05$.

Sin embargo, la frecuencia de 12 presas potenciales capturadas tanto en suelo como en árboles difirió significativamente en los meses en que se contó con datos para ambos sustratos, así, en Abril se capturaron más caracoles en suelo y más dípteros en árboles; en Junio se capturaron más coleópteros escarabeidos, hemípteros, solífugos y hormigas *Cryptopone sp.* en suelo; en Agosto las abundancias de las presas no difirieron y en Febrero de 1999 en los árboles se capturaron más caracoles, dípteros, hormigas *Pheydole sp.* y homópteros, mientras que en suelo se capturaron más hormigas *Eciton burchelli*, *Cryptopone sp.*, *Dolichoderus sp.* y arañas (cuadro 6).

Cuadro 6. Presas potenciales cuya frecuencia difirió significativamente en árboles y suelo en meses con datos para ambos sustratos.

Mes	Organismos	Suelo	Arboles.	X ²	p	p. aj.
Abril	Caracoles	0	3	24.88	0	0.0025
	Dípteros	8	5	14.74	0.0001	0.0026
Junio	Escarabeidos	0	14	73.14	0	0.0018
	Hemípteros	3	12	44.9	0	0.0019
	Solífugos	0	4	16	0.0001	0.0025
	<i>Cryptopone sp.</i>	0	3	10.61	0.0011	0.0022
Febrero99	Caracoles	21	0	14.78	0.0001	0.0016
	Dípteros	105	0	101.58	0	0.0017
	<i>Eciton burchelli</i>	0	50	72.59	0	0.0017
	<i>Cryptopone sp.</i>	0	52	75.99	0	0.0018
	<i>Dolichoderus sp.</i>	11	40	28.16	0	0.0019
	<i>Pheydole sp.</i>	22	0	15.6	0.0001	0.0022
	Homópteros	21	0	14.78	0.0001	0.0022
Arañas	10	25	11.42	0.0007	0.0021	

X² (Prueba de ji cuadrada); p (probabilidad); p.aj. (probabilidad ajustada a un alfa de 0.05 mediante el método Bonferroni).

En el suelo, la abundancia y riqueza de las presas potenciales tendió a aumentar de Abril a Febrero de 1999, observándose en este último mes la mayor captura de individuos (187) y la mayor riqueza de presas (16 tipos), pero no se contaron con datos de noviembre de 1998 (figura 4). Los valores más altos de diversidad de presas potenciales en este sustrato se registraron en Junio y Agosto (índice de Shannon 2.12 y 2.22 respectivamente; cuadro 5), pero no se observaron diferencias significativas al comparar los valores de diversidad entre los diferentes meses de muestreo (todas las $t > p = 0.05$ con diferentes grados de libertad; cuadro 5 y 7).

Sin embargo, la frecuencia de ocho tipos presas potenciales de suelo difirieron significativamente durante los meses de muestreo en que se contó con datos, así, en Abril se capturaron más dípteros que en Junio; en Junio más hemípteros y coleópteros escarabeidos que en Agosto y en Agosto se capturaron más orugas, ortópteros y coleópteros que en Febrero de 1999, mientras que en este último mes se capturó con respecto a Agosto una mayor cantidad de hormigas *Dolichoderus sp.* y *Eciton burchelli* (cuadro 3 y 8); las frecuencias del resto de las presas potenciales no difirieron significativamente.

El valor calculado de diversidad de Hill (N1), permitió considerar que en el suelo en el mes de Abril las presas potenciales importantes por su frecuencia fueron tres (dípteros, caracoles y hormigas

Pseudomyrmex sp.), en Junio fueron ocho (coleópteros, coleópteros scarabeidos, hemípteros, solífugos, hormigas *Dolichoderus sp.*, gorgojos criptorinquinidos y arañas), en Agosto fueron 9 (arañas, ortópteros, orugas, hormigas *Cryptopone sp.*, coleópteros, diplópodos, caracoles, chilópodos y coleópteros scarabeidos) y en Febrero de 1999 las presas importantes fueron seis (hormigas de la familia Formicidae, *Cryptopone sp.*, *Eciton burchelli*, *Dolichoderus sp.*, *Atta cephalotes* y arañas) (Cuadro 3 y 5).

Respecto al sustrato árboles la mayor abundancia y riqueza relativa de presas potenciales se registró en Junio de 1998 y Febrero de 1999 (fig. 4), mientras que los valores más altos de diversidad se registraron en Junio y Agosto de 1998 (índice de Shannon 2.82 y 2.47 respectivamente; cuadro 5), pero tampoco se observaron diferencias significativas entre los valores de diversidad calculados por período de colecta (todas las $t > p = 0.05$ y diferentes grados de libertad; cuadro 7).

En los árboles la frecuencia de ocho presas potenciales difirió significativamente en algunos meses de muestreo, así, la abundancia de los dípteros difirió en todos los meses excepto en Agosto-Octubre, pero la mayor captura de ellos se registró en Febrero de 1998 y Febrero de 1999; en Abril fue mayor la captura de termitas y de hormigas *Pseudomyrmex sp.*; en Junio se capturaron en mayor abundancia hormigas de la familia Formicidae y de la especie *Neivamyrmex sp.* En todos los meses se capturaron arañas, pero sólo en Agosto-Octubre la abundancia de ellas difirió significativamente (18 y 4 individuos respectivamente) aunque el mayor número de ellas fue colectado en Junio y Agosto; finalmente, la abundancia de caracoles y orugas fue significativamente mayor en Octubre (cuadro 4 y 8).

Con base en el índice de diversidad de Hill, en los árboles y en el mes de Febrero de 1998 dos tipos de presas potenciales fueron importantes por su frecuencia (dípteros y hormigas de la familia Formicidae), en Abril fueron diez (hormigas *Pseudomyrmex sp.*, *Pheydole sp.*, termitas, homópteros y coleópteros escolítidos y brentidos, entre otras), en Junio 17 (arañas, hormigas de la familia Formicidae, *Neivamyrmex sp.*, *Pheydole sp.*, *Dolichoderus sp.*, *Pseudomyrmex sp.*, ortópteros, homópteros y orugas, entre otras); en Agosto 12 (caracoles, arañas, homópteros, dípteros, entre otras); en Octubre nueve (caracoles, coleópteros, coleópteros scolytidos, orugas, entre otras) y en Febrero de 1999 también fueron nueve (caracoles, arañas, homópteros, coleópteros escolítidos, dípteros, hormigas *Pheydole sp.*, entre otras) (cuadro 4 y 5).

Por otra lado, a partir de las presas recolectadas en las trampas y midiendo de ellas la longitud total y partes representativas de su cuerpo se calcularon nueve funciones de regresión lineal que posteriormente permitieron estimar la longitud de las presas ingeridas por los dendrocoláptidos. Estas funciones fueron calculadas con base en más de 10 individuos; en el caso de las hormigas, la función fue calculada mediante 138 individuos de diferentes especies, mientras que la función de regresión para los coleópteros de la familia Curculionidae fue calculada incluyendo a los individuos de la subfamilia Cryptorhynchinae (cuadro 9).

Cuadro 7. Pruebas de t para valores de diversidad (Shannon, ver cuadro 5) de presas potenciales de árboles (sobre la diagonal) y suelo (bajo la diagonal) por periodos de muestreo.

t/ g.l	Febrero 1998	Abril 1998	Junio 1998	Agosto 1998	Octubre 1998	Febrero 1999
Febrero 1998		0.35/110	0.48/128	0.44/ 81	0.37/96	0.30/162
Abril 1998	----		0.13/248	0.05/221	0.005/227	0.01/379
Junio 1998	----	0.37/56		0.09/325	0.14/299	0.13/479
Agosto 1998	----	0.40/72	0.03/114		0.05/181	0.06/337
Octubre 1998	----	-----	-----	-----		0.01/336
Febrero 1999	----	0.14/190	0.08/233	0.10/254	-----	

Ninguna valor de t fue significativa a $p=0.05$ y los correspondientes grados de libertad.(g.l).

Cuadro 8. Presas potenciales de suelo y de árboles cuyo frecuencia en suelo y árboles difirió significativamente entre meses de colecta.

Árboles					Suelo				
Meses	Organismos	χ^2	p	p.aj.	Meses	Organismos	χ^2	p	p.aj.
Feb98-Abr	Dípteros	10.05	0	0.0025	Abr-Jun	Dípteros	18.34	0	0.003
	<i>Pseudomyrmex sp.</i>	12.4	0.0004	0.0026	Jun-Ago	Hemípteros	16.36	0.0001	0.0023
Abr-Jun	Termitas*	53.7	0	0.0017		Scarabeidae	14.14	0.0002	0.0025
	<i>Pseudomyrmex sp.</i>	39.4	0	0.0017	Ago-Feb99	Orugas	20.95	0	0.0025
	Dípteros	13.1	0.0003	0.0018		<i>Eciton burchelli</i>	18.35	0	0.0026
	<i>Neivamyrmex sp.</i>	12.0	0.0005	0.0019		Ortópteros	26.75	0	0.0027
	Formicidae	10.9	0.0001	0.002		<i>Dolichoderus sp.</i>	11.03	0.0009	0.0029
Jun-Ago	Dípteros	26.2	0	0.0018		Coleóptera	9.92	0.0016	0.0031
Ago-Oct	Caracoles	17.8	0	0.0018					
	Arañas	9.9	0.0017	0.0019					
Oct-Feb99	Caracoles	45.2	0	0.0017					
	Orugas	17.7	0	0.0018					
	Dípteros	44.5	0	0.0019					
Feb99-Feb 98	Dípteros	23.7	0	0.002					

χ^2 (prueba de ji cuadrada); p (probabilidad de χ^2); p.aj. (probabilidad ajustada a un alfa de 0.05 mediante el método Bonferroni).

Cuadro 9. Funciones de regresión para estimar la longitud de algunas presas ingeridas por dendrocoláptidos (medidas en mm).

Taxón	Función .	Cc	Función	Cc
Dípteros (Bombylidae, Tachinidae, Calliphoridae, Syrphidae y Tabanidae)	2.1ac+5.5		0.9La+3.0	
Coleoptera				
Scarabeidae	4.1ac+3.3	0.95**	0.8Le-0.7	0.99**
Cerambycidae	3.9ac+6.7	0.82**	1.5Le-1.5	0.99**
Cleridae	4.0ac+4.7	0.71**	1.1Le+3.2	0.86**
Buprestidae	4.2ac+3.2	0.95**	1.2Le+1.5	0.99**
Todos los coleópteros anteriores	3.9ac+5.0		1.4Le+1.3	
Curculionidae (*)	6.81ac-0.90	0.96*	1.47Le+0.33	0.97*
Himenópteros (Pompilidae, Sphecidae, Tiphidae, Evaniidae, Ichneumonidae)	5.1ac-2.5		1.1Le+3.3	
Hormigas (*)	4.63ac+0.69	0.88*	-----	
Ortópteros (*)	-----		4.88Lm+8.60	0.68*
Caracoles (*)	-----		2.34Lo-2.03	0.94*
Hemípteros (*)	9.08ac-6.04	0.92*	-----	
Homópteros (*)	2.52ac+1.76	0.91*	-----	
Isopteros (termita) (*)	0.37ac-0.025	0.90*	17.0Lm-2.19	0.87*
Orugas (*)	9.33ac+2.12	0.91*	20.05Lm+14.81	0.83*
Arañas (*)	-----		9.64Lc-1.25	0.97*

Cc (coeficiente de correlación), ac (ancho de cabeza), La (longitud del ala), Le (longitud del élitro), Lm (longitud de la mandíbula), Lc (longitud del colmillo), Lo (longitud del opérculo),* (significante a un nivel de 5%), ** (significante a nivel de 0.1%). (*) Funciones calculadas en el presente trabajo, las restantes fueron obtenidas de Calver y Wooller (1982).

Recolecta de contenidos estomacales.

Se recolectaron 88 ejemplares de las siete especies de dendrocoláptidos que ocurren en Yaxchilán, pero sólo se recolectó una molleja de *Lepidocolaptes souleyetii* y una *Dendrocolaptes sanctithomae* y esta última estaba vacía, por lo que sólo se describe y analiza la dieta de *Dendrocincla anabatina*, *D. homochroa*, *Sittasomus griseicapillus*, *Glyphorhynchus spirurus* y *Xiphorhynchus flavigaster* con base en el examen de 73 mollejas (Cuadro 10).

Cuadro 10. Número de ejemplares y mollejas revisadas de dendrocoláptidos por fechas de trabajo de campo.

Especie	Ejemplares			M.R.	Mollejas revisadas/ fecha de colecta						
	M	H	ND		Dic 97	Feb 98	Abr 98	Jun 98	Ago 98	Oct 98	Feb 99
<i>D. anabatina</i>	10	14	2	22	6	1	2	4	6	1	2
<i>D. homochroa</i>	4	4	1	6	1	--	--	--	2	1	2
<i>X. flavigaster</i>	11	9	0	16	2	6	1	4	1	2	--
<i>S. griseicapillus</i>	7	8	1	16	1	2	3	3	2	--	5
<i>G. spirurus</i>	6	7	2	13	2	4	2	3	1	1	--
Total	39	43	6	73	12	13	8	14	12	5	9

M.R.(Número de mollejas revisadas); M (machos); H (hembras); ND (No determinados).

Análisis de las dietas; espectro trófico.

El total de las mollejas revisadas de cada especie de trepatronco contuvieron presas animales, entre ellas ocho familias de coleópteros y siete especies de hormigas de cinco subfamilias, así como otros tipos de artrópodos, también caracoles y ocasionalmente lagartijas (probablemente del género *Sceloporus*); cabe mencionar, que dos mollejas de *Dendrocincla anabatina*, contuvieron sólo semillas y pulpa de *Psychotria sp.* y *Ficus sp.*, (Poulin *et al.* 1994, reportan que también *Lepidocolaptes souleyetii* ocasionalmente se alimenta de frutos), sin embargo, una gran variedad de presas animales (no sólo insectos) forman en su mayor parte la dieta de los dendrocoláptidos. Así, en la dieta de *Dendrocincla anabatina*, se registraron 26 tipos de presas, ocho en la de *D. homochroa*, 18 en la de *Sittasomus griseicapillus*, 12 en la de *Glyphorhynchus spirurus* y 20 en la de *Xiphorhynchus flavigaster*.

Aprovechamiento de presas

De los 43 tipos de presas registradas en las trampas de suelo y árboles los dendrocoláptidos utilizaron 30 tipos, pero algunos de ellos fueron consumidos en porcentajes de ocurrencia, frecuencia y proporciones mínimas. La mayor abundancia y riqueza de presas en los estómagos de *D. anabatina* se registró en los meses de Junio y Agosto de 1998, consumiendo en este último mes una gran cantidad de arañas, orugas y ortópteros y la mayor diversidad de consumo de presas se registró en Junio de 1998. En el caso de *D. homochroa*, en Agosto y Noviembre de 1998 y Febrero de 1999 consumió una mayor frecuencia de diferentes presas, principalmente arañas, orugas y ortópteros, aunque en Febrero de 1999 se registró la mayor diversidad de presas consumidas; no se contó con contenidos estomacales de Febrero, Abril y Junio de 1998 (figs. 5, 6 y 7).

En el caso de *S. griseicapillus*, en Abril consumió una mayor frecuencia de diferentes presas, principalmente hormigas *Pheydole sp.*, mientras que en Febrero de 1999 consumió una mayor frecuencia de arañas, coleópteros, gorgojos criptorinquinidos y curculiónidos de otros tipos, aunque la mayor diversidad de presas consumidas se observó en Febrero de 1999. *G. spirurus* consumió un mayor número de individuos de diferentes presas en los meses de Febrero, Abril y Junio, principalmente hormigas *Pheydole sp.* y termitas, pero la mayor diversidad de presas en su dieta se observó en Diciembre de 1997. En el caso de *X. flavigaster* se observó que Febrero y Junio de 1998 fueron los meses en los que consumió una mayor frecuencia de individuos, así como una mayor diversidad de presas, alimentándose principalmente de caracoles, coleópteros, arañas, curculiónidos, ortópteros, hemípteros y orugas (figs. 5, 6 y 7).

En cuanto a las proporciones promedio de presas, no se observaron diferencias significativas entre las especies de dendrocoláptidos durante las diferentes temporadas (todas las pruebas de Kruskal Wallis $> p = 0.05$), a excepción de febrero de 1998, en que *X. flavigaster* consumió una proporción promedio significativamente mayor de coleópteros curculiónidos ($\bar{x}=19.8$) y una proporción promedio significativamente menor de hormigas *Pheydole sp.* ($\bar{x}=0$) que *G. spirurus* (curculiónidos $\bar{x}=0$ y *Pheydole sp.* $\bar{x}=87.37$) (U de Mann-Whitney para curculionidos $z = -2.27$, $p = 0.038$; U de Mann-Whitney para *Pheydole sp.* $z = 2.88$, $p = 0.009$) (Apéndice 1).

Tampoco se observaron diferencias significativas al comparar los valores de diversidad de presas (con base en la frecuencia de presas registrados en las mollejas) consumidas entre las especies de trepatroncos por temporada de colecta y por cada una de las especies de dendrocoláptidos en las diferentes temporadas de colecta (todas las $t > p = 0.05$; fig. 7).

Los valores de diversidad de presas (con base en la frecuencia de presas) en contenidos estomacales de *D. anabatina*, *S. griseicapillus* y *X. flavigaster*, arrojaron una correlación positiva pero no significativa con la diversidad de presas en trampas de suelo ($r = 0.35$, 0.35 y 0.6 respectivamente) durante las diferentes fechas de trabajo de campo; es decir que durante los meses en que existe una mayor diversidad de presas en suelo (Junio-Agosto) estos trepatroncos parecen consumir una mayor diversidad de presas en este sustrato, aunque la correlación es muy débil; de hecho éstas especies en Junio y Agosto de 1998, consumieron arañas, orugas y ortópteros entre otras presas, las cuales resultaron ser presas importantes por su abundancia en estos meses (fig. 7, cuadro 11).

En cambio, las diversidad de presas en mollejas de *G. spirurus* se correlacionaron positiva pero no significativamente con la diversidad de presas de trampas de árboles durante las diferentes temporadas de colecta y negativamente con la diversidad de presas de suelo. En este caso cuando en los árboles existe una mayor diversidad de presas (Abril-Noviembre) este trepatroncos también parece consumir una mayor diversidad de presas en este sustrato (fig. 7; cuadro 11).

Es probable que las correlaciones no resultaran significativas debido a que las presas disponibles en ambos sustratos no son las de mayor importancia en las dietas durante las diferentes temporadas, o que los trepatroncos pueden ser especialistas en el uso de algún sustrato o presa. Para *D. homochroa* la pequeña muestra de mollejas recolectada no permitió incluirla en el análisis de correlación; lo anterior también impidió un análisis de las dietas por temporadas, por lo que se realizó un análisis global de los contenidos estomacales para determinar el solapamiento y similitud entre dietas, así como para estructurar la de cada especie de dendrocoláptido.

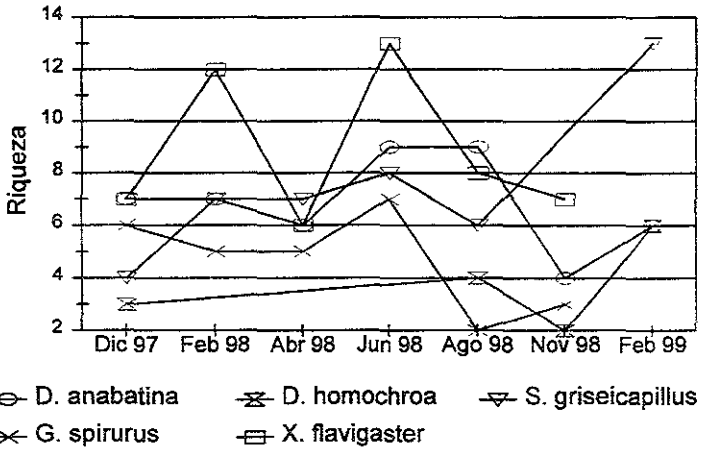


Figura 5. Riqueza de presas en contenidos estomacales por temporada de colecta.

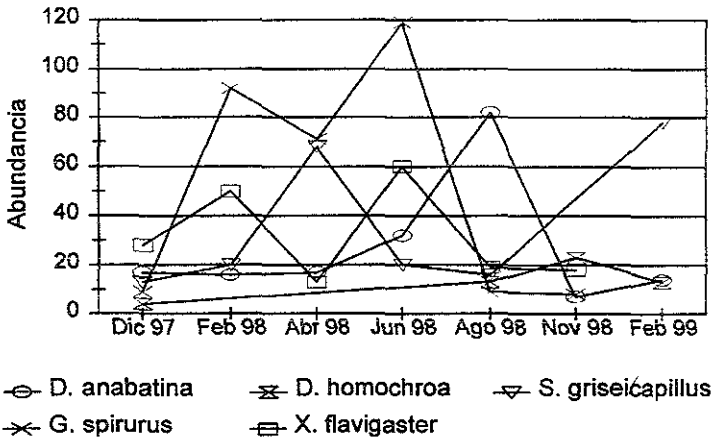


Figura 6. Número total de individuos de diferentes presas registradas en mollejas por temporada de colecta.

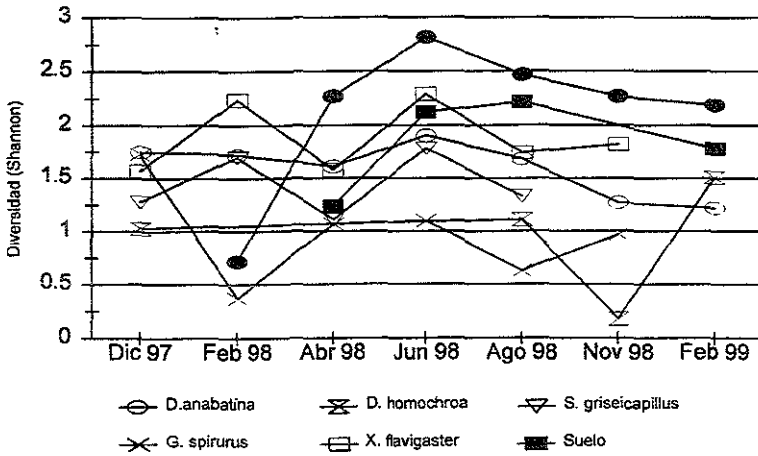


Figura 7. Diversidad de presas en mollejas de trepatroncos y en los sustratos suelo y árboles durante diferentes temporadas.

Cuadro 11. Valores de correlación entre diversidad de presas en contenidos estomacales y diversidad de presas en suelo y árboles durante diferentes temporadas.

Variable	Media	Dev. st.	r(X,Y)	r ²	t	p	n
Suelo	1.84	0.44					
<i>D. anabatina</i>	1.6	0.28	0.35	0.12	0.52	0.65	4
<i>S. griseicapillus</i>	1.58	0.44	0.35	0.12	0.53	0.64	4
Suelo	1.86	0.53					
<i>G. spirurus</i>	0.93	0.26	-0.53	0.28	-0.62	0.64	3
<i>X. flavigaster</i>	1.87	0.37	0.6	0.36	0.75	0.58	3
Arboles	2.12	0.72					
<i>D. anabatina</i>	1.56	0.26	-0.004	1.65x 10 ⁻⁵	-0.008	0.99	6
Arboles	2.31	0.14					
<i>D. homochroa</i>	0.93	0.68	-0.05	0.002	-0.05	0.96	3
Arboles	2.09	0.8					
<i>S. griseicapillus</i>	1.6	0.39	-0.11	0.013	-0.2	0.85	5
Arboles	2.11	0.8					
<i>G. spirurus</i>	0.82	0.31	0.79	0.63	2.3	0.1	5
Arboles	2.11	0.8					
<i>X. flavigaster</i>	1.93	0.31	-0.31	0.09	-0.56	0.6	5

Dev. st (desviación estandar), r (valor de correlación), r² (coeficiente de determinación), t (valor de prueba de t), p (nivel de probabilidad), n (número de observaciones).

Análisis global de las dietas

Las extrapolaciones a partir del ajuste de las curvas de acumulación de alimentos, indican que el número de contenidos estomacales revisados para *Dendrocincla anabatina*, *Glyphorhynchus spirurus*, *Sittasomus griseicapillus* y *Xiphorhynchus flavigaster* fue adecuado para describir sus dietas de manera global, ya que el número de presas registradas en ellos se aproxima al número máximo que el modelo estima se encontrarían tras revisar más de 35, 13, 15 y 35 mollejas de cada especie respectivamente. Para *Dendrocincla homochroa* en las seis mollejas revisadas sólo se registraron ocho de los 14 tipos de presas que el modelo estima se registrarían tras revisar al menos 30 mollejas, por lo que los resultados para esta especie deben considerarse con cierto cuidado (cuadro 12 y fig. 8-12).

Cuadro 12. Estadísticos calculados para ajustar las curvas observadas de acumulación de presas de dendrocoláptidos.

Estadístico	<i>D. anabatina</i>	<i>D. homochroa</i>	<i>G. spirurus</i>	<i>S. griseicapillus</i>	<i>X. flavigaster</i>
Al _e	28.95	15.0	10.87	18.46	23.83
-k	-0.095	-0.08	-0.559	-0.174	-0.097
AlCe ₀	0.671	1.7018	0.564	0.4518	2.79

Al_e (número total de presas estimadas por el modelo), -k (constante), AlCe₀ (número hipotético de alimentos en el contenido estomacal cero)

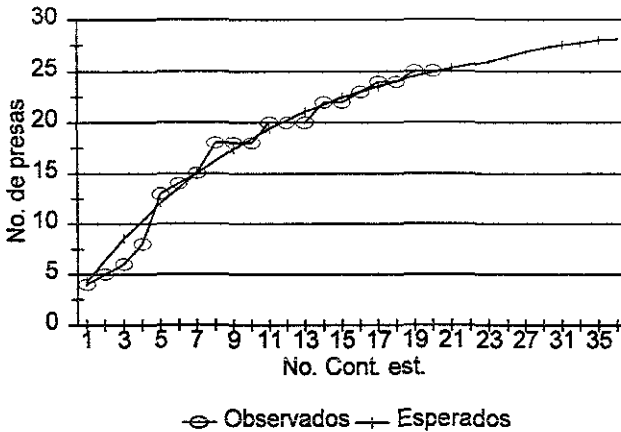


Fig.8. Curva de acumulación observada y ajustada del número de presas registradas por contenido estomacal de *Dendrocincla anabatina*.

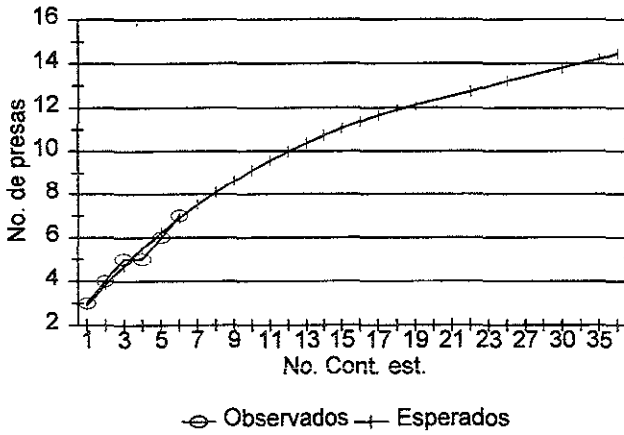


Fig. 9. Curva de acumulación observada y ajustada del número de presas registradas por contenido estomacal de *Dendrocincla homochroa*

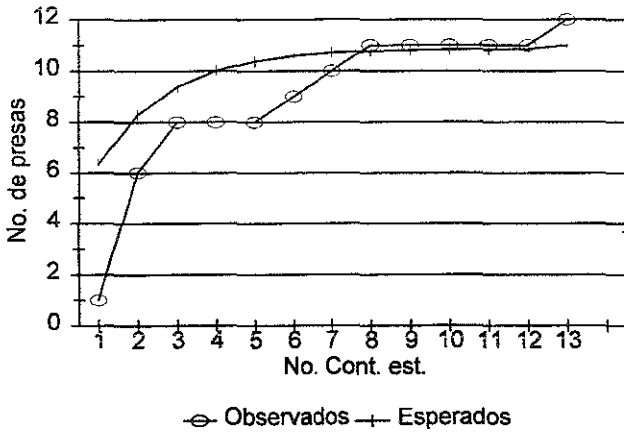


Fig. 10. Curva de acumulación observada y ajustada del número de presas registradas por contenido estomacal de *Glyphorhynchus spirurus*.

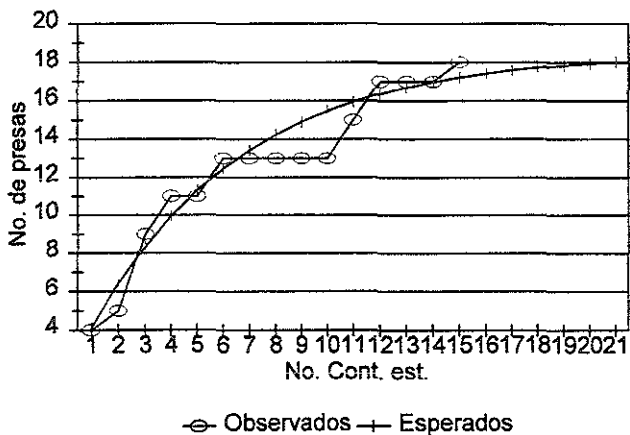


Fig. 11. Curva de acumulación observada y ajustada del número de presas registradas por contenido estomacal de *Sittasomus griseicapillus*.

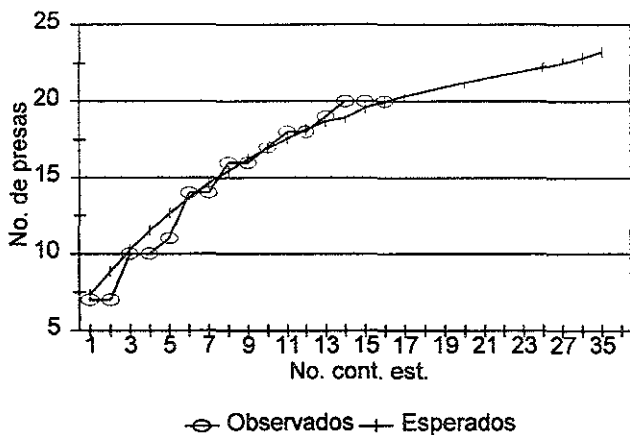


Fig. 12. Curva de acumulación observada y ajustada del número de presas registradas por contenido estomacal de *Xiphorhynchus flavigaster*

Se ha mencionado antes que se registraron 26 tipos de presas en la dieta de *D. anabatina*, ocho en la de *D. homochroa*, 18 en la de *S. griseicapillus*, 12 en la de *G. spirurus* y 20 en la de *X. flavigaster*; sin embargo, varias de las presas en las dietas se registraron con porcentajes de ocurrencia, frecuencias y proporciones promedio mínimas (cuadro 13), por lo cual varios tipos de presas fueron agrupados para su análisis, principalmente para el de proporciones promedio, así por ejemplo las diferentes familias de escarabajos se analizaron en conjunto a nivel de "orden coleópteros", excepto los identificados como pertenecientes a la familia Curculionidae y la subfamilia Cryptorhynchinae, cuyos fragmentos fueron fácilmente reconocidos; también fue posible reconocer las diferentes especies de hormigas, por lo que éstas también se analizaron por separado.

Con los datos de proporciones promedio de presas (cuadro 14), se calcularon índices de diversidad de presas en las dietas, resultando que *X. flavigaster* fue la especie con la mayor diversidad de presas consumidas, seguida por *D. anabatina* y *S. griseicapillus*, mientras que las especies con la menor diversidad fueron *G. spirurus* y *D. homochroa*; para ésta última especie la baja diversidad se debe probablemente al pequeño tamaño de muestra de contenidos estomacales recolectados (cuadro 15). Cabe mencionar, sin embargo, que entre las especies de trepatroncos no se observaron diferencias significativas en los valores de diversidad de presas de sus dietas (todas las $t > p = 0.05$, cuadro 16).

Con base en los valores de diversidad de presas (N1 de Hill) del cuadro 15 y de acuerdo a la proporción de las presas en el cuadro 14, la dieta de *D. anabatina* se conforma principalmente de arañas, coleópteros, avispas, orugas, ortópteros, hormigas de la especie *Camponotus sp.*, hemípteros y frutos (aunque estos últimos parecen ser consumidos sólo ocasionalmente); mientras que otros diez tipos de presas forman en conjunto el 10.85% de la dieta de esta especie (fig. 13). La dieta de *D. homochroa* se constituye en orden de importancia de arañas, orugas, ortópteros y coleópteros; otros cuatro tipos de presas sólo constituyen el 9.75% de su dieta (fig. 14).

La dieta de *G. spirurus* se constituye principalmente de hormigas *Pheydole sp.*, coleópteros, pseudoescorpiones y termitas; otros seis tipos de presas constituyen únicamente el 8.73% de su dieta (fig. 15). La dieta de *S. griseicapillus* se constituye de coleópteros, arañas, curculiónidos, dentro de los cuales los gorgojos criptorinquinidos constituyen un porcentaje importante, hormigas *Pheydole sp.*, hemípteros, pseudoescorpiones y termitas; los siete tipos de presas restantes sólo constituyeron el 7.64% de su dieta (fig. 16). La alimentación de *X. flavigaster* se constituye principalmente de caracoles, coleópteros, arañas, curculiónidos, ortópteros, gorgojos criptorinquinidos, hormigas *Pseudomyrmex sp.*, hemípteros, homópteros, orugas y hormigas *Camponotus sp.*; otros siete tipos de presas sólo constituyeron el 5.86% de su dieta (fig. 17). Es importante mencionar que en las figuras 13-17 se indican las proporciones promedio de los principales recursos alimenticios para estas aves, pero como se verá más adelante, las proporciones de sólo algunos de ellos difirieron significativamente en las dietas de los trepatroncos.

Cuadro 13. Presas registradas en contenidos estomacales de cinco especies de dendrocoláptidos.

Especie	<i>D. anabatina</i> n=22		<i>D. homochroa</i> n=6		<i>S. griseicapillus</i> n=15		<i>G. spirurus</i> n=13		<i>X. flavigaster</i> n=16	
	Frec.	% Oc.	Frec.	% Oc.	Frec.	% Oc.	Frec.	% Oc.	Frec.	% Oc.
Alimento										
Caracoles	1	4.54	0	0	1	6.66	0	0	41	68.75
Escorpiones	1	4.54	0	0	0	0	0	0	2	12.5
Pseudoescorpiones	1	4.54	0	0	15	66.66	14	46.15	2	12.5
Solífugos	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6.25
Arañas	58	59.09	35	100	30	53.33	5	30.76	22	62.5
Ortópteros	15	36.36	6	50.0	2	6.66	0	0	11	43.75
Dermápteros	1	4.54	0	0	0	0	0	0	0	0
Isoptera (Termitas)	0	0	0	0	4	20.0	105	23.07	0	0
Hemípteros	8	27.27	0	0	12	40.0	2	7.69	5	25.0
Homópteros	1	4.54	0	0	2	13.33	1	7.69	4	25.0
Coleópteros	14	50.0	1	16.66	28	46.66	20	61.53	18	56.25
Fam. Brentidae	1	4.54	0	0	0	0	0	0	0	0
Fam. Cerambicidae	3	9.1	1	16.66	0	0	0	0	0	0
Fam. Coccinellidae	1	4.54	0	0	2	6.66	0	0	0	0
Fam. Curculionidae	2	4.54	0	0	25	46.66	4	15.38	16	56.25
Sfm. Cryptorhynchinae	0	0	0	0	14	33.33	9	15.38	13	31.25
Fam. Erotylidae	1	4.54	0	0	0	0	0	0	0	0
Fam. Scarabeidae	1	4.54	0	0	8	20.00	1	7.69	12	31.25
Fam. Scolytidae	1	4.54	0	0	4	13.33	0	0	0	0
Fam. Tenebrionidae	2	4.54	0	0	0	0	0	0	0	0
Orugas	15	27.27	7	33.33	1	6.66	0	0	7	31.25
Dípteros	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6.25
Himenópteros										
Fam. Formicidae	2	4.54	1	16.66	0	0	2	7.69	1	6.25
Sfam. Formicinae										
<i>Camponotus sp.</i>	9	22.72	0	0	1	6.66	0	0	4	18.75
Sfam. Ecitoninae	5	4.54	1	16.66	0	0	0	0	0	0
<i>Eciton burchelli</i>										
<i>Neivamyrmex sp.</i>	3	9.1	0	0	0	0	0	0	0	0
Sfam. Myrmicinae	0	0	0	0	57	26.66	141	69.23	2	12.5
<i>Pheidole sp.</i>										
<i>Zacrythocerus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	1	7.69	0	0
Sfam. Pseudomyrmicinae	3	13.63	0	0	0	0	0	0	22	18.75
<i>Pseudomyrmex sp.</i>										
Sfam. Dolichoderinae	5	9.1	0	0	3	6.66	0	0	0	0
<i>Dolichoderus sp.</i>										
Avispa	20	40.9	1	16.66	9	20.0	0	0	1	6.25
<i>Sceloporus (lagartija)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	12.5
Frutos		91	0	0	0	0	0	0	0	0

n (número de mollejas revisadas), Frec. (frecuencia total de individuos registrados en el total de mollejas), % Oc. (porcentaje de ocurrencia).

Cuadro 14. Proporción promedio de presas en las dietas de cinco especies de dendrocoláptidos.

Especie	<i>D. anabatina</i> n=23	<i>D. homochroa</i> n=6	<i>G. spirurus</i> n=15	<i>S. griseicapillus</i> n=15	<i>X. flavigaster</i> n=16
Alimento	Prop. prom.	Prop. prom.	Prop. prom.	Prop. prom.	Prop. prom.
Caracoles	1,51	0	0	0,44	20,06*
Escorpiones	0,35	0	0	0	1,48
Pseudoescorpiones	0,28	0	15,7*	7,17*	0,74
Solfugos	0	0	0	0	0,52
Arañas	23,43*	56,7*	2,97	14,39*	12,11*
Ortópteros	6,12*	12,29*	0	1,0	7,65*
Dermápteros	0,65	0	0	0	0
Termitas	0	0	12,7*	3,42*	0
Hemípteros	5,36*	0	1,04	8,2*	5,1*
Homópteros	0,91	1,85	1,0	2,41	2,43*
Coleoptera	18,03*	6,01*	17,04*	24,7*	15,47*
Fam. Curculionidae	0,56	0	2,65	11,46*	10,18*
Sfam. Cryptorhynchinae	0	0	0,88	10,83*	8,7*
Orugas	7,27*	15,3*	0	0,46	3,72*
Or. Diptera	0	0	0	0	0,32
Sfam. Formicinae					
Camponotus sp.	5,59*	1,85	0	0,21	2,08*
Sfam. Ecitoninae					
<i>Eciton burchelli</i>					
<i>Neivamyrmex</i> sp.	1,47	0	0	0	0
Sfam. Myrmicinae					
<i>Zacryptocerus</i> sp.	0	0	0,21	0	0
Sfam. Pseudomyrmicinae					
Sfam. Dolichoderinae					
Avispa	13,7*	4,2	0	2,7	0,25
<i>Sceloporus</i> (lagartija)	0	0	0	0	1,5
Frutos	9,09*	0	0	0	0

n (número de mollejas revisadas); *Alimentos importantes en la dieta con base en el NI de diversidad de presas de Hill.

Cuadro 15. Diversidad global de presas en la dieta de cinco especies de dendrocoláptidos.

Diversidad	<i>D. anabatina</i>	<i>D. homochroa</i>	<i>G. spirurus</i>	<i>S. griseicapillus</i>	<i>X. flavigaster</i>
Riqueza	18	6	10	15	18
Shannon	2.29	1.38	1.55	2.19	2.4
N1 de Hill	9.88	4.01	4.74	8.97	11.1

Cuadro 16. Pruebas de t entre índices de diversidad global de presas (Shannon) en dietas de trepatroncos con base en proporciones promedio.

Pares de especies	t	g. l.
<i>D. anabatina</i> - <i>D. homochroa</i>	0.02	173
<i>D. anabatina</i> - <i>S. griseicapillus</i>	0.003	196
<i>D. anabatina</i> - <i>G. spirurus</i>	0.019	184
<i>D. anabatina</i> - <i>X. flavigaster</i>	0.003	197
<i>D. homochroa</i> - <i>S. griseicapillus</i>	0.02	176
<i>D. homochroa</i> - <i>G. spirurus</i>	0.003	195
<i>D. homochroa</i> - <i>X. flavigaster</i>	0.026	166
<i>S. griseicapillus</i> - <i>G. spirurus</i>	0.016	187
<i>S. griseicapillus</i> - <i>X. flavigaster</i>	0.006	195
<i>G. spirurus</i> - <i>X. flavigaster</i>	0.022	177

t (prueba de t); g.l (grados de libertad). Ningún valor de t resultó significativo a un alfa= 0.05.

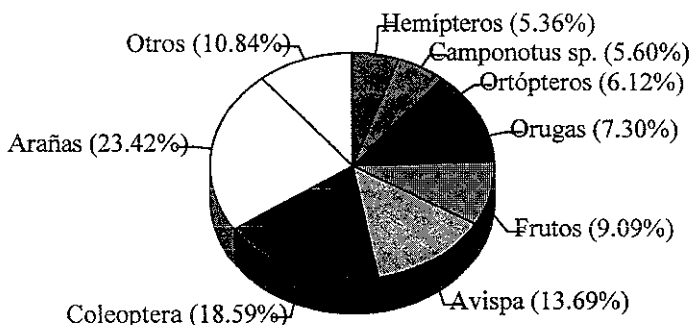


Figura 13. Composición de la dieta de *Dendrocincla anabatina* con base en proporciones promedio de presas.

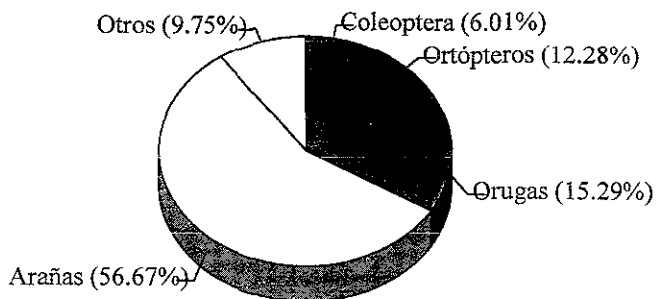


Figura 14. Composición de la dieta de *Dendrocincla homochroa* con base en proporciones promedio de presas.

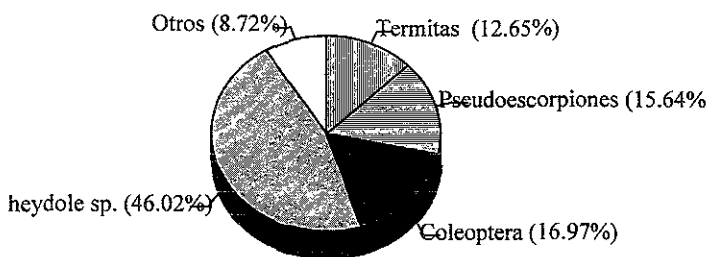


Figura 15. Composición de la dieta de *Glyphorhynchus spirurus* con base en proporciones promedio de presas.

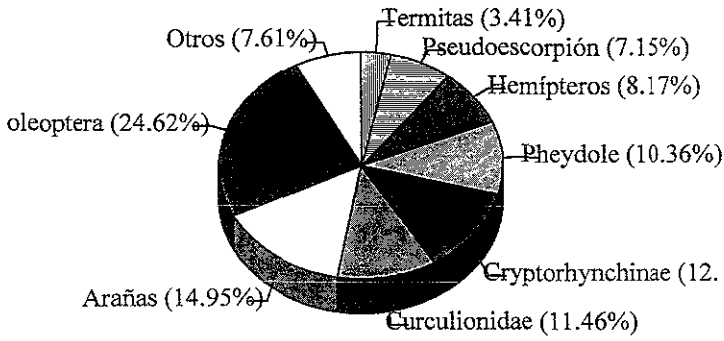


Figura 16. Composición de la dieta de *Sittasomus griseicapillus* con base en proporciones promedio de presas.

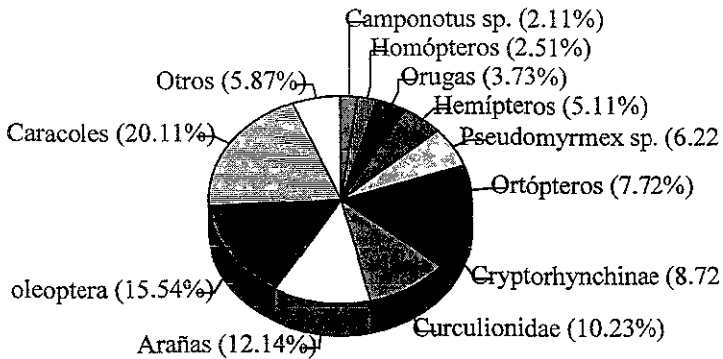


Figura 17. Composición de la dieta de *Xiphorhynchus flavigaster* con base en proporciones promedio de presas.

Como puede observarse en los cuadros 13 y 14 y figuras 13-17, los dendrocoláptidos utilizaron algunas presas importantes en común, y la frecuencia total de 13 de ellas difirió significativamente entre pares de trepatroncos, así, en la dieta de *D. anabatina* y *D. homochroa* se registró un número total de arañas significativamente mayor que en las dietas de los demás trepatroncos, pero la frecuencia de arañas fue significativamente mayor en la dieta de la primera especie; también la frecuencia de arañas fue significativamente mayor en la dieta de *S. griseicapillus* que en la de *G. spirurus* y *X. flavigaster*, mientras que entre las dos últimas especies la frecuencia de arañas consumidas no difirió significativamente (cuadro 17).

La frecuencia de avispas consumidas también fue significativamente mayor en la dieta de *D. anabatina* que en la de *G. spirurus* y *X. flavigaster*, mientras que *S. griseicapillus* consumió una frecuencia mayor que *G. spirurus*. La frecuencia de hormigas *Camponotus sp.* también fue mayor en la dieta de *D. anabatina* que en la de *G. spirurus*. Caracoles y hormigas *Pseudomyrmex sp.* fueron consumidos en mayor frecuencia por *X. flavigaster* que por las demás especies de trepatroncos; cabe mencionar que entre *X. flavigaster* y *D. homochroa* no se observaron diferencias respecto a las hormigas, pero esto puede deberse a la pequeña muestra de mollejas revisadas de este último trepatroncos (cuadro 17).

Los coleópteros curculiónidos fueron consumidos en mayor frecuencia por *S. griseicapillus* que por *D. anabatina* y *G. spirurus*, mientras que una mayor frecuencia de los mismos se registró en la dieta de *X. flavigaster* que en la de *G. spirurus* (cuadro 17).

Una mayor frecuencia de gorgojos criptorinquinidos fue registrada en la dieta de *S. griseicapillus* y *X. flavigaster* que en la *D. anabatina*, mientras que una frecuencia mayor de hemípteros fue consumida por *S. griseicapillus* que por *G. spirurus*. En las dietas de ambas dendrocincias no se observaron diferencias respecto a la frecuencia de ortópteros y orugas consumidas, pero en la dieta de estos mismos trepatroncos la frecuencia de estas presas fue mayor que en la de *S. griseicapillus* y *G. spirurus*; mientras que una mayor frecuencia de ambas presas se registró en la dieta de *X. flavigaster* que en la de *G. spirurus* (cuadro 17).

En la dieta de *G. spirurus* se registró una mayor frecuencia de hormigas *Pheidole sp.* y termitas que en las de las demás especies de trepatroncos; cabe mencionar que respecto a estas hormigas, una mayor frecuencia también fue registrada en la dieta de *S. griseicapillus* que en la de ambas especies de *Dendrocincla* y que en la de *X. flavigaster*. Una frecuencia mayor de coleópteros escarabeidos fue registrada en la dieta de *X. flavigaster* que en la de *G. spirurus* (cuadro 17).

Cuatro tipos de presas difirieron significativamente en porcentaje de ocurrencia en las dietas de los trepatroncos (cuadro 13), así, el % Oc. de pseudoescorpiones fue mayor en la dieta de *S. griseicapillus* que en la de *D. anabatina* (66.66% vs 4.34%); el de hormigas *Pheidole sp.* fue mayor en la de *G. spirurus* que en la de *D. anabatina* (26.66% vs 0%); el de coleópteros curculiónidos fue mayor en la de *X. flavigaster* que en la *D. anabatina*; mientras que el % Oc. de caracoles fue significativamente mayor en la dieta de *X. flavigaster* que en la de las demás especies de trepatroncos, excepto en la de *D. homochroa* (cuadro 18). Cabe mencionar que es posible que no se hallan observado diferencias significativas en el porcentaje de ocurrencia de caracoles en la dietas de estas últimas dos especies debido al pequeño tamaño de muestra revisada para *D. homochroa*.

Cuadro 17. Presas cuya frecuencia difirió significativamente en las dietas de trepatroncos.

Presas	Pares de especies	χ^2	p	p.aj.
Arañas	1 - 2	16.64	0	0.002
	1 - 3	20.18	0	0.0018
	1 - 4	94.68	0	0.0018
	1 - 5	23.32	0	0.0016
	2 - 3	61.07	0	0.0024
	2 - 4	182.25	0	0.0029
	2 - 5	64.62	0	0.0022
	3 - 4	28.01	0	0.0027
	4 - 5	20.85	0	0.0027
Avispa	1 - 4	33.77	0	0.002
	1 - 5	17.92	0	0.0017
	3 - 4	10.49	0.00012	0.0031
<i>Camponotus sp.</i>	1 - 4	13.39	0.0003	0.0021
Caracoles	1 - 5	37.68	0	0.0017
	2 - 5	12.43	0.0004	0.0023
	3 - 5	47.34	0	0.0021
	4 - 5	69.72	0	0.0023
Cryptorhynchinae	1 - 3	9.8	0.00017	0.0021
	1 - 5	10.56	0.00012	0.0019
Curculionidae	1 - 3	14.5	0.0001	0.0019
	3 - 4	23.14	0	0.0029
	4 - 5	13.69	0.0002	0.0031
Hemipteros	3 - 4	9.69	0.00019	0.0033
Ortópteros	1 - 3	12.05	0.0005	0.002
	1 - 4	24.38	0	0.0017
	2 - 3	12.68	0.0004	0.0027
	2 - 4	28.58	0	0.0033
	4 - 5	15.67	0.0001	0.0029
Orugas	1 - 3	14.45	0.0001	0.002
	1 - 4	24.38	0	0.002
	2 - 3	19.94	0	0.0025
	2 - 4	34.49	0	0.0031
	4 - 5	9.01	0.00027	0.0035
<i>Pheydole sp.</i>	1 - 3	51.15	0	0.0017
	1 - 4	111.78	0	0.0017
	2 - 3	16.01	0.0001	0.0026
	2 - 4	38.51	0	0.0038
	3 - 4	20.95	0	0.0026
	3 - 5	49.14	0	0.0022
<i>Pseudomyrmex sp.</i>	4 - 5	113.03	0	0.0025
	1 - 5	12.48	0.0004	0.0018
	3 - 5	24.74	0	0.002
	4 - 5	34.66	0	0.0022
Scarabeidae	4 - 5	14.34	0.0002	0.0033
Termitas	1 - 4	74.72	0	0.0019
	2 - 4	24.18	0	0.0035
	3 - 4	79.89	0	0.0025
	4 - 5	80.2	0	0.0026

χ^2 (Prueba de ji cuadrada), p (probabilidad de χ^2), P.aj. (probabilidad ajustada a $\alpha=0.05$ mediante el método Bonferroni). Especies 1 (*Dendrocincla anabatina*), 2 (*D. homochroa*), 3 (*Sittasomus griseiapillus*), 4 (*Glyphorhynchus spirurus*), 5 (*Xiphorynchus flavigaster*).

Cuadro 18. Presas cuyo porcentaje de ocurrencia difirió significativamente en las dietas de trepatroncos

Presas	Especies		χ^2	p	p. aj.
pseudoescorpiones	<i>D. anabatina</i> (4.54%)	<i>S. griseicapillus</i> (66.66%)	14.25	0.0002	0.0017
<i>Pheydole sp.</i>	<i>D. anabatina</i> 0	<i>G. spirurus</i> (60%)	14.92	0.0001	0.0016
caracoles	<i>D. anabatina</i> (4.54%)	<i>X. flavigaster</i> (68.75%)	15.47	0.0001	0.0016
curculionidos	<i>D. anabatina</i> (4.54%)	<i>X. flavigaster</i> (56.25%)	10.75	0.0001	0.0016
caracoles	<i>S. griseicapillus</i> (6.66%)	<i>X. flavigaster</i> (68.75%)	10.1	0.0015	0.002
caracoles	<i>G. spirurus</i> 0	<i>X. flavigaster</i> (68.75%)	13.12	0.0003	0.0022

χ^2 (prueba de ji cuadrada), p (probabilidad de χ^2), p.aj. (probabilidad ajustada a un alfa de 0.05 mediante el método de Bonferroni).

En cuanto a las proporciones promedio de las presas, sólo cinco tipos difirieron significativamente en las dietas: *X. flavigaster* consumió una proporción mayor de caracoles que las demás especies, mientras que *G. spirurus* consumió una mayor cantidad de hormigas *Pheydole sp.* que las demás especies y una cantidad mayor de pseudoescorpiones que *D. anabatina* y que *X. flavigaster*; *D. homochroa* consumió una cantidad mayor de arañas que las demás especies de trepatroncos y *D. anabatina* consumió más avispas que *G. spirurus* y *X. flavigaster* (λ de Wilks = 0.017; g.l.= 100, 173; p = 3.7x10⁻¹¹; Todas las probabilidades de HSD de Tukey < p = 0.05; cuadro 19).

Cuadro 19. Presas cuya proporción promedio difirió significativamente en las dietas de trepatroncos con base en una manova (λ de Wilks = 0.017; g.l.=100, 173; p=3.7x10⁻¹¹) y Prueba de Tukey (HSD de comparación múltiple de medias).

Presas	Pares de sps.	prob. de HSD de Tukey
Caracoles	5 - 1	0.00013
	5 - 2	0.004
	5 - 3	0.0001
	5 - 4	0.0001
Pseudoescorpiones	4 - 1	0.02
	4 - 5	0.03
Arañas	2 - 1	0.04
	2 - 3	0.004
	2 - 4	0.0002
	2 - 5	0.002
<i>Pheydole sp.</i>	4 - 1	0.0001
	4 - 2	0.001
	4 - 3	0.0002
	4 - 5	0.0001
Avispas	1 - 4	0.038
	1 - 5	0.016

Especies: 1 (*Dendrocincla anabatina*), 2 (*D. homochroa*), 3 (*Sittasomus griseicapillus*), 4 (*Glyphorhynchus spirurus*), 5 (*Xiphorhynchus flavigaster*).

Similitud y solapamiento en dietas.

Con los datos de proporciones promedio de presas (cuadro 14) se obtuvo una matriz de coeficientes de distancia para observar la similitud en dieta entre pares de especies (cuadro 20), con los cuales se realizó un análisis de agrupamiento (UPGMA) y se construyó el dendrograma de la figura 14. Con los mismos datos de proporciones promedio se calcularon índices de solapamiento general (SG) y específico (SE). Ambos resultados pueden explicarse en conjunto de la siguiente manera:

En el dendrograma se observa la formación de dos grupos de especies de trepatroncos que guardan mayor similitud en dieta, uno constituido por *D. anabatina* y *D. homochroa* y otro constituido por *G. spirurus*, *X. flavigaster* y *S. griseicapillus* y en el que presentan mayor similitud en dieta las últimas dos especies.

Aunque el SG entre las cinco especies de trepatroncos no fue significativamente completo (SG= 0.551; $V = 595.37 > a p = 0.05$ y $g.l = 95$), la similitud observada entre las especies puede comprenderse mejor al analizar los valores de SE (cuadro 21); así la mayor similitud entre ambas especies de *Dendrocincla*, se explica porque también guardan el mayor solapamiento en uso de tipos de presas (0.555), ya que los ocho alimentos utilizados por la primera especie son los mismos que utiliza la segunda (arañas, ortópteros, homópteros, coleópteros, orugas, hormigas *Eciton burchelli* y *Neivamyrmex sp.* y avispas) aunque en diferentes proporciones; pero puede observarse también en el cuadro 21 que el solapamiento en dieta entre ambas especies no es significativamente completo, ya que *D. anabatina* utiliza otros 10 tipos de presas, además de las ocho ya mencionadas.

El uso de un número diferente de presas, así como el uso de diferentes proporciones de las mismas por ambas especies de *Dendrocincla* también explica los diferentes valores de solapamiento observados en el cuadro 21 entre este mismo par de trepatroncos; así puede verse que desde el "punto de vista" de *D. homochroa* su dieta está más solapada (0.555) con la de *D. anabatina*, mientras que desde el punto de vista de *D. anabatina* su dieta se solapa menos (0.101) con la de *D. homochroa* ya que utiliza un número mayor de presas.

La mayor similitud entre *S. griseicapillus* y *X. flavigaster* es debida a que estas especies presentan el segundo valor más alto de solapamiento (0.393), ya que de las presas que ambos trepatroncos utilizan 13 de ellas son consumidas en común, pero algunas de ellas en proporciones muy diferentes (por ejemplo caracoles: 0.44% y 18.3% respectivamente; hormigas *Pheidole sp.*: 10.4% y 1% respectivamente, entre otras). De igual manera, la dieta de *S. griseicapillus* está más solapada con la de *X. flavigaster* (0.393) que la de éste último con la primera (0.203), debido a que *X. flavigaster* consume algunas presas más que *S. griseicapillus*. Además el solapamiento entre este par de especies es bajo ya que ambos trepatroncos utilizan también presas diferentes (*S. griseicapillus* consume 3 tipos de presas que no utiliza *X. flavigaster* y este último utiliza 5 tipos de presas que no utiliza la primera) y en proporciones diferentes.

G. spirurus, *S. griseicapillus* y *X. flavigaster* guardaron más similitud en dieta aunque el mayor solapamiento en este grupo ocurrió entre las dos primeras especies (0.225), ya que éstas consumen en común 9 tipos de presas aunque en proporciones muy diferentes (por ejemplo hormigas *Pheidole sp.*: 44.27% y 10.4%, arañas 1% y 15% respectivamente). La dieta de *G. spirurus* está más solapada con la de *S. griseicapillus* que la de esta última con la primera, ya que *S. griseicapillus* utiliza seis presas diferentes que no utiliza *G. spirurus*, mientras que *G. spirurus* utiliza sólo dos tipos diferentes que *S.*

griseicapillus no utiliza. Entre *G. spirurus* y *X. flavigaster* el solapamiento fue mucho menor (0.034). Cabe mencionar sin embargo, que el SE entre todos los pares de especies no fue significativamente completo, ya que todos los valores de U resultaron mayores al valor crítico de $\chi^2 = 36.4$, g.l. = 24 y $p = 0.05$ (cuadro 21).

Cuadro 20. Coeficientes de distancia de cuerda entre las cinco especies de dendrocoláptidos.

Especie	<i>D. homochroa</i>	<i>G. spirurus</i>	<i>S. griseicapillus</i>	<i>X. flavigaster</i>
<i>D. anabatina</i>	0.65	1.31	1.10	0.90
<i>D. homochroa</i>	-----	1.38	1.34	1.05
<i>G. spirurus</i>	-----	-----	0.85	1.26
<i>S. griseicapillus</i>	-----	-----	-----	0.85

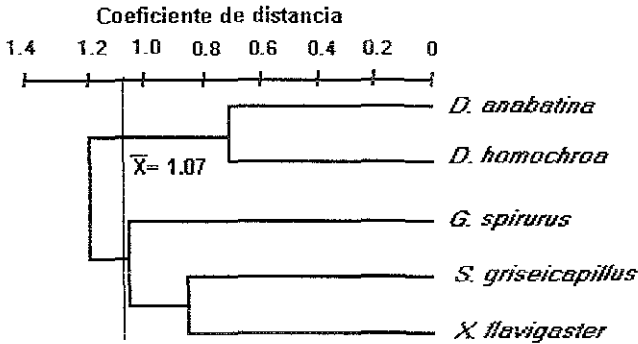


Figura 18. Dendrograma que muestra la similitud en dieta entre especies de dendrocoláptidos.

Cuadro 21. Índices de solapamiento específico (SE) entre especies de dendrocoláptidos.

Especies	SE	U
1 - 2	0.101	458.70
2 - 1	0.555	117.92
1 - 3	0.005	1042.34
3 - 1	0.001	1321.126
1 - 4	0.099	462.947
4 - 1	0.052	592.888
1 - 5	0.099	462.80
5 - 1	0.178	345.65
2 - 3	0.005	1067.908
3 - 2	0.000	1595.778
2 - 4	0.165	359.886
4 - 2	0.007	995.807
2 - 5	0.225	298.750
5 - 2	0.007	996.332
3 - 4	0.225	181.87
4 - 3	0.007	252.45
3 - 5	0.034	676.95
5 - 3	0.011	902.18
4 - 5	0.393	186.99
5 - 4	0.203	319.20

Ningún índice de solapamiento entre especies resultó significativamente completo, ya que todos los valores de U resultaron mayores al valor crítico de $\chi^2 = 36.4$, g.l. = 24 a $\alpha = 0.05$. Especies: 1 (*D. anabatina*), 2 (*D. homochroa*), 3 (*G. spirurus*), 4 (*S. griseicapillus*) y 5 (*X. flavigaster*).

Tamaño de presas que utilizan los dendrocoláptidos.

Entre las especies de dendrocoláptidos se observaron diferencias significativas en los caracteres de alto, ancho y largo del pico, así como en el peso (tamaño) (cuadro 22). *Xiphorhynchus flavigaster*, *D. anabatina* y *D. homochroa* resultaron significativamente más pesadas que *S. griseicapillus* y *G. spirurus*. ($F=320.5$; $g.l.=4$ y 76 ; $p=0.00$). Entre ambas especies de *Dendrocincla* y entre *G. spirurus* y *S. griseicapillus* no se observaron diferencias significativas en cuanto a peso.

Xiphorhynchus flavigaster, *D. anabatina* y *D. homochroa* presentaron un pico significativamente más ancho que *S. griseicapillus* y *G. spirurus*, mientras que *G. spirurus* también presentó un pico significativamente más ancho que *S. griseicapillus* ($F=56.5$; $g.l.=4$ y 76 ; $p=0.00$). Entre *X. flavigaster*, *D. anabatina* y *D. homochroa* no se observaron diferencias significativas en este carácter.

El pico de *X. flavigaster*, *D. anabatina* y *D. homochroa* también resultó significativamente más alto que el de *S. griseicapillus* y *G. spirurus*, mientras que el pico de ésta última especie resultó significativamente más alto que el de *S. griseicapillus* ($F=288.2$; $g.l.=4$ y 77 ; $p=0.00$). Tampoco se observaron diferencias significativas entre ambas especies de *Dendrocincla*.

Respecto al largo del pico, el de *X. flavigaster* resultó significativamente mayor que el de las demás especies, mientras que el de ambas especies de *Dendrocincla* también fue significativamente mayor que el de *S. griseicapillus* y *G. spirurus* ($F=1655.4$; $g.l.=4$ y 74 ; $p=0.00$). Entre ambas dendrocinclas y entre *S. griseicapillus* y *G. spirurus* no se observaron diferencias significativas.

Cuadro 22. Peso promedio (gr.) y tamaño promedio del pico (mm) de las especies de dendrocoláptidos.

Especie	Ancho			Alto			Largo			Peso		
	Med	D. St.	n	Med.	D St	n	Med	D. St.	n	Med.	D St.	n
<i>Dendrocincla anabatina</i>	6.2	0.4	24	6.08	0.27	24	16.5	0.6	23	33.8	3.5	23
<i>D. homochroa</i>	5.4	0.23	7	5.77	0.49	8	16.7	0.8	7	35.6	3.4	9
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	3.9	0.46	16	3.07	0.27	16	9.7	0.6	16	10.7	1.2	16
<i>Gliphorhynchus spirurus</i>	4.5	0.68	14	3.94	0.27	14	9.4	0.6	13	13.8	1.6	15
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	6.3	0.71	20	7.8	0.68	20	28.4	1.0	20	42.3	4.3	19

n: número de observaciones; Med: media; D. St: desviación estandar.

Análisis de correlación entre el peso (tamaño), el ancho, alto y largo del pico de los trepatroncos y el tamaño promedio estimado de presas ingeridas por ellos, permitieron observar que estas variables se correlacionan positiva y significativamente, aunque esta correlación sólo resultó obvia al analizar en conjunto a todas las especies de trepatroncos, es decir, que las especies de tamaño grande (*X. flavigaster* y ambas especies de *Dendrocincla*) tienden a consumir presas de tamaño más grande que las especies pequeñas (*G. spirurus* y *S. griseicapillus*). Los caracteres peso (tamaño), alto y ancho del pico resultaron las variables más correlacionadas con el tamaño de presas ingeridas (cuadro 23).

Sin embargo, sólo para algunas presas el tamaño difirió significativamente, por ejemplo, *X. flavigaster* consumió arañas significativamente más grandes que ambas especies de *Dendrocincla* y que *S. griseicapillus* mientras que ambas dendrocincas consumieron arañas más grandes que *S. griseicapillus* ($F=11.94$; g.l.=4,134; $p<0.001$). Los gorgojos criptorinquinidos y otros curculionidos consumidos por *X. flavigaster* fueron significativamente más grandes que los consumidos por *S. griseicapillus* y *G. spirurus* ($F=17.4$; g.l. 2,38 y $F=18.56$; g.l. =2,32, ambas $p=0.000004$). Los hemípteros consumidos por *D. anabatina* también fueron significativamente más grandes que los consumidos por *S. griseicapillus* y *G. spirurus* ($F=15.97$; g.l.=3,19; $p=0.00002$); también los coleópteros y las avispas consumidas por *D. anabatina* fueron significativamente más grandes que los consumidos por *S. griseicapillus* ($F=2.89$; g.l.=4,75; $p=0.027$ y $F=7$; g.l.=2,23; $p=0.004$ respectivamente) (cuadro 24).

La correlación anterior no se observó al comparar especies de dendrocoláptidos de tamaño similar (*X. flavigaster* y ambas especies de *Dendrocincla* o sólo ambas especies de *Dendrocincla* o sólo a *G. spirurus* y *S. griseicapillus*), es decir que entre especies de tamaño similar el presentar una diferencia en peso (tamaño), o un pico ligeramente más ancho, alto o largo no parece ser un factor que permita consumir presas significativamente más grandes. Así por ejemplo entre *X. flavigaster* y ambas especies de *Dendrocincla* no se observaron diferencias significativas en el tamaño de avispas, arañas, caracoles, ortópteros, coleópteros y orugas, entre otras presas consumidas por estos trepatroncos; de hecho algunas de las presas consumidas por ambas especies de *Dendrocincla* fueron más grandes que las consumidas por *X. flavigaster* (los hemípteros consumidos por *D. anabatina* fueron significativamente más grandes que los consumidos por *X. flavigaster*; $F=15.97$; g.l.=3,19; $p=0.00002$)(cuadro 24).

Entre *G. spirurus* y *S. griseicapillus* sólo el tamaño de las termitas y hormigas *Pheydole sp.* difirieron significativamente entre ambas; sin embargo las termitas fueron significativamente más grandes para *S. griseicapillus*, ($F=22.59$; g.l.=1,112; $p=0.000006$), mientras que las hormigas *Pheydole sp.* fueron más grandes para *G. spirurus*, ($F=10.12$; g.l.=2,252; $p=0.00006$) (cuadro 24).

Cuadro 23. Índices de correlación entre caracteres de pico(mm), peso (gr) y tamaño promedio (mm) de presas ingeridas por lasde trepatroncos. Longitud promedio de la variable alimento=7.84 mm; D. St= 4.68.

Variable	Media	D st	r	r ²	t	p	n
Ancho pico	5.4	1.17	0.61	0.37	5.94	1.6×10^{-7}	60
Largo pico	16.61	7.79	0.55	0.3	5.06	4.4×10^{-6}	60
Alto pico	5.4	1.84	0.67	0.44	6.86	4.9×10^{-9}	60
Peso	26.92	13.6	0.69	0.47	7.25	1×10^{-9}	60

D. st (desviación estandar), r (coeficiente de correlación); r² (coeficiente de determinación), t (prueba de t), p (nivel de probabilidad).

Cuadro 24. Tamaño promedio (mm) de presas consumidas por dendrocoláptidos y pares de especies cuyo tamaño difirió significativamente con base en anovas.

Alimento	<i>D. anabatina</i>	<i>D. homochroa</i>	<i>S. griseicapillus</i>	<i>G. spirurus</i>	<i>X. flavigaster</i>	Sps. que difieren
Caracoles	5.8	0	0	0	7.17	
Pseudoescorpiones	2.4	0	2.58	2.38	3.7	
Arañas	9.01	10.08	3.74	7.42	17.27	1-3, 1-5, 2-3, 2-5, 3-5
Ortópteros	15.34	12.74	12.74	0	16.47	
Termitas	0	0	5.95	4.46	0	3-4,
Hemípteros	16.16	0	3.54	3.47	5.48	1-3, 1-4, 1-5
Coleópteros	11.77	12.55	4.85	6.64	9.79	1-3,
Curculionidae	0	0	3.32	5.47	9.12	3-5,
Criphthorhynchinae	0	0	3.6	2.33	8.68	3-5, 4-5
Orugas	27.49	29.12	0	0	34.01	
<i>Camponotus sp.</i>	9.36	0	4.6	0	7.68	
<i>Eciton burchettii</i>	4.32	7.6	0	0	0	
<i>Pheidole sp.</i>	0	0	2.39	3.61	2.78	4 - 3
<i>Pseudomyrmex sp.</i>	9.5	0	0	0	9.43	
<i>Dolichoderus sp.</i>	7.12	0	5.7	0	0	
<i>Neivamyrmex sp.</i>	5.17	0	0	0	0	
<i>Zacrophocerus sp.</i>	0	0	0	5.1	0	
Avispas	10.44	0	2.56	0	4.64	1- 3
Dípteros	0	0	0	0	7.39	
Homópteros	5.05	0	0	0	7.21	

1 (*Dendrocincla anabatina*); 2 (*D. homochroa*); 3 (*Sittasomus griseicapillus*); 4 (*Glyphorhynchus spirurus*); 5 (*Xiphorhynchus flavigaster*).

Si bien se ha mencionado que al comparar especies de tamaño similar no existe correlación en el tamaño de algún carácter del pico o peso con el tamaño promedio de las presas ingeridas, parece existir una tendencia a que la especie que presente más grandes los caracteres que resultaron más correlacionados con un mayor tamaño de presas ingeridas (peso, ancho y alto), puedan utilizar una mayor variabilidad en tamaños de presas.

Así, los coeficientes de variación en tamaños de algunas presas ingeridas son más altos para *D. anabatina* que para *D. homochroa* (la primera especie presenta un pico más alto y más ancho, aunque no se observaron diferencias significativas en estos caracteres entre ambas especies); de igual manera, al comparar a ambas especies de *Dendrocincla* con *X. flavigaster*, los coeficientes de variación del tamaño de las presas son más altos para esta última especie, la cual es significativamente más grande y con un pico significativamente más alto y largo que las primeras especies.

Esta tendencia también resulta obvia entre *G. spirurus*, y *S. griseicapillus*, ya que la primera especie presenta un pico significativamente más ancho y alto que la segunda y en donde los coeficientes de variación del tamaño de algunas presas son más altos para la primera especie (fig. 19 y 20).

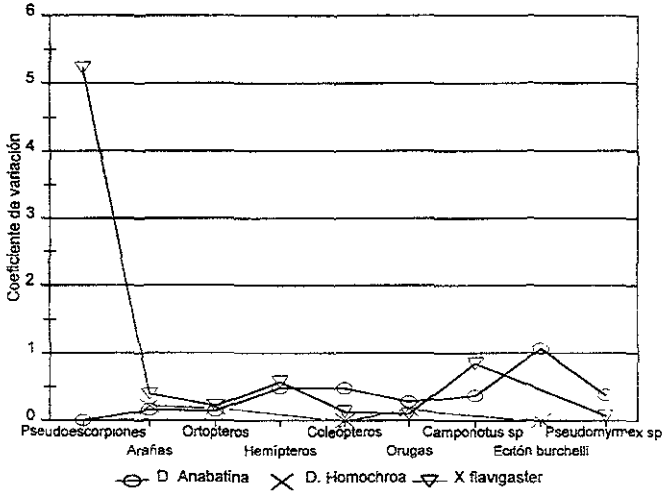


Figura 19. Variación en el tamaño de presas ingeridas por dendrocoláptidos con picos de tamaño diferente. *Xiphorhynchus flavigaster* es la especie que presenta un pico significativamente más grande, seguida por *Dendrocincla anabatina* y *D. homochroa*.

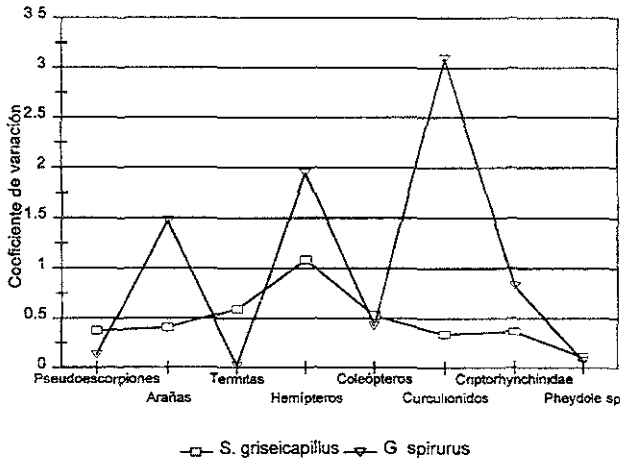


Figura 20. Variación en el tamaño de presas consumidas por *Glyphorhynchus spirurus* con un pico significativamente más alto y ancho que *Sittasomus griseicapillus*.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El conocimiento de las dietas es crítico para muchos estudios sobre la biología y ecología de las aves, sin embargo, las medidas directas de éstas son realizadas con poca frecuencia, lo cual se debe principalmente a que las técnicas para hacerlo son poco conocidas, a que se carece de experiencia para analizar las muestras fragmentadas para estimarlas, y a que muchas veces en diferentes tipos de estudios ornitológicos, muestras sobre las dietas son inicialmente colectadas, pero no son analizadas o los datos no son publicados, por lo que en consecuencia no existe información suficiente como antecedentes, lo que dificulta la realización de estudios posteriores.

Existen diferentes técnicas para el análisis de las dietas de las aves con sus propias ventajas y desventajas, las cuales, a parte del tamaño de muestra utilizado para analizar las dietas, pueden ocasionar sesgos en los estudios. Otros factores también influyen en las descripciones de las mismas, ya que por ejemplo, las dietas pueden variar en el tiempo, en diferentes localidades, según la abundancia y distribución de los recursos alimenticios, así como con el nivel de identificación con que son analizados los artículos alimenticios (Wiens 1989, Cooper *et al.* 1990, Mariani y Manuwal 1990, Rosenberg y Cooper 1990).

En este trabajo debido al pequeño tamaño de muestra de mollejas examinadas no fue posible realizar un estudio de las dietas por temporadas, lo que seguramente no permitió observar si existe un aprovechamiento diferente de los recursos en el tiempo y en sustratos por parte de los dendrocoláptidos, si existe una correlación más alta entre diversidad de recursos en los sustratos y diversidad de presas utilizadas por las aves, o si alguna de las especies de trepatroncos utiliza presas particulares o diferentes tamaños de presas en las diferentes temporadas. De modo que los comentarios siguientes sobre las diferencias o semejanzas, solapamiento en uso de recursos y reparto de los mismos se basan principalmente en el análisis global de las dietas.

Cabe mencionar, que el análisis de los datos también puede ocasionar sesgos en los análisis de dietas, por ejemplo el "porcentaje de ocurrencia" se considera la medida más simple y cruda para analizar las dietas, pero su ventaja principal, es que virtualmente todos los tipos de alimentos pueden ser considerados, incluso aquellos que individualmente no pueden ser contados. Así por ejemplo, la presencia de pulpa de frutos, semillas o escamas de mariposas, pueden detectarse y su porcentaje de ocurrencia es determinado fácilmente.

Con la "frecuencia" de individuos consumidos se puede reconstruir la dieta a partir de partes específicas de presas que permiten estimar el número de individuos consumidos (cabezas, élitros, mandíbulas, colmillos de arañas, torax, cefalotorax, opérculos de caracoles, etc.), pero algunos tipos de alimentos como la pulpa de frutos, generalmente no ocurren en forma que puedan ser contados.

En general se recomienda que más de un método sea utilizado para el análisis de las dietas y en el que se incluyan uno que represente la ocurrencia y otro que represente la frecuencia. Por otra parte, aunque se pueden conjuntar los datos de diferentes mollejas como un todo para el análisis de dietas, ya sea por temporadas o localidades, se recomienda que los datos de cada una de las mollejas sean analizados por separado para posteriormente obtener una proporción promedio de las presas y su varianza asociada, con lo cual, se puedan aplicar análisis estadísticos y tener una medida más acertada de diferencias y similitudes entre dietas (Rosenberg y Cooper 1990, Chapman y Rosenberg 1991, obs. pers).

En el presente estudio, las mayores diferencias en el uso de presas entre los dendrocoláptidos, se observaron con el análisis de frecuencia (13 tipos de presas difirieron significativamente), mientras que con el análisis de porcentaje de ocurrencia sólo cuatro tipos de presas difirieron significativamente, y con el análisis de proporciones promedio cinco tipos de presas difirieron. Estas diferencias en resultados son ocasionadas debido a que las medidas de "frecuencia" tienden a sobreestimar la importancia de presas pequeñas y de aquellas que persisten por mucho tiempo en el tracto digestivo; mientras que las comparaciones a nivel de especies usando el porcentaje de ocurrencia tienden a enfatizar similitudes entre muestras (Rosenberg y Cooper 1990).

Sin embargo, las presas más importantes en la dieta son notorias mediante estos análisis y considero que de cualquier manera, las diferencias en las medidas de frecuencia y porcentaje de ocurrencia dependen de los alimentos encontrados por la aves en su medio, así como de las presas registrados en las dietas individuales (esto también depende de la resistencia de las diferentes partes de las presas a la digestión, es decir que presas con estructuras suaves serán las primeras en digerirse, por lo cual, tienen menos probabilidad de registrarse que las presas que presentan estructuras más duras), por lo que la varianza en frecuencias de presas de diferentes mollejas individuales es reflejada en los datos de "proporciones promedio". medidas a las cuales di mayor importancia para el análisis global de las dietas.

Por otra parte, el estudio del nicho trófico hace evidente una serie de relaciones entre especies que de otra forma serían imperceptibles y que pueden resultar de gran importancia para el manejo y utilización de las poblaciones naturales. Un gran número de especies coexisten para formar las comunidades locales y por el hecho de que comparten el mismo hábitat son al menos, de manera general, similares en ecología. ¿Pero cómo se relacionan ecológicamente estas especies?, ¿hay límites en el grado de similitud ecológica entre ellas? o ¿cómo se reparten los recursos?.

Muchos han sido los autores que han encaminado sus trabajos a determinar como sucede esto mediante investigaciones sobre especies de aves coexistiendo y que están cercanamente relacionadas (Lack 1945. Frakes y Johnson 1982, Chapman y Rosenberg 1991, entre otros), los cuales han revelado diferencias en hábitos alimenticios, métodos de forrajeo o uso de diferentes microhábitats, lo que sugieren, ayuda a dividir los recursos y permite la coexistencia de las especies (MacArthur 1958, Hutchinson 1957 en Wiens 1989).

Las preguntas anteriores acerca de cómo coexisten especies ecológicamente similares como los dendrocoláptidos bajo estudio, implican tener una idea de las dimensiones o parámetros de los nichos ecológicos de las especies, los cuales son formalmente considerados equivalentes a recursos, o más precisamente, a funciones de utilización de las especies sobre los mismos. Los rasgos críticos que definen entonces un recurso, es que éste debe ser usado, aunque no necesariamente consumido por el organismo de interés y que debe ser al menos potencialmente limitado para la adecuación y/o dinámica de una población; de esta manera, el alimento es claramente un recurso, pero no los aspectos de comportamiento de forrajeo ni la morfología de los organismos de interés, sin embargo tienen que ver con cómo los recursos son obtenidos o usados (Wiens 1989, Remsen y Robinson 1990).

Los trepatroncos consumen algunos tipos de presas en común, lo que se refleja como un solapamiento incompleto en uso de recursos alimenticios entre todas y entre pares de especies y lo cual pudiera indicar, entre otras instancias, que la coexistencia de los dendrocoláptidos se debe a la utilización

de diferentes recursos y proporciones diferentes de los que utilizan en común. De hecho lo anterior se observó en este trabajo, ya que por ejemplo *X. flavigaster* es la única especie que incluye en su dieta una cantidad significativamente mayor de caracoles, *G. spirurus* consume una cantidad significativamente mayor de hormigas *Pheidole sp.* y termitas, mientras que *D. homochroa* consume una proporción promedio mayor de arañas que los demás dendrocoláptidos, *D. anabatina* consume por ejemplo más avispas, etc. aunque todas ellas consumen algunas presas en común.

De acuerdo a la teoría de nicho, especies ecológicamente similares coexisten por virtud de diferencias en el mismo y cada especie tiene ciertos requerimientos mínimos sobre las dimensiones del nicho (en este caso los diferentes alimentos); hay por lo tanto límites en el grado en el cual su nicho puede ser comprimido sin que las especies sean forzadas fuera de la comunidad asegurando que todos los recursos sean utilizados (MacArthur y Levins 1967, Rougharden 1974).

Lo esperado de la teoría clásica de nicho es que un alto solapamiento en recursos alimenticios es igual a una mayor competencia por los mismos, lo que requiere que los recursos estén limitados. Pero la limitación de recursos es más bien inferida que probada, y si los recursos son abundantes el solapamiento puede ser alto sin implicar competencia, mientras que el solapamiento también puede decrecer durante la escasez de recursos si las diferentes especies se especializan sobre aquellos que pueden utilizar más eficientemente, de manera independiente de cualquier efecto competitivo (Wiens y Rotenberry 1979, Schoener 1982), por lo que a pesar de que existen diferencias en el uso de recursos entre las especies de trepatroncos bajo estudio (diferentes presas y proporciones diferentes de las presas que utilizan en común), el bajo solapamiento observado entre ellas aun proporciona una idea incompleta de cómo usan y reparten los recursos para coexistir.

El análisis de agrupamiento mostró la formación de dos grupos de dendrocoláptidos que guardan mayor similitud en dieta, uno formado por ambas especies de *Dendrocincla* (las cuales también mostraron el mayor valor de solapamiento en dieta) y otro formado por *G. spirurus*, *S. griseicapillus* y *X. flavigaster* y en el que guardan mayor similitud las últimas dos especies, pero a su vez menor solapamiento en uso de recursos, mientras que las dos primeras especies guardan un mayor solapamiento en dieta. Entonces ¿cómo ocurre el reparto de recursos entre estas aves?

Muchos estudios han documentado en dónde y cómo forrajea las aves o cómo usan diferentes partes del hábitat, asumiendo, que diferencias en el comportamiento de forrajeo entre especies reflejan también diferencias en las formas en que las aves encuentran y usan los recursos alimenticios (MacArthur 1958, Willis 1960, 1972, Robinson y Holmes 1982). Las observaciones de Pierpont (1986) y otros autores respecto al comportamiento de forrajeo de varias especies de trepatroncos en Centro y Sudamérica (entre ellas del género *Dendrocincla*, *Xiphorhynchus*, *Sittasomus griseicapillus* y *Glyphorhynchus spirurus*) proporcionan una idea sobre cómo los dendrocoláptidos en Yaxchilán pudieran repartir y utilizar los recursos alimenticios.

De acuerdo a Willis (1972) y a Pierpont (1986), los dendrocoláptidos emplean dos patrones fundamentales de búsqueda y captura de presas y cada patrón define un gremio de especies que forrajea en una forma similar: el gremio "buscadores" incluye a los géneros *Xiphorhynchus*, *Xiphocolaptes* y *Lepidocolaptes*, que capturan presas que son relativamente estáticas en la superficie de corteza de árboles, hendiduras pequeñas, hoyos de nudos de madera o explorando en sustratos blandos como musgo y plantas

epífitas mediante un pico especializado largo, delgado y decurvado (Feduccia 1972) y utilizando un comportamiento de búsqueda con frecuencia manipulativo (removiendo los sustratos), localizando a la presa a distancia cercana y capturándola sin después realizar movimientos. Esto es el rasgo distintivo de este gremio y varias especies de *Xiphorhynchus* capturan a sus presas más del 70% de las veces mediante este patrón de forrajeo (Pierpont 1986).

Las especies del gremio "arreatador" (géneros *Dendrocicla*, *Sittasomus* y *Dendrocolaptes*), poseen un pico generalmente más ancho y relativamente más corto y más similar al de los papamoscas (Fitzpatrick 1980, Pierpont 1986), y en contraste buscan presas activas por inspección visual, para después realizar vuelos cortos o movimientos rápidos con las patas (arremetidas, Remsen y Robinson 1990) para capturarlas a cierta distancia de donde están perchadas. La estrategia de forrajeo de este gremio varía, ya que las especies pequeñas como *S. griseicapillus* capturan a muchas de sus presas cuando éstas son ahuyentadas de la corteza al trepar rápidamente por los troncos, o a la manera de los papamoscas; mientras que las especies grandes como las dendrociclas buscan a sus presas cerca de los troncos y el follaje al trepar lentamente y las capturan mediante arremetidas. Cabe mencionar sin embargo que las diferencias en comportamiento de forrajeo entre ambos gremios no son totales (Pierpont 1986).

Glyphorhynchus spirurus no se ajusta a estos gremios, ya que busca presas en forma especializada mediante su pico corto, recto y en forma de cuña, con el cual arranca fragmentos de corteza de árboles u otros sustratos relacionados a los troncos para comer presas extremadamente pequeñas (Skutch 1969, 1981, Pierpont 1986, y obs. personal).

Por otra parte, también existe una diferenciación de uso de sustratos para forrajear entre las especies arreatadoras grandes y pequeñas. Así, se ha observado que *S. griseicapillus* captura más de la mitad de sus presas al aire, las cuales se encontraban situadas en la superficie de troncos, mientras que una proporción menor son capturadas directamente sobre troncos y madera podrida (Pierpont 1986). Las especies grandes como las dendrociclas, se caracterizan por arreatar a sus presas de la corteza, follaje, hojas muertas o frondas secas de palma sin adoptar con mucha frecuencia la postura clásica de los trepatroncos (Feduccia 1972) y las presas tomadas de estos sustratos son capturadas cuando éstas delatan su presencia o mucho más generalmente cuando huyen de las marabuntas *Eciton burchelli* y *Labidus praedator*, ya que *D. anabatina* y *D. homochroa* son reconocidas como forrajeadoras "profesionales" sobre estas hormigas, aunque cuando no lo hacen así los individuos forrajear solitarios (Oniki 1971, Sutton 1951, Skutch 1969, Willis y Oniki 1978, Willis 1982, Coates-Estrada y Estrada 1989).

Xiphorhynchus flavigaster, *G. spirurus* y *S. griseicapillus* sólo ocasionalmente aprovechan las presas que huyen de las marabuntas y más de la mitad de las presas capturadas por las especies del gremio "buscadores" son obtenidas trepando sobre troncos de árboles y sustratos relacionados a ellos, por ejemplo madera u hojas muertas, frondas de palma u hoyos dejados por nudos de madera (Skutch 1969, Willis y Oniki 1978, Willis 1982, Pierpont 1986).

La inclusión de algunas especies dentro de estos gremios y el uso de diferentes sustratos de forrajeo es apoyada por la estructura morfológica del esternón observada en varios géneros de dendrocoláptidos por Feduccia (1972), quién reconoce un tipo básico del mismo, el cual puede o no presentar máximo dos muescas (aberturas) en el borde posterior. Así, sugiere que los géneros *Xiphocolaptes*, *Dendrocolaptes*, *Xiphorhynchus* y *Lepidocolaptes* con un esternón que tiende a no presentar muescas (un esternón más

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

fuerte), están netamente asociados con el hábito de forrajear sobre los troncos a la manera clásica de esta familia.

Los géneros *Dendrocincla*, *Sittasomus* y *Glyphorhynchus* tienden a mostrar un esternón con muescas, lo que se relaciona con la idea de que son intermedios en muchos caracteres anatómicos entre los dendrocoláptidos y las aves de la familia Furnariidae, cuyas especies no trepan sobre los troncos y son considerados ancestros de los dendrocoláptidos, de manera que las dendrocinclas y *Sittasomus* parecen ser más hábiles para forrajear de forma más parecida a los furnáridos y trepando con menos frecuencia por los troncos, aunque *G. spirurus* generalmente es observada trepando sobre los troncos a diferencia de las especies del género *Dendrocincla* (Feduccia 1972, Raikow 1994a, 1994b, obs. pers.).

Otro argumento que apoya la idea de diferencias en comportamiento de forrajeo y en uso de sustratos entre estos gremios con base en morfología proviene de Bledsoe *et al.* (1997), quién indica que las especies del género *Dendrocincla* han reducido o perdido la osificación del tendón de los miembros traseros, mientras que géneros como *Xiphorhynchus* sí lo presentan. Una mayor osificación se considera una adaptación para resistir el incremento de la fuerza al extender las patas durante el trepado sobre los árboles, mientras que una osificación menor se correlaciona con la observación de que las dendrocinclas adoptan posturas de trepado con mucho menos frecuencia que otros dendrocoláptidos, haciendo razonable suponer que la función realizada por una osificación extensiva del tendón no es grandemente requerida por las dendrocinclas, que forrajejan profesionalmente sobre las marabuntas sosteniéndose sobre ellas a la manera de los furnáridos y con menos frecuencia a la manera típica de los trepatroncos (Willis 1972, Willis y Oniki 1978, Pierpont 1986 y Chapman y Rosenberg 1991 y obs. personal).

A partir de lo anterior, un primer factor que puede permitir el reparto de recursos entre los dendrocoláptidos es que las especies utilizan diferentes patrones de comportamiento de forrajeo y uso de sustratos para capturar a sus presas: "buscadores", que forrajejan principalmente sobre los troncos (*X. flavigaster*) y "arreatadores" que forrajejan sobre troncos generalmente (*S. griseicapillus*) y los que forrajejan principalmente sobre las hormigas marabuntas (ambas especies de *Dendrocincla*), mientras que *G. spirurus* no se ajusta a estos patrones por forrajear de manera especializada sobre los troncos. Pero, entre las especies que pertenecen a un mismo gremio de patrón de forrajeo o que forrajejan sobre un mismo sustrato ¿cómo se da el reparto de recursos?

Grupos de especies de aves dentro de una familia son con frecuencia separados por comportamiento de forrajeo y morfología, lo que refleja diferencias ecológicas entre las especies y lo que también permite el reparto de recursos (Wiens 1989). Esto es más claro cuando se hacen comparaciones a través de especies que comparten una forma muy similar de explotación de recursos, por ejemplo, los papamoscas presentan una radiación en los neotrópicos que ha producido variaciones en su comportamiento para atrapar presas al vuelo, por lo que estos gremios también difieren morfológicamente. Así las especies que capturan presas a la manera característica de esta aves tienen picos anchos, alas cortas, tarsos largos, y colas reducidas, las especies que capturan presas rebuscando en la vegetación, al igual que las que forrajejan en el suelo tienen picos angostos; mientras que las que forrajejan en el suelo tienen patas más largas y los que forrajejan en el aire tienen picos triangulares, alas extremadamente largas y piernas cortas, aunque las diferencias entre gremios no son absolutas ni en comportamiento ni en morfología (Fitzpatrick 1985).

En este sentido, el tamaño de los trepatroncos también parece ser importante junto con el comportamiento y el uso diferente de sustratos de forrajeo, para el reparto de recursos entre los dendrocoláptidos, ya que a mayor tamaño de la especie (peso= tamaño) mayor y más variable el tamaño de las presas que utilizan; es decir que el tamaño de las especies parece ser un factor que limita el uso de presas, así, los trepatroncos pequeños (*S. griseicapillus* y *G. spirurus*) parecen limitados a usar solamente presas pequeñas, mientras que los grandes (*X. flavigaster* y ambas dendrocinclas) utilizan presas significativamente más grandes. Sin embargo, entre especies de tamaño muy similar ya sea grandes o pequeñas, el mayor tamaño de algún carácter (ancho, largo o alto del pico o mayor peso) no está correlacionado con que coman presas significativamente más grandes, pero sí parece existir una tendencia a que consuman un tamaño de presas más variable.

Varios estudios sobre aves frugívoras han mostrado, que especies con una apertura grande de pico usan una variedad más grande de tamaños de frutos que las especies con apertura pequeña de pico, es decir, que el tamaño de los frutos más grandes que son comidos por una especie es una clara función de la apertura del pico, aunque el tamaño de los frutos más pequeños no tiene relación con la misma. Entonces el tamaño máximo del fruto que puede ser tragado completo es por lo tanto restringido por la morfología, pero debido a que es más fácil tragar frutos muy pequeños, tener una gran apertura de pico no impide que éstos sean consumidos, pero el tener un pico pequeño sí impide tragar frutos enteros grandes (Wheelwright 1985).

Lo anterior concuerda con lo observado por (Pierpont 1986), quién indica que entre los dendrocoláptidos del gremio de los arreatadores que ella estudió, las especies *Dendrocincla fuliginosa* y *D. merula*, que son significativamente de mayor tamaño que *S. griseicapillus* se alimentaron de presas significativamente más grandes que esta última especie. En cambio, en las especies del gremio buscadores (especies de tamaño diferente de los géneros *Xiphorhynchus* y *Xiphocolaptes*) el tamaño de las presas capturadas por las mismas cambió poco con el tamaño de los trepatroncos; es decir, que en este último gremio la longitud promedio de las presas no se correlacionó ni con el tamaño del cuerpo ni con la longitud del pico; sin embargo, en mi trabajo sólo se estudió una especie de este gremio (*X. flavigaster*) por lo que no se observó dicha correlación. Lo que sí es un hecho, es que en el presente trabajo *X. flavigaster* utilizó varias presas significativamente más grandes que las especies pequeñas *S. griseicapillus* y *G. spirurus* (gorgojos cryptorhynchinidos, curculiónidos de otros tipos y arañas).

Por otro lado, se ha observado que los dendrocoláptidos forman parte de grupos interespecíficos territoriales que forrajeen tanto en el sotobosque como en el dosel. Los grupos de sotobosque consisten típicamente de varias especies de troglodítidos, formicáridos, furnáridos, traupidos y vireos que defienden los límites de un territorio común de 4-5 ha (Powell 1979) y *S. griseicapillus* muestra altas afinidades para participar en estos grupos, mientras las especies del género *Dendrocincla* con muy poca frecuencia forman parte de los mismos (Pierpont 1986). Grupos de una estructura similar pero de composición diferente de especies forrajeen en el dosel de los bosques, e incluyen tangaras, formicáridos, furnáridos, papamoscas y pípridos, entre otros, que defienden un territorio de 8-9 ha; *Sittasomus griseicapillus* y *Lepidocolaptes souleyetii* son asistentes comunes a estos grupos, mientras que *Xiphorhynchus flavigaster* es un asistente irregular y respecto a las especies de *Dendrocincla* y *G. spirurus* no se reporta que éstas asistan (Skutch 1969, Powell 1979, Pierpont 1986, Hutto 1994).

Pierpont (1986), observó que entre las especies de dendrocoláptidos que estudió, ocurrieron interacciones agresivas (persecuciones al vuelo o sobre los troncos durante las cuales las aves emitieron llamadas agonísticas; desplazamientos, en los cuales un ave vuela hacia otra y la desplaza de su percha; reacciones de evitamiento, en las cuales un ave ocasionalmente se mueven alrededor de los troncos para permanecer escondida de otro individuo; o simplemente un ave deja un área después de la llegada de un miembro de otra especie) que tomaron diferentes intensidades con respecto al nivel de solapamiento en uso de presas, sustratos de forrajeo, o entre especies que formaron parte de grupos de forrajeo, o que son seguidoras profesionales de hormigas marabuntas.

Así, entre las especies que ocuparon el mismo hábitat, estrato vertical de forrajeo y que tuvieron rangos hogareños solapados, pero que presentaron bajos niveles de solapamiento en uso de presas, existió una tendencia a no interactuar agresivamente a pesar de que con frecuencia forrajearon juntas; mientras que aquellas con niveles intermedios de solapamiento en uso de presas, mostraron un incremento en la incidencia de agresión a baja intensidad o tolerancia parcial (las especies ocuparon el mismo hábitat y estrato vertical, tuvieron rangos hogareños solapados y se encontraron con frecuencia al forrajear, peleando algunas veces pero no siempre), y aquellas especies con altos niveles de solapamiento en uso de presas fueron invariablemente agresivas, peleando cada vez que se encontraron para forrajear, ya que ocuparon el mismo hábitat y estrato vertical, por lo que casi siempre se observaron separadas en espacio (Pierpont 1986).

En cambio, las relaciones de agresividad interespecífica difirieron entre las especies que participaron en grupos de sotobosque o de dosel y para las especies seguidoras de hormigas. De manera que entre los trepatroncos que forman parte de grupos interespecíficos de forrajeo, hay una tendencia significativa a presentar interacciones agresivas principalmente con especies que son ecológicamente similares (uso de un mismo microhábitat y comportamiento de forrajeo similar), mientras que entre las especies que siguen hormigas marabuntas esta tendencia es muy débil, pero es mayor la agresión con base en el espacio y la distancia de forrajeo entre especies (Pierpont 1986).

Estos patrones tienen sentido si se compara la geometría de los grupos interespecíficos y las oleadas de hormigas marabuntas. El espacio de forrajeo utilizable por un grupo interespecífico de forrajeo es mucho más grande que el espacio sobre las hormigas marabuntas, mientras que el espacio ocupado por un grupo de dosel es incluso más grande que uno de sotobosque, por lo que se supone que existe menos competencia directa entre especies que forman el grupo, y consecuentemente las aves no son tan sensitivas a la proximidad de otros dendrocoláptidos; en estos grupos y dentro de este gran espacio otro dendrocoláptido es un competidor efectivo si busca presas en microhábitats similares, ya que éstas permanecen escondidas y deben ser descubiertas a través de un comportamiento de búsqueda especializado (Pierpont 1986).

Sobre una oleada de marabuntas el mejor espacio de forrajeo es típicamente un área de 3-4 m de anchura y a 2-3 m del suelo en el frente de avance, por lo que el mismo, es fuertemente peleado entre una variedad de aves seguidoras de hormigas, tanto del género *Dendrocincla* como de otras familias (Willis y Oniki 1978). Al parecer, forrajear sobre las hormigas marabuntas no requiere un comportamiento de búsqueda de presas especializada, ya que las hormigas ahuyentan a diferentes tipos de organismos fuera de sus escondites, por lo que sutiles diferencias interespecíficas en la habilidad para buscar presas en diferentes sustratos pierden su sentido al forrajear sobre ellas (Pierpont 1986), por lo que es probable que

relaciones jerárquicas o de dominio entre las especies seguidoras de hormigas tengan más importancia con respecto al uso de los recursos alimenticios, como lo ha documentado Willis (1966, 1969, 1982).

Con base en los argumentos anteriores sobre comportamiento de forrajeo, uso de sustratos, participación de las especies en grupos interespecíficos de forrajeo, hábitos de las especies del género *Dendrocincla* de perseguir a las hormigas marabuntas para aprovechar las presas que huyen de estas hormigas y la agresividad interespecífica entre especies, se puede entonces tener una idea más completa de cómo posiblemente son repartidos entre los trepatroncos los recursos alimenticios.

Lo anterior, considero entonces, se refleja en el análisis de agrupamiento en el cual las dendrocinclas forman un grupo con el que *S. griseicapillus* no guarda similitud, en el bajo solapamiento entre estas especies y en el análisis de diversidad de presas que indican el número de alimentos importantes por sus proporciones. Así, si bien algunas presas son usadas en común como alimentos principales (arañas, coleópteros, hemípteros), *S. griseicapillus* se alimenta principalmente de curculiónidos y gorgojos cryptorhynchínidos, pseudoescorpiones, hormigas *Pheidole sp.* y termitas, organismos que sólo o en mayor cantidad fueron recolectados en las trampas de árboles y que están relacionados con este sustrato, por ejemplo corteza, madera muerta o plantas epífitas (Brown 1957, Borrór *et al.* 1981, Vázquez 1987), lo cual de alguna manera corrobora el hábito de esta especie de forrajear con mayor frecuencia sobre los troncos de árboles y sustratos localizados sobre ellos.

En cambio, ambas dendrocinclas aprovecharon presas que fueron recolectadas tanto en trampas de árboles como de suelo (arañas, coleópteros, orugas, ortópteros, hemípteros, entre otros) y algunas presas que única o en su mayor parte se recolectaron en trampas de árboles o que están relacionadas con este sustrato, pero que no son consumidas en gran proporción, como pseudoescorpiones, escorpiones, coleópteros cerambícidos, coccinélidos y escoltídeos, hormigas *Pseudomyrmex sp.*, *Neivamyrmex sp.*, *Camponotus sp.* (Brown 1957, Borrór *et al.* 1981, Vázquez 1987) y otras que fueron solamente capturadas en las trampas de suelo, como las hormigas marabuntas *Eciton burchelli*.

Entre las especies del gremio de los arrebatadores y la única especie del gremio de los buscadores que es *X. flavigaster*, la diferencia en el uso de presas y sus proporciones radica, probablemente, en que ésta última forrajea principalmente sobre troncos o sustratos relacionados. De hecho, nunca la observé sobre las marabuntas, sólo en árboles, de manera que a pesar de que estos trepatroncos utilizan algunas presas en común, ambas dendrocinclas pueden detectarlas al moverse (arañas, hemípteros, coleópteros, orugas, ortópteros), mientras que *X. flavigaster*, mediante el comportamiento característico del gremio buscadores, explora con su pico en hendiduras u hoyos de la corteza o manipula sustratos suaves como musgo o plantas epífitas para localizar presas estáticas como los caracoles, que no son probablemente detectados y de hecho no son consumidos por los otros trepatroncos, o presas como las hormigas *Pseudomyrmex sp.*, que al parecer según Brown (1957) viven dentro de plantas epífitas como las del género *Tillandsia*, y que en mayor cantidad fueron consumidas por *X. flavigaster*.

La mayor similitud en dieta entre *X. flavigaster* y *S. griseicapillus* es probable radique en que ambas especies forrajean en gran parte sobre los árboles, por lo que consumen presas que encuentran en este sustrato, pero la diferencia entre ellas es el método que cada una emplea para capturarlas y los cuales ya se han mencionado. El tamaño de *G. spirurus* y *S. griseicapillus* también puede limitarlas a usar presas pequeñas en comparación a las usadas por *X. flavigaster*, así, por ejemplo los gorgojos cryptorhynchínidos.

curculionidos de otros tipos y arañas ingeridas por las dos primeras especies fueron significativamente más pequeños que los consumidos por *X. flavigaster*.

S. griseicapillus y *X. flavigaster* mostraron mayor similitud en dieta con *G. spirurus*, lo cual probablemente se debe a que las tres especies forrajean más generalmente sobre los troncos, de donde obtienen sus presas. El mayor solapamiento en uso de presas entre *G. spirurus* y *S. griseicapillus* se debe a que utilizan en común arañas, hemípteros, homópteros, curculiónidos, gorgojos cryptorhynchínidos, pseudoescorpiones, hormigas *Pheidole sp.* y termitas. Las diferencias consisten en que *G. spirurus* parece especializarse en las tres últimas presas, las cuales obtiene mediante su pico en forma de cuña que le permite golpear y desprender fragmentos de corteza de madera podrida o tallos de plantas epífitas para sacar y alimentarse de estas y otras presas que se esconden o viven bajo estos sustratos (Skutch 1969, Feduccia 1972, Pierpont 1986, Remsen y Robinson 1990); mientras que *S. griseicapillus* consume una mayor proporción de coleópteros, arañas, curculiónidos, hemípteros, etc., organismos que más bien parecen habitar sobre la superficie de los troncos (Borror *et al.* 1981, Vázquez 1987) y que tienen más probabilidad de ser localizados cuando se mueven o huyen de este dendrocoláptido cuando trepa por los troncos.

Entre *Dendrocincla anabatina* y *D. homochroa*, las cuales son muy similares en morfología y en comportamiento de forrajeo y por lo cual mostraron el mayor solapamiento en uso de alimentos, el reparto de los mismos puede implicar agresión interespecífica como lo observaron Pierpont (1986), Willis (1972) y Chapman y Rosenberg (1991) en otras especies de *Dendrocincla*, entre las cuales al ocupar el mismo hábitat y estrato vertical, ocurre agresión a baja intensidad o tolerancia parcial por lo que cuando forrajean juntas pelean algunas veces, pero no siempre, por los mejores sitios de forrajeo sobre las marabuntas.

Entre las especies de *Dendrocincla* estudiadas por Willis (1982), Pierpont (1986) y Chapman y Rosenberg (1991) la especie más grande es la más dominante, y su ventaja parece consistir en evitar que la especie más pequeña forrajee sobre las hormigas. En México *D. anabatina* y *D. homochroa* forrajean sobre estas hormigas (Willis y Oniki 1978, Coates-Estrada y Estrada 1989) y en el presente trabajo, en ocho ocasiones *Dendrocincla anabatina* fue observada forrajeando sobre las marabuntas, y en tres de ellas forrajeó junto con *D. homochroa*, mismas en las cuales, la primera especie ahuyentó a la segunda. Este comportamiento también fue observado por Skutch (1969), y aunque no se observaron diferencias significativas en tamaño (peso) y caracteres de pico entre ambas especies, *D. anabatina* posee un pico ligeramente más alto y más ancho. Este comportamiento agresivo no impide, sin embargo, que ambas especies puedan utilizar el mismo sustrato y los mismos recursos alimenticios. De hecho esto es observable en las dietas de ambas especies, ya que los recursos que utiliza *D. homochroa* son los mismos que emplea *D. anabatina*, aunque los resultados sobre la primer especie deben tomarse con cuidado debido a la pequeña muestra de mollejas revisadas de ella.

Varios investigadores coinciden en que pequeñas diferencias en la morfología de especies de aves cercanamente relacionadas en cuanto a ecología (comportamiento de forrajeo uso de sustratos y hábitos alimenticios), son suficientes para una segregación ecológica entre ellas que permita el reparto de recursos y la coexistencia (Ricklefs y Cox 1977, Herrera 1978, Fitzpatrick 1985). Entonces otro factor que puede permitir el reparto de los recursos, así como un uso más relajado de ellos entre las especies de dendrocoláptidos de tamaño similar y que forrajean en un mismo sustrato, es que aquellas especies con un

pico más alto o ancho tienden a utilizar una mayor variedad de tamaños de presas.

Así, *D. anabatina* con caracteres de pico ligeramente más grandes que *D. homochroa* (las diferencias no fueron significativas) utilizó una mayor variabilidad de tamaños de presas y también más diversidad de presas en su dieta (tampoco los valores de diversidad de dieta entre ellas difirieron significativamente). Lo anterior es más obvio entre *G. spirurus* y *S. griseicapillus*, donde la primera con un pico significativamente más ancho y alto que la segunda utiliza algunas presas cuya variabilidad en tamaño es mayor (arañas, hemípteros, gorgojos criptorinquinidos y otros tipos de curculiónidos); sin embargo el valor de diversidad de presas en la dieta de *G. spirurus* es menor que el *S. griseicapillus*, aunque esto puede deberse a que *G. spirurus* es más especializada en la búsqueda de sus presas que la segunda.

Otras diferencias en el comportamiento forrajeo entre los trepatroncos, lo cual seguramente implican un aprovechamiento y uso de diferentes presas, es su participación en los diferentes grupos interespecíficos de forrajeo ya mencionados, así *S. griseicapillus* participa en los grupos de sotobosque y de dosel, mientras que *X. flavigaster* participa ocasionalmente y ambas especies de *Dendrocincla* y *G. spirurus* no se reporta que participen (Pierpont 1986, Hutto 1994).

Las diferencias en uso de alimentos entre los dendrocoláptidos resultó claro a través del estudio de su dieta, sin embargo, es necesario un estudio más detallado sobre su comportamiento de forrajeo, el cual permita apoyar con mucha más certeza lo ya expuesto para explicar el reparto de recursos alimenticios.

LITERATURA CITADA

- American Ornithologist' Union (A.O.U.). 1998. Check list of North American Birds. 7th. Edition. Published by the American Ornithologist' Union. Washington, D.C.
- Beltzer, H. A., Paporelo de Amsler y M. I. Neffen. 1995. Biología alimentaria del carpintero real *Colaptes melanochloros* (Aves:Picidae) en el valle aluvial del Río Paraná, Argentina. Universidad de Murcia, *Anales de Biología*, 20 (*Biología animal*, 9):53-59..
- Bledsoe, H. A., J. R. Raikow y L. S. Crowell. 1997. Intraspecific variation and evolutionary reduction of tendon ossification in *Dendrocincla* woodcreepers. *Condor* 99:503-511.
- Borror, J. D., D. M. De Long y C. A. Triplehorn. 1981. An introduction to the study of insects. Saunders College Publishing.
- Breedlove, E. D. 1970. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). Pp. 149-165. En Graham, A. (editor). *Vegetation and vegetational history of Northern Latin America*. Elsevier Scientific Publishing Company. New York.
- Brown, L. W. Jr. 1957. Ants from Laguna Ocotol (Hymenoptera, Formicidae). Pp. 228-237. En Paynter, A. R. Jr. (Editor). *Biological investigations in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico*. Bulletin of The Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol.116, No. 4.
- Calver, M. C. y R. D. Wooller. 1982. A technique for assessing the taxa, length, dry weight and energy content of the arthropod prey of birds. *Aust. Wildl. Res.* 9:293-301.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1989. Avian attendance and foraging at army-ant swarms in the tropical rainforest on Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Journal of Tropical Ecology* 5:281-292.
- Cooper, R. J. and R. C. Whitmore. 1990. Arthropod sampling in ornithology. Pp. 29-37. En Morrison, L. M., C. J. Ralph, J. Verner y J. L. Jehl Jr (Edit). *Avian foraging: Theory, methodology and applications*. Studies in Avian Biology No. 13. The Cooper Ornithology Society.
- Chapman, A. y K. V. Rosenberg. 1991. Diets of four sympatric amazonian woodcreepers (Dendrocolaptidae). *Condor* 93:904-915.
- Dillon, S. E. y L. S. Dillon. 1972. A manual of common beetles of eastern North America. Vol. I y II. Dover Publications Inc. New York.
- Dunning, S. J. 1987. *South American Birds. A photographic aid to identification*. Harrowood Books, Newtown Square, PA. U. S. A.
- Feduccia, A. 1972. Variation in the posterior border of the sternum in some tree-trunk foraging birds. *Wilson Bull.* 84(3):315-328.
- Fitzpatrick, J. W. 1980. Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82:43-57.
- Fitzpatrick, J. W. 1985. Form, foraging behavior, and adaptive radiation in the Tyrannidae. *Ornithological Monographs* 36:447-470.
- Foster, S. M. 1975. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *Condor* 77:304-314.
- Foster, S. M. y P. F. Cannell. 1990. Birds specimens and documentation: critical data for a critical resource. *Condor* 92:277-283.
- Frakes, A. R. y E. R. J. Johnson. 1982. Niche convergence in *Empidonax* flycatchers. *Condor* 84:286-291.
- Gutiérrez, S. J. L. 1984. *Matemáticas para las ciencias naturales, Parte 1. Vínculos matemáticos*, Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Herrera, C. M. 1978. Niche-shift in the genus *Parus* in southern Spain. *Ibis*, 120:235-240
- Howard, R y A. Moore. 1991. *A complete checklist of the birds of the world*. Academic Press. Pp. 851
- Howell, N. G. S. y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico, and Northern, Central America*. Oxford University Press. Pp 851.
- Hurlbert, H. S. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological*

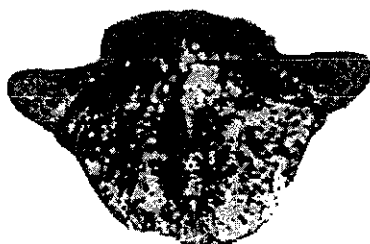
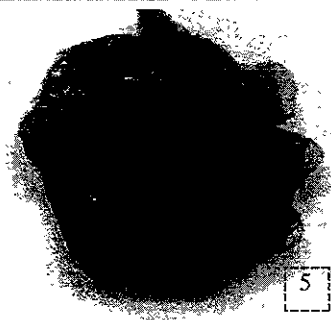
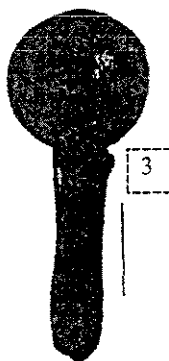
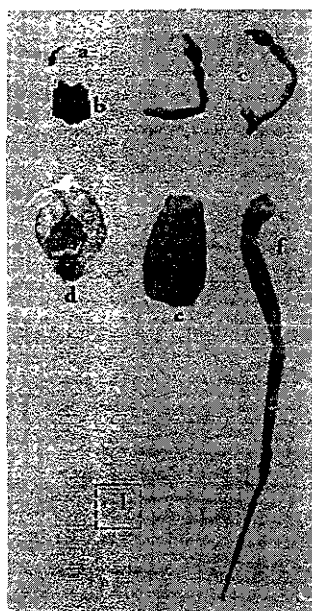
- Monographs. 54(2):187-211.
- Hutto, L. R. 1990. Measuring the availability of food resources. Pp 20-28. En Morrison, L. M., C. J. Ralph, J. Verner y J. L. Jehl Jr. (Edit). Avian foraging: Theory, methodology and applications. Studies in Avian Biology No. 13. The Cooper Ornithology Society.
- Hutto, L. R. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *Condor* 96:105-118.
- Lack, D. 1945. The ecology of closely related species with special reference to cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and Shag (*P. aristotelis*). *Journal of animal Ecology* 14:12-16.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Some theoretical explorations. Princeton University Press. 120p.
- Loiselle, B. A. y J. G. Blake. 1990. Diets of understory fruiting-eating birds in Costa Rica. pp. 91-103. en: Morrison, M. L., C. J. Ralph, J. Verner y R. Jehl Jr. (Eds). Avian foraging: Theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology. No. 13.
- Ludwig, A. J. y J. F Reynolds. 1988. Statistical ecology. A primer and methods and computing. Wiley-Interscience Publ. New York. Pp 337.
- Llorente, J., A. Garces, T. Pulido e I. Luna. (trad). 1985. Manual de recolección y preparación de animales. Coord. de Serv. Edit., Fac. de Ciencias, UNAM. 236pp.
- MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers in northeastern coniferous forest. *Ecology* 39:599-619
- MacArthur, R. H. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101:377-385.
- Magurran, E. A. 1987. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. pp 34-36.
- Mariani, M. J. y D. A. Manuwal. 1990. Factors influencing Brown Creeper (*Certhia americana*) abundance patterns in the southern Washington Cascade Range. P. 53-57. En Morrison, L. M., C. J. Ralph, J. Verner y J. L. Jehl Jr. (Edit). Avian foraging: Theory, methodology and applications. Studies in Avian Biology No. 13. The Cooper Ornithology Society.
- Meyer de Schauensee, R. 1970. A guide to the birds of South America. Livingston Publishing Company. Pennsylvania. Pp. 469.
- Miller, A. H., H. Friedmann, L. Griscom y R. T. Moore. 1957. Distributional check-list of the birds of Mexico. Cooper Ornithological Club. Miller, A. H. y F. A. Pitelka Eds. Part. II.
- Morón, M. A. y R. A. Terrón. 1988. Entomología práctica. Instituto de Ecología A. C. México, D. F. pp.504.
- Oniki, Y. 1971. Wandering interspecific flocks in relation to ant-following birds at Belém, Brazil. *Condor* 73:372-374.
- Powell, G. V. N. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a Neotropical mid-elevation forest. *Auk* 96:375-390.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. Segunda Edición. Pp. 521.
- Peterson, T. R. y E. L. Chalif. 1989. Aves de México. Guía de campo. Ed Diana, México D. F. pp. 473.
- Petraitis, P. S. 1979. Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology* 60:703-710.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 71:2141-2145.
- Pierpont, N. 1986. Interspecific aggression and the ecology of woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). Ph. D. diss. Princeton Univ. Princeton, N.J.
- Poulin, B., G. Lefebvre y R. McNeil. 1994. Diets of land birds from northeastern Venezuela. *Condor* 96:354-367.

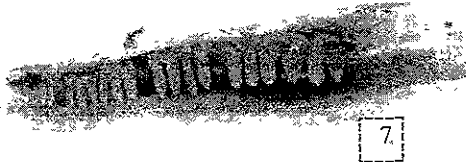
- Prado-Herrera, B. C. 1998. Alimentación complementaria de colibríes (Familia Trochilidae, Aves: Apodiformes) a base de artrópodos: una correlación morfológica. Tesis de licenciatura, ENEP Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. 56 pp.
- Raikow, J. R. 1994a. A phylogeny of the woodcreepers (Dendrocolaptinae). *Auk* 111(1):104-114.
- Raikow, J. R. 1994b. Climbing adaptations in the hindlimb musculature of the woodcreepers (Dendrocolaptinae). *Condor* 96:1103-1106.
- Remsen, J. V. Jr. y K. S. Robinson. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. Pp. 144-160. En Morrison, L. M., C. J. Ralph, J. Verner y J. L. Jehl Jr. (Edit). *Avian foraging: Theory, methodology and applications*. Studies in Avian Biology No. 13. The Cooper Ornithology Society.
- Rice, R. W. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43(1):223-225.
- Ridgely, S. R. y J. A. Gwynne Jr. 1989. *Birds of Panama with Costa Rica, Nicaragua, and Honduras*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Ricklefs, R. E. y G. W. Cox. 1977. Morphological similarity and ecological overlap among passerine birds on St. Kitts, British West Indies. *Oikos* 29:60-66
- Robinson, K. S. y R. T. Holmes. 1982. Foraging behavior of forest birds: The relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology*. 63(6):1918-1931.
- Rosenberg, V. K. y R. J. Cooper. 1990. Approaches to avian diet analysis. Pp. 80-90. En Morrison, L. M., C. J. Ralph, J. Verner y J. L. Jehl Jr. (Edit). *Avian foraging: Theory, methodology and applications*. Studies in Avian Biology No. 13. The Cooper Ornithology Society.
- Roughgarden, J. 1974. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. *Theoretical Population Biology* 5:163-186.
- SEMARNAP-INE-CONABIO. 1995. *Reservas de la biósfera y otras áreas naturales protegidas de México*. Instituto Nacional de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Servat, G. 1993. A new method of preparation to identify arthropods from stomach contents of birds. *Journal Field Ornithology* 64(1):49-54.
- Sherry, W. T. 1990. When are birds dietarily specialized? Distinguished ecological from evolutionary approaches. Pp.337-352. En Morrison, L. M., C. J. Ralph, J. Verner y J. L. Jehl Jr. (Edit). *Avian foraging: Theory, methodology and applications*. Studies in Avian Biology No. 13. The Cooper Ornithology Society.
- Shoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *The American Scientist* 70:586-595.
- Skutch, A. F. 1969. *Life histories of Central American birds. Part. III. Families Cotingidae, Pipridae, Formicariidae, Furnariidae, Dendrocolaptidae and Picidae*. Cooper Ornithological Society. Pacific Coast. Avifauna, Berkeley, California.
- Skutch, A. F. 1981. *New studies of Tropical America birds*. Publications of the Nuttall Ornithological Club, No. 19. Cambridge, Massachusetts.
- Smith, K. G. y J. T. Rotenberry. 1990. Quantifying food resources in avian studies: present problems and future needs. Pp 3-6. En Morrison, L. M., C. J. Ralph, J. Verner y J. L. Jehl Jr. (Edit). *Avian foraging: Theory, methodology and applications*. Studies in Avian Biology No. 13. The Cooper Ornithology Society.
- Sokal, R. R y C. A. Braumann. 1980. Significance test for coefficients of variation and variability profiles. *Syst. Zool.* 29 (1): 67-76
- Stiles, F. G., A. F. Skutch y D. Garner. 1994. *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University. Fourth printing pp 511.
- Sutton, M. G. 1951. Birds and an ant army in southern Tamaulipas *Condor*. Vol. 53:16-18.

- Vázquez, G. L. 1987. Zoología del Phylum Arthropoda. Nueva Ed. Interamericana, México. Pp 381.
- Wetmore, A. 1972. The birds of the Republic of Panama. Part 3. Passeriformes: *Dendrocolaptidae* (Woodcreepers) to *Oxyruncidae* (Sharpbills). Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 631.
- Wheelwright, N. T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66:808-818.
- Wiens, J. A. 1989. The ecology of bird communities. Vol. 1: Foundations and Patterns. Cambridge, University Press. Pp. 539.
- Wiens, J. A. y J. T. Rotenberry. 1979. Diet niche relationships among North American grassland and shrubsteppe birds. *Oecologia* 42:253-292.
- Willis, E. O. 1960. A study of the foraging behavior of two species of ant-tanagers. *Auk* 77:150-170.
- Willis, E. O. 1966. Competitive exclusion and the foraging behavior of Plain-brown woodcreepers. *Ecology* 47:667-672.
- Willis, E. O. 1969. On the behavior of five species of *Rhegmatorhina*, ant-following antbirds of the Amazon basin. *Wilson Bull.* 81:363-395.
- Willis, E. O. 1972. The behavior of Plain-brown woodcreepers, *Dendrocincla fuliginosa*. *Wilson Bull.* 81:377-420.
- Willis, E. O. e Y. Oniki. 1978. Birds and army ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:243-263.
- Willis, E. O. 1982. The behavior of Black-banded Woodcreepers (*Dendrocolaptes picumnus*). *Condor* 84:272-285.

APÉNDICE 1.

Fragmentos de diferentes presas en contenidos estomacales de dendrocoláptidos. 1) Fragmentos de araña: a. colmillo, b. quelícero, c. pedipalpo de un macho, d. parte ventral de cefalotorax, e. parte dorsal de cefalotorax, f. pata. 2) Cabeza de coleóptero. 3) Cabeza de curculiónido. 4) Fragmentos de curculiónido: a. fragmentos de patas, b. élitro, c. cabeza. 5) Cefalotorax de araña. 6) Cabeza de hemíptero. 7) Mandíbula de lagartija. 8) Elitros de coleópteros. 9) colmillo y quelícero de araña. 10) Mandíbula de oruga. 11) Mandíbula de ortóptero. 12) Pata de ortóptero. 13) Opérculo de caracol. En algunas figuras la línea negra representa un milímetro.

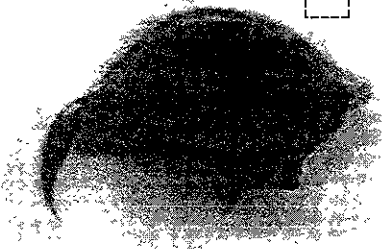




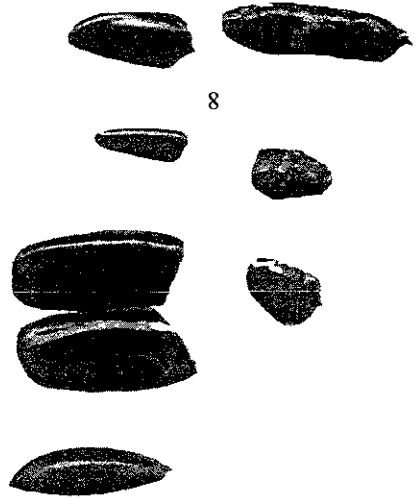
7



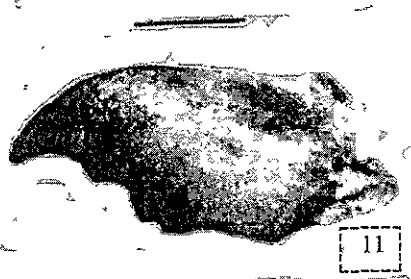
9



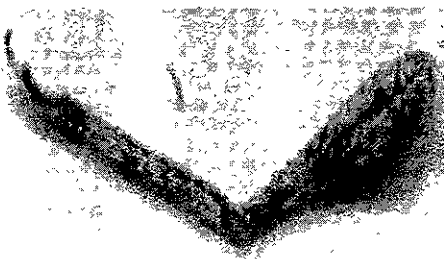
10



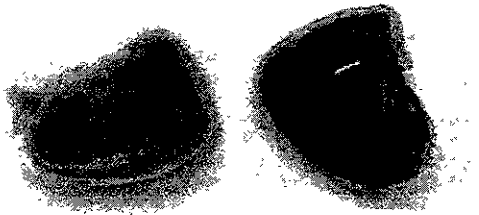
8



11



12



13