



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**“TÁCTICAS DE FORRAJEO DE TRES ESPECIES DE AVES
MIGRATORIAS NEOTROPICALES EN EL PARQUE
ECOLÓGICO DE LA CIUDAD DE MÉXICO, AJUSCO MEDIO,
DISTRITO FEDERAL”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

BERNARDO CRUZ MONFORT

**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**



2005



**FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR**

m. 34 2014



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Bernaldo Cruz Monfort

FECHA: 14 Mayo 09
FIRMA: Bernaldo Cruz Monfort

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:
"Tácticas de forrajeo de tres especies de aves migratorias neotropicales en el parque ecológico de la ciudad de México, Ajusco medio, Distrito Federal."

realizado por Bernardo Cruz Monfort

con número de cuenta 09106715-1 , quien cubrió los créditos de la carrera de:
Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

- Director de Tesis Propietario Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga *Michel Co Arizmendi*
- Propietario Dra. Laura Roxana Torres Avilés *L. Roxana Torres Avilés*
- Propietario M en C. Elsa Margarita Figueroa Esquivel *Elsa Margarita Figueroa Esquivel*
- Suplente M en C. Pilar Gabriela Ibáñez Hernández *Pilar Gabriela Ibáñez Hernández*
- Suplente M en C. María Fanny Rebón Gallardo *María Fanny Rebón Gallardo*

Consejo Departamental de Biología

Juan Manuel Rodríguez Chávez
M en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



Este trabajo se desarrolló en el Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM, dentro de las actividades del Taller “Faunística, Sistemática y Biogeografía de Vertebrados Terrestres e Insectos de México”, a cargo de los Doctores Jorge Llorente Bousquets y Adolfo G. Navarro Sigüenza como parte del proyecto DGAPA IN – 233002.

“The true biologist deals with life, with teeming boisterous life, and learns something from it. Learns that the first rule of life is living”.

John Steinbeck (1902-1968), “The log from the Sea of Cortez”.

*A Alicia, Jesús,
Marcela y Edgardo, por
acompañarme siempre.*

Agradecimientos

Varias personas contribuyeron a la realización de esta tesis cada una de manera distinta. A todas ellas muchas gracias.

A Maria del Coro, por tomar este trabajo donde lo hiciste. No habría llegado hasta acá sin tu ayuda.

A Elsa, Fanny, Gaby y Roxana por tomarse el tiempo de revisar la tesis y por aportar tantos comentarios importantes.

A Adolfo Navarro por permitirme ser parte del Museo de Zoología y apoyarme en un proyecto distinto.

A Sofí por ser mi gurú y guía del Ajusco Medio, te debo información valiosa sobre las especies y sobre el área que fue fundamental para llevar a cabo este trabajo. Gracias!

A Fernando Puebla por hacer comentarios en varios momentos del proyecto.

A Tita por permitirme realizar el proyecto. A Doña Tere y Don Porfirio por recibirme siempre con una sonrisa y por estar al tanto de mis salidas en el Parque.

A Adán por el MOSI y por enseñarme otras maneras de entender a las aves. A Fernando por suspender su computadora y voltear para explicarme estadística.

A Chente y Hernán por el apoyo, la compañía, la diversión y por el resumen de los Simpson. A todos mi compañeros de pajarera, somos muchos en una jaula tan chiquita!!

A Irene por mostrarme lo que hay en el camino, lo que me pierdo por ver solo al frente, por todas las maneras diferentes de estar juntos, por el cariño compartido.

A Kasia, Eugenio y Ximena que han estado ahí desde del principio, y lo que falta.

A Alicia y Jesús por apoyarme durante el largo y tortuoso camino con tanta paciencia y cariño. Son un ejemplo a seguir.

A Edgardo y Marcela por no poner mucha presión je, je, y estar conmigo día y noche.

A toda la división pafeña por la oportunidad de conocerles y trabajar e inyectarme pura buena vibra.

Contenido

Resumen	2
Introducción	3
a. Forrajeo.....	4
Objetivos	6
Área de estudio	7
Métodos	9
a. Descripción de variables ecológicas observadas.....	10
b. Análisis de datos.....	11
Resultados	14
a. Tácticas de forrajeo.....	14
b. Substrato.....	15
c. Tipo de vegetación.....	16
d. Altura de forrajeo.....	17
e. Posición relativa en el substrato.....	18
f. Parvadas mixtas.....	18
Discusión	22
a. Tácticas de forrajeo.....	22
b. Substrato y tipos de vegetación.....	25
c. Altura de forrajeo.....	26
d. Posición relativa.....	27
e. Parvadas mixtas.....	28
Conclusiones	30
Literatura citada	31

Resumen

Las tácticas de forrajeo de tres especies de chipes (*Dendroica occidentalis*, *Dendroica townsendi*, y *Mniotilta varia*) fueron observadas durante Otoño-Invierno en el Ajusco Medio, Ciudad de México. En este trabajo, se encontró que la táctica de forrajeo, el tipo de vegetación, el substrato forrajero y la posición relativa en el árbol, permiten que las tres especies de chipes estudiadas evadan la competencia por alimento y se aislen ecológicamente, al menos entre ellas. Para forrajear, las tres especies formaron parte de parvadas mixtas más veces de las que se les encontraba solas. Las parvadas de forrajeo integraron por las mismas especies, la mayoría de las veces. La documentación de las relaciones entre el hábitat y las especies provee información valiosa para el desarrollo de mejores planes de conservación en el país.

Introducción

En las últimas décadas se ha documentado ampliamente que muchas especies de aves passeriformes migratorias, se reúnen durante el invierno en grupos mixtos de forrajeo, siendo en esta época especies simpátricas aunque durante el periodo de reproducción no lo sean (Greenberg et al. 2001). Dentro de la familia Parulidae, que incluye a las aves conocidas como chipes, se ha documentado ampliamente esta conducta asociándola con actividades de defensa anti-depredación o con un aumento en la eficiencia de la obtención de sus recursos alimenticios (Hutto 1988, Ward & Zahavi 1973, Latta & Wunderle 1996).

Durante el periodo de invierno, la selección puede ser intensa para las aves que migran al neotrópico. La mortalidad asociada al estrés inducido por los largos vuelos y la competencia por alimento puede ser exacerbada por la evidente deforestación de amplias zonas en los trópicos donde las especies pasan su invierno (Petit et al. 1995). La “meta” de las migratorias durante el invierno es la sobrevivencia, por lo cual defienden sitios con ambientes y recursos favorables. Así que muestran mayor fidelidad a su sitio de invernación que la observada durante la estación reproductiva (Holmes et al. 1989). Buskirk et al (1972) encontraron que una parvada mixta formada por aves migratorias ocupaba el mismo territorio día tras día, no importando donde percharan durante la noche. Durante el invierno los migrantes tienden a establecer territorios dentro de una parvada, defenderla de otros conoespecíficos y mostrar tenacidad de sitio (Hutto 1998). Se ha observado que la mayor parte de las especies presentes en parvadas son representadas por un solo individuo y en los casos en los que había más de uno se trataba, la mayor parte de las veces, de individuos del sexo opuesto, tal vez por las diferencias de forrajeo entre género (King & Rappole 2000).

Las diferentes especies exhiben respuestas únicas a los hábitat disponibles durante el invierno por lo que reconocer las especies que necesitan ciertos hábitat especiales durante este periodo, a diferencia de otros que ocupan varios, es de importancia para la conservación de dichas especies, pues podrían estar desprotegidas bajo planes muy generalizados de conservación (Petit et al. 1995) y para conservar a estas especies se requiere de la protección de los hábitat donde se encuentran (Grumbine 1990).

Conocer más sobre las condiciones de las aves durante la época de invierno es fundamental (Wunderle & Latta 2000), si se documentan relaciones entre el hábitat y las especies y se estudian las fuentes de variación, las correlaciones ecológicas y las de comportamiento, entonces se pueden desarrollar planes de conservación más adecuados para el Neotrópico (Petit et al. 1995).

Forrajeo

Dentro de los estudios sobre teoría de forrajeo existen variables importantes a notar (Tácticas de forrajeo, substrato de forrajeo, posición en el árbol, etc.), que permiten distinguir ecológicamente a las especies de chipes y saber cuales comportamientos son modificados en comparación con sus sitios de anidamiento (Hutto 1981). Estas diferencias son más fácilmente observadas cuando varias características de su comportamiento de forrajeo son examinadas (Wiens 1989). Es importante notar que fuera de la temporada de cría, algunas especies se asocian en parvadas intraespecíficas o mixtas donde los patrones de forrajeo están dictados por el mantenimiento de la cohesión del grupo y / o la competencia con otros miembros de la parvada, a diferencia de la temporada de cría, donde los patrones de forrajeo son dictados por el número de crías que deben alimentar y por la demanda de éstas (Orians 1971).

El mejor entendimiento de los patrones de movimiento, asociación, y comportamiento de los individuos dentro de grupos de forrajeo mixtos pueden ayudar a entender mejor los costos y beneficios asociados a la participación en las parvadas (Latta & Wunderle 1996). Asimismo, conocer los patrones de comportamiento de las especies puede proveer una importante conexión entre lo que se sabe sobre el uso del hábitat por cierta ave y la disponibilidad del mismo (Hutto 1990).

El medio forrajero disponible en un sitio tiene una influencia tal que determina que especie de ave puede explotar exitosamente un hábitat particular y como consecuencia modifica la estructura de la comunidad de aves y su diversidad. La estructura de la vegetación es de una importancia tal que influye en el comportamiento de forrajeo del ave, al proveer oportunidades o dificultades al momento de capturar a su presa (Robinson & Holmes, 1984).

En estas condiciones, el uso de una táctica de forrajeo eficiente, puede ser seleccionada i) al reducir el tiempo en que el ave está expuesta a depredación, y ii) maximizar los encuentros con la comida y minimizar los encuentros con los depredadores (Orians 1971). Por otro lado, aún cuando las tácticas de forrajeo no sean diferentes entre especies, el uso diferencial de substrato, y las posiciones relativas en el, pueden aislarlas competitivamente, permitiendo a cada una explotar recursos distintos aunque se mantengan en la misma parvada (Hutto 1981). Táctica se entiende como el plan y/o los medios adoptados para conseguir algún fin, en este caso la obtención de alimento (Hawkins & Allen, 1991).

El mejor conocimiento de los patrones de forrajeo puede mejorar la eficiencia de las técnicas de predicción de los efectos de ciertos usos de suelo sobre las poblaciones de aves migratorias (Petit et. al. 1995). En realidad, las tendencias poblacionales de las diferentes especies son ignoradas por los administradores y otros tomadores de decisiones dentro y fuera de las áreas protegidas. Los cambios en las poblaciones son detectados generalmente cuando la especie está casi extinta o en una situación tal que puede tener alguna categoría de protección. Entonces los programas de manejo y conservación se vuelven demasiado caros e intrusivos (Price et al. 1995). El presente estudio nos permite conocer algunos aspectos acerca del estado de tres especies de aves en el Ajusco Medio durante el invierno. *Dendroica occidentalis*, *Dendroica townsendi* y *Mniotilta varia* fueron escogidas por ser aves migratorias que con frecuencia forrajean en parvadas mixtas (Arenas com. per.).

Objetivos

General

Describir las tácticas de forrajeo de tres especies de aves migratorias (*Dendroica townsendi*, *D. occidentalis* y *Mniotilta varia*) en el parque Ecológico de la Ciudad de México.

Particulares

1. Determinar cual es la táctica de forrajeo más frecuentemente usada por cada especie.
2. Determinar cual es el substrato más frecuentemente usado por cada especie.
3. Determinar cual es el tipo de vegetación más frecuentemente usado por cada especie.
4. Distinguir entre las diferentes alturas a las cuales forrajea cada especie.
5. Determinar la posición relativa en el árbol que es más usada por cada especie para realizar sus ataques.
6. Reportar cuales son las asociaciones de forrajeo más frecuentemente observadas (composición de las bandadas), entre las especies migratorias y las locales.

Área de estudio

El parque ecológico de la Ciudad de México se localiza en la parte media de la serranía del Ajusco, al sur de la delegación Tlalpan, Distrito Federal y abarca una superficie de aproximadamente 727 hectáreas. Latitudinalmente se localiza entre las coordenadas 19° 15' 28'' y 19° 15' 30'' N, 99° 20' 79'' y 99° 20' 80'' W. Al este colinda con la colonia Miguel Hidalgo y Héroes de Padierna; al sur con la colonia Magdalena y el Pueblo de San Miguel Ajusco; el este con Tlalpuente, San Andrés Totoltepec y la carretera federal México-Cuernavaca; al oeste con al colonia Cruz del Farol (Ruiz-Amaro 1996).

En el parque ecológico, existen dos unidades geológicas: La primera representada por una amplia superficie que corresponde a la Formación Chichinautzin del Pleistoceno-Holoceno (Vázquez y Jaimes 1989) y la segunda formada por una montaña perteneciente a la Formación de las Cruces, del Plioceno. Esta unidad resulta ser la más antigua dentro del parque y tiene una edad aproximada de 8 millones de años. Esta montaña esta formada por rocas eruptivas de andesita, de textura uniforme y color rosado. En el parque, las erupciones del Xitle y otros conos adyacentes cubrieron de tobas en forma digitada a la formación anterior, en donde las andesitas ya se encontraban provistas de un suelo bien desarrollado, dando origen a un patrón sumamente heterogéneo y continuo de substratos para la vegetación (Soberón et al. 1991)

El clima de la zona es Cb(w), es decir, templado sub-húmedo con lluvias en verano característico de las regiones altas de las tierras tropicales y subtropicales (Soberon et al. 1991). Se registran precipitaciones promedio anuales de 1000-1200 mm. La temperatura media anual es de 14.6° C, correspondiendo la temperatura más cálida del año a los meses entre marzo y mayo, y la mínima a enero (Ruiz-Amaro 1996).

Los tipos de vegetación distinguibles en el parque son tres: Bosque de pino-encino, bosque de encino, y matorral xerófilo:

Bosque de pino encino.- se encuentra en la parte más alta del parque (2700-3000 msnm) y su estrato arbóreo está representado principalmente por pinos y encinos (*Quercus rugosa*, *Pinus montezumae*, *P. teocote*), aunque se puedan encontrar árboles como los madroños (*Arbutus sp*), los ailes, los capulines y tepozanes (*Buddleia sp.*) El tipo de vegetación crece sobre suelos profundos y alcanza de 20 a 30m de altura (Soberón et al. 1991).

Bosque de encino.- Se presenta de dos formas, como bosque denso, compacto, donde se calcula una densidad de 800 árboles por hectárea (Soberón et al. 1991) con una altura promedio de 10 m aunque se puedan encontrar individuos de hasta 20 m. Se desarrolla en porciones de tierra con pendiente pronunciada y donde se guarda la humedad hasta en las temporadas más secas, por lo que presentan elementos de bosque mesófilo de montaña como el tlecuáhuítl, encinos (*Q. rugosa*, *Q. laurina*, *Q. crassipes*) y el capulín.

En el bosque abierto, la especie dominante (*Quercus rugosa*) alcanza una densidad de 150 árboles por hectárea. Los encinos individuales pueden distinguirse a distancia y tienen una altura promedio de 8m (Soberón, et al., 1991).

El Matorral Xerófilo. El matorral conservado es muy denso y es dominado por la Siempre viva (*Sedum occipelatum*), el Palo loco (*Senecio praecox*) y Magueyes (*Agave spp*). Se desarrolla en las laderas rocosas con escasa formación de suelo y su altura promedio es de 1.5m. El Matorral perturbado se caracteriza por ser una vegetación baja, poco densa sin grupos de encino y con elementos aislados del matorral de siempre viva y de palo loco, con elementos como nopales (*Opuntia spp*) más frecuentes (Soberón, et al., 1991).

Métodos

Las observaciones se llevaron a cabo en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, durante noventa y tres días entre el 3 de Septiembre de 2002 y el 27 de Febrero de 2003, hasta sobrepasar el mínimo de 30 observaciones por especie necesario para llevar a cabo una buena estimación sobre los hábitos de forrajeo de las aves (Morrison 1984, Martin & Karr 1990). Se invirtieron un total aproximado de 280 horas de trabajo de campo.

Se realizaron observaciones siguiendo veredas y atravesando el bosque hasta encontrar una de las tres especies o una parvada (Hutto 1994, Latta & Wunderle 1996). Las aves fueron seguidas a partir del momento en que se encontraron, registrando el tipo de ataques dirigidos a las presas, la especie de planta en que se encontraba, el tipo de vegetación, la altura aproximada, la posición relativa dentro del substrato y las especies asociadas durante su actividad de forrajeo (parvadas mixtas).

Solamente la primer ave detectada en una parvada o en una pareja fue usada para el estudio, debido a que, cuando se hacen observaciones de tácticas de forrajeo para caracterizar el uso proporcional de los diferentes substratos, sitios, maniobras u otras categorías, las observaciones deben ser independientes o, en su caso, se deben realizar ajustes por la dependencia entre observaciones (Bell et al. 1990). Las aves no fueron marcadas, por lo que, únicamente la primera observación hecha en un individuo fue registrada como táctica de forrajeo, ello aseguró la independencia entre las observaciones (King & Rappole 2000). La táctica de forrajeo solo fue registrada después que pasara el tiempo de adecuación a la observación, es decir, desde que se descubre el ave hasta que nuestra vista se adecua a la velocidad del movimiento y al uso de los binoculares, que es de una duración mínima de cinco segundos, con el fin de evadir sesgo hacia comportamientos más conspicuos (Latta & Wunderle 1996). Cabe mencionar que el método aquí utilizado de registrar la primera observación no necesariamente tiene un sesgo en comparación con el método de registrar ataques secuenciales, usando una grabadora y un cronómetro para registrar ataques consecutivos de un mismo individuo (Wagner 1981).

Sólo se utilizaron registros de la misma parvada si esta se había movido más de 30 m o si habían pasado más de 10 min desde el último registro de esa especie (Bell et al. 1990, Hejl et al. 1990).

Descripción de variables ecológicas observadas.

a) Las tácticas fueron categorizadas según Robinson & Holmes (1982):

- 1) *Recoger* (Glean).- Un ave perchada intenta atrapar un insecto de un sustrato cercano pero no vuela, ni tampoco su presa, solamente da saltos.
- 2) *Revolotear* (Hover).- Un ave despega para atrapar un insecto de un sustrato superior a donde se encuentra. El ave puede hacer una pausa y tomar la presa mientras se sostiene en vuelo, o tomarla al pasar sobre él.
- 3) *Colgarse* (Hang).- Una forma modificada del *recoger* donde el ave se cuelga, generalmente boca abajo y manipula o rompe el sustrato (e. g. una hoja doblada).
- 4) *Ahuyentar* (Flush).- El ave hace movimientos dirigidos a espantar presas que huyen, y las atrapa, generalmente en un vuelo casi vertical hacia abajo.
- 5) *Acechar* (Hawk).- Un ave vuela para atrapar un insecto que está también volando.

b) El tipo de vegetación y el sustrato forrajero fueron designados con claves numéricas. En el caso del tipo de vegetación, se denominó 1 a encino y 2 a encino-pino. En el caso del sustrato forrajero, 1 corresponde a encino, 2 a pino y 3 a otro sustrato.

c) Las alturas de forrajeo fueron definidas en intervalos (Hutto 1981, Morrison 1984). La altura aproximada a la cual se realizó la táctica de forrajeo fue categorizada como en Hutto (1981). Es decir, si el ave fue vista de 0-0.6 m, 0.6-1.2 m, 1.2-2.4 m, 2.4-4.9 m, 4.9-9.8 m, ó 9.8- 19.5m.

d) La posición relativa dentro del sustrato fue designada con una clave numérica que corresponde al tercio interior, medio o exterior, desde el tronco principal del árbol hasta las hojas más externas (Latta & Wunderle 1996), de esta manera se distingue entre forrajeo en el tronco, forrajeo en las ramas principales y forrajeo sobre el follaje (Figura 1).

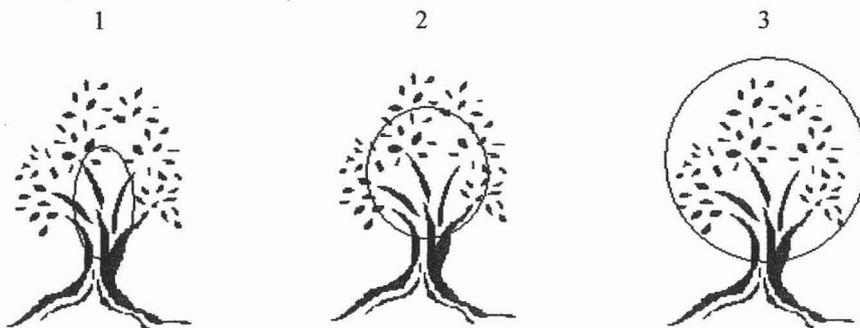


Figura 1. Posición relativa del ave dentro del sustrato. Interior (1), medio (2) o exterior (3), adaptado de Latta & Wunderle (1996)

e) El análisis de especies en bandadas se realizó según King & Rappole (2000), es decir con el total de especies encontradas en las bandadas se construyó una matriz de presencia ausencia (0,1) de las especies que acompañaban a los individuos focales en cada una de las parvadas.

f) Para saber si las especies observadas son acompañadas por conespecíficos en más ocasiones que las esperadas por el azar, las parvadas se clasificaron como con conespecíficos presentes o ausentes y se construyó una tabla de contingencia.

Debido a que las observaciones son dependientes de que la parvada sea hallada, no se usaron parcelas que restringieran la zona de búsqueda, sino que se realizó una búsqueda libre dentro del tipo de vegetación (Hutto 1994, Latta & Wunderle 1996).

Análisis de los datos

Para analizar las tablas de datos de forrajeo, se utilizaron pruebas de estadístico G. A diferencia de las pruebas de χ^2 donde la distribución teórica es continua, las cantidades encontradas en este trabajo están basadas en frecuencias discretas. La prueba de G se escoge sobre una prueba de χ^2 porque las frecuencias observadas cambian en incrementos

de una unidad, mientras que las frecuencias esperadas se mantienen constantes, así que sus desviaciones, sus cuadrados y cocientes no son variables continuas, si no que sólo pueden adquirir ciertos valores (Sokal & Rolph 1995).

Existen contradicciones acerca del uso de estos estadísticos en pruebas con 'n' pequeñas. Aunque se ha dicho que no se deben usar frecuencias esperadas (E_{js}) muy pequeñas no es claro aún cuan pequeñas puedan ser esas frecuencias esperadas. Se ha propuesto que ninguna E_{js} debe ser menor a 1 y que no deberá ser menor a 5 en más del 20% de las tablas. Sin embargo, también se ha escrito que el número de clases puede ser mayor al número de observaciones lo que significa que el valor esperado promedio puede ser menor que 1 de manera que es posible combinar o no las celdas si el valor de las E_{js} es pequeño (Conover 1999).

El valor de G se obtuvo a partir de la siguiente expresión:

$$G = 2 \sum f_i \ln \left(\frac{f_i}{\hat{f}_i} \right)$$

donde f_i es la frecuencia observada y \hat{f}_i es la frecuencia esperada calculada como tabla de contingencia (Sokal & Rolph 1995). Para obtener una mejor aproximación al valor de la distribución de χ^2 se le aplicó una corrección de Williams al valor resultante de la prueba de G, que consiste en dividir a este valor por un valor de corrección q , obtenido de:

$$q = 1 + \frac{a^2 - 1}{6n(a - 1)}$$

entonces,

$$G_{adj} = \frac{G}{q}$$

Esta corrección reduce el valor de G ligeramente (Sokal & Rolph 1995).

Con la matriz de presencia ausencia de las especies en parvadas se realizó una prueba de correlación de Pearson (JMP 3.2.1) para descartar asociaciones al azar dentro de las parvadas. Estos análisis fueron restringidos a especies que aparecieron al menos en el 15% de las parvadas (King & Rappole 2000).

Resultados

De un total de 131 observaciones, 54 correspondieron a *Dendroica occidentalis*, 42 a *Dendroica townsendi* y 35 a *Mniotilta varia*.

Tácticas de forrajeo.

Cada especie utilizó una táctica de forrajeo de manera más frecuente. *Dendroica occidentalis* y *Dendroica townsendi* usaron en más ocasiones *recoger* ($G_{adj} = 10.5857$, $p < 0.01$, $gl = 2$; $G_{adj} = 22.3351$, $p < 0.01$, $gl = 2$ respectivamente), y *Mniotilta varia* uso *colgarse* más frecuentemente ($G_{adj} = 34.6241$, $p < 0.01$, $gl = 2$; Fig. 2).

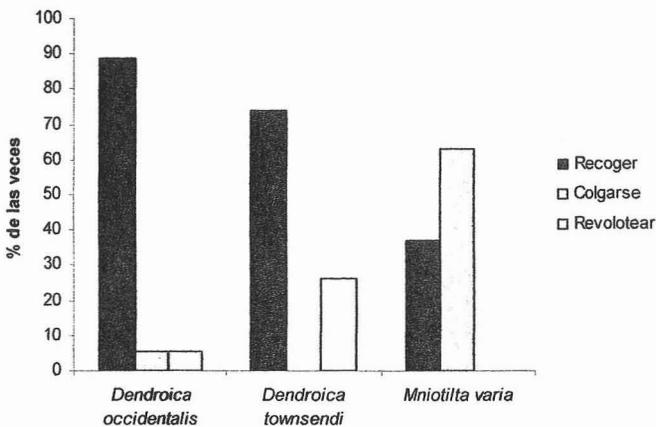


Figura 2. Uso de las diferentes tácticas de forrajeo (%) para cada una de las especies.

Ningún individuo utilizó *ahuyentar*, táctica que se observó hacer a otras especies como *Myoborus miniatus*, y solamente *Dendroica townsendi* utilizó *acechar* en dos ocasiones, observaciones que fueron sumadas a las de *revolotear* para esa misma especie, pues ambas tácticas incluyen un componente de vuelo.

Substrato

Dendroica occidentalis, uso en más ocasiones pinos ($G_{adj} = 18.8303$, $p < 0.01$, $gl = 2$), mientras que *Dendroica townsendi* y *Mniotilta varia* fueron observados con más frecuencia en encinos ($G_{adj} = 12.3124$, $p < 0.01$, $gl = 2$; $G_{adj} = 9.4808$, $p < 0.01$, $gl = 2$ respectivamente; Fig. 3).

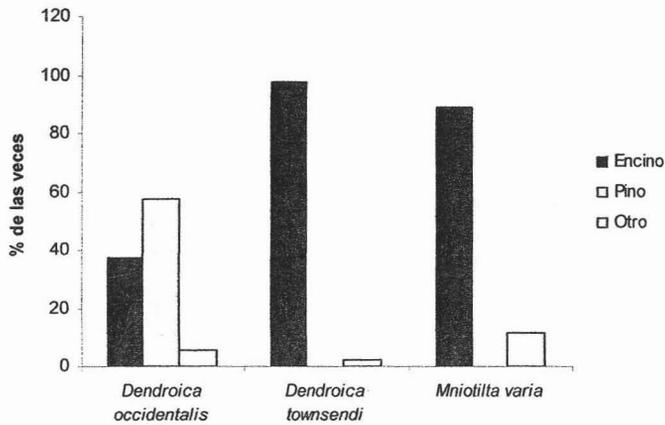


Figura 3. Uso de substrato (%) por especie.

Tipos de vegetación

Las especies fueron observadas en dos tipos de vegetación: Bosque de encino y Bosque de encino pino (Fig. 4). Debido a que las parvadas forrajearon siempre dentro del bosque no se registró ninguna observación en el matorral.

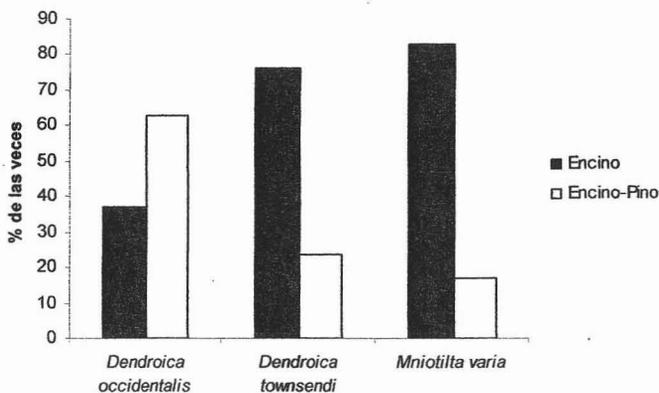


Figura 4. Uso de tipo de vegetación (%) por especie.

Únicamente *Dendroica occidentalis* uso significativamente ($G_{adj} = 10.5660$, $p < 0.01$, $gl = 2$) en más ocasiones la zona de encino-pino, que la de encino. *Dendroica townsendi* y *Mniotilta varia* no usaron más frecuentemente ninguna de las zonas ($G = 4.864$, $p > 0.05$, $gl = 2$; $G = 2.864$, $p > 0.05$, $gl = 2$, respectivamente).

Altura de forrajeo

Ninguna especie usó alturas de forrajeo correspondientes a las tres primeras categorías (0-0.6 m, 0.6-1.2 m, 1.2-2.4 m; Fig. 5).

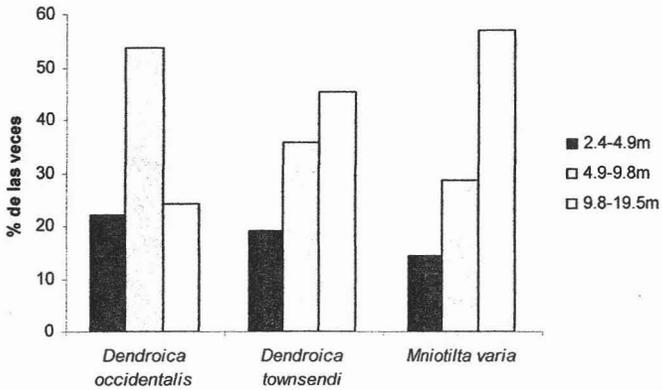


Figura 5. Uso de diferentes alturas de forrajeo (%) por especie.

Solamente *Dendroica townsendi* usó en más ocasiones el intervalo de altura de 9.8 – 19.5 m ($G_{adj} = 8.83$, $p < 0.05$, $gl = 2$). No hubo diferencia significativa en el uso de la altura de forrajeo (en las categorías ocupadas) para *Dendroica occidentalis* ($G = 5.488$, $p > 0.05$, $gl = 2$) ni para *Mniotilta varia* ($G = 3.85$, $p > 0.05$, $gl = 2$)

Posición relativa en el substrato

Dendroica townsendi usó en más ocasiones la parte exterior del árbol ($G_{adj} = 33.616$, $p < 0.01$, $gl = 2$) y *Mniotilta varia* usó en más ocasiones la parte media ($G_{adj} = 9.0402$, $p < 0.05$, $gl = 2$) pero *Dendroica occidentalis* no usó más frecuentemente ningún área del árbol ($G_{adj} = 5.9033$, $p > 0.05$, $gl = 2$; Fig. 6).

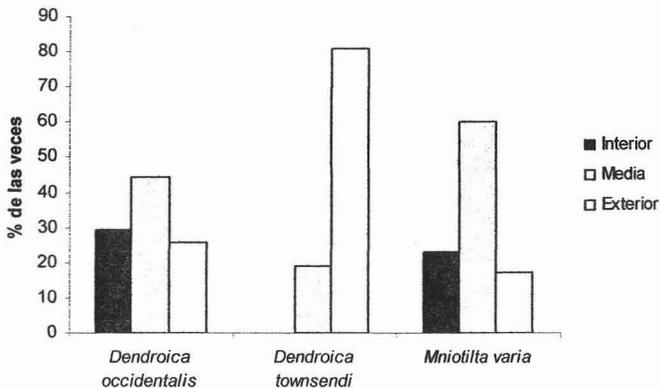


Figura 6. Uso de las diferentes posiciones relativas dentro del árbol (%) por especie.

Parvadas mixtas

El total de especies observadas en las diferentes parvadas fue de 27. *Dendroica occidentalis* fue acompañada por una media de 3.27 ± 2.673 especies, *Dendroica townsendi*, 4.26 ± 3.044 , y *Mniotilta varia*, 4.42 ± 3.041 .

Solamente 10 especies que acompañaron a *Dendroica occidentalis* lo hicieron en más de 15% de las parvadas, en el caso de *Dendroica townsendi*, 13 y 11 en *Mniotilta varia*. *Dendroica occidentalis* fue observada forrajeando sola el 15% de las veces, *Dendroica townsendi* el 7% y *Mniotilta varia* el 6%.

Las especies que acompañaron a los individuos focales en al menos 15% de las veces se muestran en la Tabla 1.

<i>Dendroica occidentalis</i>	<i>Dendroica townsendi</i>	<i>Mniotilta varia</i>
<i>Buarremon virenticeps</i>	<i>Buarremon virenticeps</i>	<i>Buarremon virenticeps</i>
<i>Certhia americana</i>	<i>Certhia americana</i>	<i>Certhia americana</i>
<i>Dendroica occidentalis</i>	<i>Dendroica occidentalis</i>	<i>Dendroica occidentalis</i>
----	<i>Dendroica nigrecens</i>	----
<i>Dendroica townsendi</i>	<i>Dendroica townsendi</i>	<i>Dendroica townsendi</i>
<i>Ergaticus ruber</i>	<i>Ergaticus ruber</i>	<i>Ergaticus ruber</i>
<i>Mniotilta varia</i>	<i>Mniotilta varia</i>	<i>Mniotilta varia</i>
<i>Parula superciliosa</i>	<i>Parula superciliosa</i>	<i>Parula superciliosa</i>
<i>Poecile sclateri</i>	<i>Poecile sclateri</i>	<i>Poecile sclateri</i>
<i>Psaltriparus minimus</i>	<i>Psaltriparus minimus</i>	<i>Psaltriparus minimus</i>
<i>Regulus calendula</i>	<i>Regulus calendula</i>	<i>Regulus calendula</i>
----	<i>Vermivora celata</i>	<i>Vermivora celata</i>
----	<i>Sitta carolinensis</i>	----

Tabla 1. Especies que acompañaron a los individuos focales en más de 15% de las observaciones.

Se realizó un análisis de correlación de Pearson con las especies de la Tabla 1, que mostró las siguientes correlaciones positivas (Tabla 2), no hubo ninguna correlación negativa:

<i>Dendroica occidentalis</i>	<i>Dendroica townsendi</i>	<i>Mniotilta varia</i>
<i>Certhia americana</i> y <i>Buarremon virenticeps</i> ($r = 0.3068$ y $p = 0.0240$)	---	---
<i>Certhia americana</i> y <i>Ergaticus ruber</i> ($r = 0.5860$ y $p = 0.000$)	<i>Certhia americana</i> y <i>Ergaticus ruber</i> ($r = 0.3613$ y $p = 0.0187$)	<i>Ergaticus ruber</i> y <i>Certhia americana</i> ($r = 0.4240$ y $p = 0.0111$) <i>Certhia americana</i> y <i>Poecile sclateri</i> ($r = 0.4566$ y $p = 0.0058$)
<i>Certhia americana</i> y <i>Parula superciliosa</i> ($r = 0.3730$ y $p = 0.0055$)	---	---
<i>Parula superciliosa</i> y <i>Mniotilta varia</i> ($r = 0.4264$ y $p = 0.0013$)	---	---
<i>Parula superciliosa</i> y <i>Poecile sclateri</i> ($r = 0.3989$ y $p = 0.0028$)	---	<i>Parula superciliosa</i> y <i>Poecile sclateri</i> ($r = 0.5960$ y $p = 0.002$)
---	<i>Dendroica townsendi</i> y <i>Dendroica nigrecens</i> ($r = 0.3143$ y $p = 0.0427$)	---
<i>Poecile sclateri</i> y <i>Dendroica townsendi</i> ($r = 0.2872$ y $p = 0.0352$)	---	---
<i>Dendroica townsendi</i> y <i>Psaltriparus minimus</i> ($r = 0.4587$ y $p = 0.0005$)	---	---
<i>Psaltriparus minimus</i> y <i>Poecile sclateri</i> ($r = 0.3989$ y $p = 0.0028$)	<i>Psaltriparus minimus</i> y <i>Poecile sclateri</i> ($r = 0.3375$ y $p = 0.0288$)	---
<i>Psaltriparus minimus</i> y <i>Buarremon virenticeps</i> ($r = 0.5141$ y $p = 0.0001$)	---	---
<i>Buarremon virenticeps</i> y <i>Regulus calendula</i> ($r = 0.2879$ y $p = 0.0348$)	---	<i>Buarremon virenticeps</i> y <i>Regulus calendula</i> ($r = 0.5871$ y $p = 0.002$), <i>Regulus calendula</i> y <i>Dendroica occidentalis</i> ($r = 0.5238$ y $p = 0.0012$)
<i>Regulus calendula</i> y <i>Dendroica occidentalis</i> ($r = 0.4183$ y $p = 0.0016$)	---	<i>Mniotilta varia</i> y <i>Buarremon virenticeps</i> ($r = 0.3595$ y $p = 0.0339$) <i>Vermivora celata</i> y <i>Dendroica townsendi</i> ($r = 0.3536$ y $p = 0.0372$)
---	<i>Vermivora celata</i> y <i>Poecile sclateri</i> ($r = 0.3412$ y $p = 0.0270$)	---
---	<i>Vermivora celata</i> y <i>Regulus calendula</i> ($r = 0.3668$ y $p = 0.0179$)	<i>Vermivora celata</i> y <i>Regulus calendula</i> ($r = 0.3889$ y $p = 0.0210$)
---	<i>Sitta carolinensis</i> y <i>Mniotilta varia</i> ($r = 0.3412$ y $p = 0.0270$)	---
---	<i>Dendroica occidentalis</i> y <i>Poecile sclateri</i> ($r = 0.4621$ y $p = 0.0021$)	---

Tabla 2. Correlaciones positivas entre especies en parvadas mixtas.

Conespecificos en parvadas

Ninguna de las especies observadas fue acompañada en más ocasiones por conespecificos que las esperadas cuando se calcula como tabla de contingencia ($G = 0.05602$, $p > 0.05$, $gl=4$; Fig. 7).

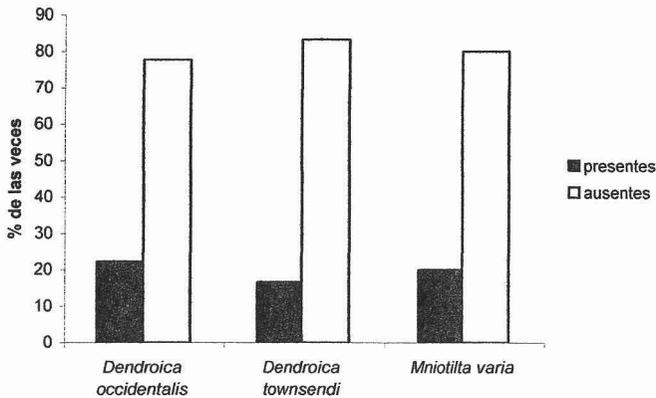


Figura 7. Porcentaje de ocasiones en las que las especies fueron acompañadas por conespecíficos.

Discusión

Tácticas de forrajeo

La táctica de forrajeo parece ser la variable que cambia con menos facilidad entre las diferentes zonas de distribución de las especies (Hutto 1980). En el Ajusco Medio, las tres especies observadas usaron alguna táctica de forrajeo con más frecuencia que las demás lo que nos lleva a pensar que no usaron esa táctica de manera oportunista si no que han ocupado la más adecuada al sitio donde se encuentran, al contrario de lo que sucede cuando en las distintas zonas de distribución algunas especies son observadas realizando tácticas que se pueden caracterizar como oportunistas, es decir, que incorporan tácticas o grupos de alimento ampliamente divergentes del tipo de forrajeo común de una especie en un ámbito, por ejemplo, el uso extensivo de frutos y néctar (Greenberg 1979).

Las aves se encuentran con variaciones marcadas de una zona ocupada en una época del año comparada con otra, no solo en el número de competidores interespecíficos si no también en la base de presas que puedan conseguir, la estructura del hábitat, los depredadores potenciales y una variedad de factores que pueden alterar las frecuencias de uso de las diferentes variables ambientales (Rappole 1995). Aquellos componentes del ámbito hogareño que son menos fijos por variar de hábitat a hábitat presentan un uso variable a comparación de los que están relacionados con la morfología del ave, como es la táctica de forrajeo (Hutto 1981) aunque en algunas ocasiones, se ha observado que ciertas especies más grandes y menos ágiles cambian de usar insectivoría en el follaje por insectivoría en el tronco o las ramas y frugivoría más fácilmente que las especies altamente especializadas en el follaje (Greenberg 1979).

En el Ajusco Medio, se ha observado que *Dendroica occidentalis* y *Dendroica townsendi* tienen tácticas de forrajeo similares. Se les observó utilizando *recoger* en mayor número de ocasiones que cualquiera de las otras tácticas de forrajeo. El uso más frecuente de la táctica de forrajeo *recoger* puede atribuirse a la presencia de la parvada de la cual forma parte el ave. En un ambiente “más seguro” un ave puede dedicar más atención a comer usando una táctica que parezca menos peligrosa, aunque esté usando zonas más expuestas, como ramas desnudas (Latta & Wunderle 1996). Según Petit et al. (1990), las aves que realizan *recoger* sobre los troncos parecen estar más estereotipadas que aquellas que toman sus presas del

follaje, dado que en su estudio los individuos que forrajearon en el tronco casi siempre realizaron *recoger* al atacar a su presa. Greenberg et al. (2001) encontraron que *Dendroica occidentalis* y *Dendroica townsendi* tuvieron comportamientos de forrajeo similares con poco uso de ataques dirigidos hacia arriba (*revolotear*) y *colgarse* en Ocosingo y San Cristóbal, Chiapas. King & Rappole (2000) encontraron que las tácticas de forrajeo de *Dendroica occidentalis* no difirieron entre las diferentes categorías de forrajeo. Incluyeron datos de bosque de pino encino (superiores a los 1000 msnm) de Chiapas, Honduras y Guatemala.

Por otra parte, en el Ajusco Medio, se observó a *Mniotilta varia* realizando *colgarse* en un mayor número de ocasiones. King & Rappole (2000) observaron que *Mniotilta varia* realizaba ataques que no involucraban vuelo o revoloteo en menos ocasiones que aquellas esperadas por el azar en sus sitios de estudio de Chiapas, Honduras y Guatemala. También le observaron realizar tácticas de forrajeo dirigidas a la porción interior de la planta más a menudo que lo esperado por el azar.

El uso primordial de tácticas de forrajeo en un sitio puede ser distinto de otro, por la estructura del hábitat o la abundancia de un recurso, ello puede orillar a las diferentes especies a mostrar cierta plasticidad en el uso de las tácticas de forrajeo durante las diferentes épocas del año. Estos cambios son consistentes entre las especies, y parecen estar ligados a épocas en las que la disponibilidad de comida es restringida y la temperatura disminuye. Por ejemplo, algunas especies usan tácticas de forrajeo que son energéticamente más costosas, tal vez para producir más calor, y hacer más eficiente su termoregulación (Martin & Karr 1990).

Por otro lado algunos investigadores sugieren que la morfología de las aves al mismo tiempo restringe el uso de diferentes tácticas de forrajeo (Martin & Karr, 1990) y les permite forrajear en un substrato con mayor eficiencia que otro. El tamaño pequeño promueve la explotación de ciertos microhábitat al permitir el uso de ramas más pequeñas facilitando los movimientos ágiles. El tamaño mayor pudo ser seleccionado por proveer ventajas al resistir largos periodos de ayuno y frío (Greenberg 1979). Esta “especialización” parece tener un límite. Robinson & Holmes (1982) encontraron que 11 especies de aves usaban solamente cinco modelos de búsqueda. Esta aparente convergencia en tipos de búsqueda indica que es posible que existan solo algunas tácticas que utilicen la mayoría de

las aves para buscar su presa entre el follaje y que solo algunas especies con las capacidades morfológicas o de comportamiento adecuadas son capaces de sobrevivir en dicho hábitat. También se ha encontrado que especies con diferente morfología usan frecuentemente el mismo modo de búsqueda general y toman tipos de presas similares, lo cual sugiere que su forma no necesariamente predetermina el comportamiento forrajero o la dieta (Robinson & Holmes 1982).

Cuando el uso de las tácticas de forrajeo es significativamente heterogéneo entre las especies, esa variable puede ser potencialmente importante para distinguir ecológicamente entre especies (Hutto 1981). El uso de tácticas de forrajeo distintas mientras comparten los mismos sitios puede evitar que exista competencia directa al menos de manera interespecífica. El formar parvadas puede ser perjudicial para las especies que las integran si el comportamiento de forrajeo de una y otra disminuye la posibilidad de capturar presas. Esta situación puede ser evitada si existe una omisión selectiva de parvadas con competidores (Hutto 1994).

Aunque es posible comparar los resultados aquí encontrados con aquellos de King & Rappole (2000) y Greenberg (2001) se debe tener precaución al interpretar los resultados. Dos personas que estudien a la misma especie en dos sitios donde la abundancia de un recurso sea distinta (e. g. abundancia de algún insecto volador contra abundancia de una oruga) llegarán a conclusiones diferentes sobre la táctica de forrajeo usada primordialmente, la altura y el tipo de substrato usados más frecuentemente. Si un recurso es abundante en un sitio, una especie puede usar únicamente un tipo de táctica de forrajeo, mientras que en una zona donde la competencia es ardua, posiblemente el ave buscará diferentes tipos de recursos y, por lo tanto, utilizará distintas estrategias de búsqueda y ataque (Rappole 1995). Variaciones marcadas ocurren de un sitio ocupado en una época del año comparado con otro no solo en el número de competidores interespecíficos si no también en la base de presas que puedan conseguir, la estructura del hábitat, los depredadores potenciales y una variedad de factores que pueden alterar las frecuencias de uso de la tácticas de forrajeo (Rappole 1995).

Substrato y tipos de vegetación

El que un ave use una especie de árbol en particular puede indicar que esta provee fuentes de alimento más abundantes y/o que ofrezca un acomodo de las ramas y hojas en las cuales se busca de manera más fácil o en el cual las presas son detectadas más fácilmente (Holmes & Robinson 1981).

En el Ajusco medio se encontró que *Dendroica occidentalis* usó en más ocasiones pinos que otro substrato, *Dendroica townsendi* y *Mniotilta varia* se encontraron forrajeando más frecuentemente en encinos que en cualquier otro substrato. *Dendroica occidentalis* uso más frecuentemente la zona de encino pino. Hutto (1980) encontró que *Dendroica occidentalis* utiliza más frecuentemente un hábitat en pinos, que tienen una menor abundancia de artrópodos, en comparación con los bosques de encino que son usados por *Dendroica townsendi*.

En sus sitios de invierno de Ocosingo y San Cristóbal, *Dendroica townsendi* ha mostrado poca especialización usando tanto bosques conservados como hábitat secundarios pero fue encontrada de manera más frecuente en los encinos (60%) que en otro tipo de plantas, mientras que *Dendroica occidentalis* se ha encontrado el 97% de las veces en pinos (Greenberg et al. 2001). En ese estudio se observó que ambas especies visitan plantas epifitas de manera frecuente.

Se ha observado que en parvadas mixtas donde *Mniotilta varia* se adhiere a grupos forrajeros, suele hacerlo en sitios donde las enredaderas son menos abundantes. Tal vez porque no le es posible maniobrar favorablemente entre el follaje mientras forrajea al contrario de otras especies, como *Myrmotherula fulvivientris* especie con la que comparte parvadas en barro Colorado, Panamá (Gradwohl & Greenberg 1980).

Las diferencias en disponibilidad de comida, y la estructura de follaje entre diferentes especies de árboles puede ser importante para caracterizar el uso de micro-hábitat por las aves, aún en un bosque donde los árboles no contrastan marcadamente entre si (Holmes & Robinson 1981).

La distribución y abundancia de especies de aves puede estar ligada a la presencia y distribución de algunas especies vegetales particulares (Holmes & Robinson 1981). El ambiente forrajero determina cuales especies de aves pueden sobrevivir exitosamente en un

hábitat particular. La razón principal de que eso suceda es que el éxito de una táctica de búsqueda en particular pueda variar con la estructura de la vegetación, al menos para algunas especies (Robinson & Holmes 1984).

La estructura del hábitat es importante porque afecta la movilidad de las aves a través del follaje mientras buscan su alimento. La estructura del hábitat y el tipo de presas disponibles interactúan para proveer oportunidades y restricciones a las formas en las cuales las aves pueden buscar sus presas con éxito (Robinson & Holmes 1982). El método de forrajeo está asociado con el substrato forrajero principalmente por la relación que existe entre las tácticas y la estructura del árbol, como el poder usar revolotear o acechar y “necesitar un espacio de aire”(Hutto 1981).

Robinson y Holmes (1982), encontraron que aquellas especies que tienen comportamientos de forrajeo similares generalmente difieren en uso de microhábitat y viceversa, y Hutto (1981) postuló que la diferencia en el uso de un substrato, presumiblemente contribuye al aislamiento ecológico de las especies. Las aves insectívoras también pueden consumir una variedad de tipos de presas que difieran en palatabilidad, movilidad, tamaño y conspicuidad, y el comportamiento forrajero a menudo refleja en formas predecibles los tipos y abundancias de presas disponibles (Lovette & Holmes 1995).

Es importante distinguir entre los diferentes substratos usados por las aves. Los estudios no deben considerar únicamente como responden las aves al hábitat en un sentido amplio si no como lo hacen ante las características de especies vegetales particulares (Holmes & Robinson 1981).

Altura de forrajeo

En el Ajusco Medio, *Dendroica townsendi* forrajea en un intervalo de altura de manera más frecuente. El uso de diferentes alturas puede estar determinado por la estructura del sitio donde se lleve a cabo el ataque, es decir, la distribución de recursos en una selva baja será distinta a la de un bosque de pino encino, y la altura a la cual forrajea el ave estará determinada por la distribución del recurso y no necesariamente de una “preferencia” a cierta altura (Rappole 1995). Por ello aún cuando en sus sitios de verano la estructura del hábitat es distinta, la mayoría de las especies de la costa Oeste de América que anidan en

asociación con grandes elevaciones y bosques de coníferas a mayores latitudes pueden ser encontradas en el desierto de Sonora en primavera. Especies que anidan a gran altura como *Dendroica occidentalis* y *Dendroica townsendi* en bosques de pinos pueden ser vistas forrajeando a un metro del piso en arbustos (Hutto 2000). El substrato forrajero difiere de sitio a sitio o de época a época por la variación de hábitat que atraviesan en la ruta hacia su destino (Hutto 1981). Es más probable que las especies varíen sus preferencias de altura porque la estructura de la vegetación solo provee un intervalo de altura en cada sitio. Ese mismo intervalo tal vez no sea encontrado en otro tipo de hábitat usado durante la época de reproducción o de migración. Ningún otro grupo de aves parece estar tan restringido a actuar en parvadas como las forrajeras de las copas de los árboles (Hutto 1994). Así, si las especies forrajean en la copa de los árboles se mantendrán en ésta si es tan alta como 15m o si mide 10m. Es importante para las diferentes especies mostrar flexibilidad en el comportamiento forrajero asociado a la altura, pues les es posible encontrarse en medios donde la altura del dosel varíe.

Posición relativa en el substrato

Diferentes especies ocupan diferentes posiciones relativas en el árbol, al hacerlo, las especies pueden estar evadiendo a competidores. Es posible que las posiciones relativas de forrajeo de un ave u otra sean determinadas en parte por la presencia de otras especies, por medio de agresiones entre ellas (Hutto 1981).

El uso diferencial de las zonas por las aves de este estudio no necesariamente indica que las especies puedan estar evadiendo competidores. Las parvadas estaban compuestas por más especies que estas tres y las especies focales solo fueron observadas forrajeando juntas en 20 ocasiones.

Se necesita saber más sobre la estructura de las comunidades y sobre las interacciones de estas especies con otras que integran una parvada como para poder afirmar que realmente ocupen sitios (nichos) distintos dentro del hábitat, aunque se ha escrito que la zona de forrajeo más que los métodos de alimentación puede ser la variable que permita a las especies aislarse ecológicamente (Hutto 1981).

Parvadas mixtas

De acuerdo a Mohinan (1962 en Rappole 1995) en el Ajusco medio, especies como *Psaltriparus minimus* y *Poecile sclaterii* pueden ser caracterizadas como *especies nucleares* en una parvada mixta, es decir, especies cuyo comportamiento contribuye a estimular la formación y a mantener la cohesión de la parvada imponiendo el ritmo de avance. Otras especies, como *Vermivora celata*, *Certhia americana*, *Parula superciliosa*, *Ergaticus ruber*, *Mniotilta varia*, *Dendroica occidentalis*, *Dendroica townsendi* y *Dendroica nigrecens* se caracterizaron como *especies que acuden regularmente* a parvadas, se quedan por un largo tiempo con la parvada y son vistas en pocas ocasiones lejos de la misma. Especies como *Regulus calendula*, se caracterizaron como *ocasionales* y se veían con las parvadas, pero no permanecían con ellas por periodos prolongados.

En las parvadas mixtas, uno o dos grupos de especies residentes son seguidas por otras especies migratorias y residentes (Rappole 1995). Existen varias causas posibles para que exista una correlación positiva entre dos de estas especies. Pueden derivar de la asociación de las aves con sitios con características vegetales particulares (King & Rappole 2000) o por que interactúen de alguna manera. Es posible que alguno de los dos miembros de una pareja interespecífica se una a la parvada más frecuentemente cuando otro de ellos aparezca o que la asociación sea un resultado indirecto de la dependencia de ambas especies a una zona específica del hábitat (Hutto 1994). También es probable que las aves se concentren donde la abundancia de recursos disponibles es más grande (Holmes & Robinson 1981). Por ello es poco común encontrar a dos conespecíficos compartiendo la parvada, ya que competirían directamente por recursos. *Dendroica townsendi* y *Mniotilta varia* han sido observadas defendiendo a la parvada como territorio, de otros conespecíficos (Hutto 1987, Rappole, 1995). En el presente estudio se observaron conespecíficos forrajeando juntos, pero a ninguno de ellos se les registró juntos en más ocasiones que lo esperado por azar, confirmando las observaciones antes mencionadas.

El forrajeo en parvada también puede traer como consecuencia que las especies evadan depredadores (Hutto 1988, Latta & Wunderle 1996) o que adquieran información sobre la localización de comida (Ward & Zahavi 1973, Latta & Wunderle 1996).

Aunque estudios como el presente proveen información a cerca de la asociación de especies se necesitan estudios más exhaustivos para entender mejor los costos y beneficios asociados con el forrajeo en parvadas mixtas (Hutto 1994), pues algunas especies participantes en parvadas pueden estar sufriendo de desventajas antes que obtener beneficios cuando se trata de adquirir comida en parvadas mixtas (Hutto 1988). No todos los migrantes insectívoros se unen a parvadas. Una razón por la cual dejan de hacerlo puede ser que no esté disponible la cantidad de área requerida para mantener a un ave en un hábitat particular y la distribución de un microhábitat adecuado para sus necesidades, dentro de esa zona (Rappole 1995).

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

Conclusiones

En este estudio, *Dendroica occidentalis* usó en más ocasiones la táctica de *recoger*, se encontró con mas frecuencia sobre pinos dentro de la zona de Encino pino, pero no fue observada a ninguna altura en particular. Se ubicó en la zona media del árbol la mayoría de las veces, pero de acuerdo al análisis, no hubo diferencia significativa en el uso de la posición relativa. *Dendroica townsendi* también uso en más ocasiones la táctica *recoger* (aunque también uso *revolotear* en más ocasiones que las otras especies), pero lo hizo en un substrato diferente (encino). Aunque no hubo diferencia significativa en el análisis, si se le observó en más ocasiones en la zona de encino, que en la de encino-pino, manteniéndose generalmente a una altura que oscilaba entre los 9.8 y los 19.5m, en la parte externa del árbol. *Mniotilta varia* usó una táctica de forrajeo distinta (*colgarse*) a la otras dos especies manteniéndose en encinos la mayoría de las veces. Al igual que en el caso de *Dendroica townsendi*, el análisis no reportó diferencias significativas en el uso de zona de vegetación, aunque si se le observó en mas ocasiones en la zona de encino. Tampoco hubo diferencia significativa en el uso de una altura pero se encontró más veces en el intervalo de altura de 9.8 – 19.5 m. *Mniotilta varia* permaneció en la parte media del árbol mientras forrajeaba.

La aparente causa de diferenciación en el uso de variables ecológicas, al menos entre las especies de *Dendroica* puede deberse a la segregación de *Dendroica occidentalis* por *Dendroica townsendi*. En los sitios de anidación en Washington y Oregon, E.U.A., *Dendroica occidentalis* está siendo reemplazada por *Dendroica townsendi*, cuando se comparan los parámetros de obtención de pareja, agresión y tasa de retorno (Pearson & Rohwer 1998).

Aun cuando los datos reportados parecen mostrar que estas especies evitan competir directamente por recursos no hay que olvidar que fueron acompañadas hasta por otras 25 especies. Se necesitan un estudios más exhaustivos para entender mejor los costos y beneficios del forrajeo en parvadas (Hutto 1994).

Literatura Citada

Bell, G.W., Hejl, S.J. y Verner, J. 1990. Proportional use of substrates by foraging birds: Model considerations on first sightings and subsequent observations. *Studies in avian biology*. 13: 161-165. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J and Jehl, J.R. eds. *Avian foraging: Theory Methodology and applications*. USA.

Buskirk, W.H., Powell, G.V.N., Wittenberger, J.F., Buskirk, R.E., Powell, T.U. 1972. Interspecific bird flocks in tropical highland Panama. *The Auk*. 89: 612-624

Conover, W. J. 1999. *Practical nonparametric Statistics*. 3^o edición. John Wiley & Sons, inc. USA. Pp. 241

Gradwohl, J., Greenberg, R. 1980. The formation of antwren flocks on Barro Colorado island, Panama. *The Auk*. 97:385-395

Greenberg, R. 1979. Body size, breeding habitat, and winter exploitation systems in *Dendroica*. *The Auk*. 96: 756-766.

Greenberg, R., Gonzales, C.E., Bichier, P., Reitsma, R. 2001. Nonbreeding habitat selection and foraging behavior of the black throated green warbler complex in southeastern Mexico. *The Condor*. 103:31-37

Grumbine, R.E. 1990. Viable population, reserve size, and federal lands management: A critique. *Conservation biology*. 4(2): 127-134

Hawkins, J.M., Allen, R. Eds. 1991. *The Oxford Encyclopedic English Dictionary*. Oxford University Press.

Hejl, S.J., Verner, J. and Bell, G.W. 1990. Sequential versus initial observations in studies of avian foraging. *Studies in avian biology*. 13: 166-173. En: Morrison, M.L.,

Ralph, C.J., Verner, J and Jehl, J.R. eds. Avian foraging: Theory Methodology and applications. USA.

Holmes, R.T, Robinson, S.K. 1981. Tree Species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest. *Oecologia*. 48: 31-35.

Holmes, R.T., Sherry, T.W. and Reitsma, L. 1989. Population structure, territoriality and overwinter survival of two migrant warbler species in Jamaica. *Condor* 91:545-561

Hutto, R.L. 1980. Winter habitat distribution of migratory landbirds in a western Mexico, with special reference to small, foliage-gleaning insectivores. 181-203. In A. Keast and E.S. Morton eds. *Migratory birds in the Neotropics: Ecology behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institute Press, Washington. D.C.

Hutto, R.L. 1981. Seasonal variation in the foraging behavior of some migratory western wood warblers. *The Auk*. 98:765-777.

Hutto, R.L. 1987. A description of mixed species insectivorous bird flocks in western México. *The Condor*. 89: 282-292.

Hutto, R.L. 1988. Foraging behavior patterns suggest a possible cost associated with participation in mixed-species bird flocks. *Oikos*. 51: 79-83

Hutto, R.L. 1990. Measuring the availability of food resources. *Studies in avian biology*. 13: 20-28.

Hutto, R.L. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *The Condor*. 96:105-118

Hutto, R.L. 1998. On the importance of stopovers sites to migrating birds. *The Auk*. 115(4): 823-825.

Hutto, R.L. 2000. On the importance of *En Route* periods to the conservation of migratory landbirds. *Studies in avian Biology*. 20: 109-114

King, D.I., Rappole, J.H. 2000. Winter flocking of insectivorous birds in montane pine-oak forests in middle America. *The Condor*. 102:664-672

Latta, S.C., Wunderle, J.M. Jr. 1996. The composition and foraging ecology of mixed-species flocks in pine forests of Hispaniola. *The Condor*. 98:595-607

Lovette, I.J., Holmes, R.T. 1995. Foraging behavior of American redstarts in breeding and wintering habitats: implications for relative food availability. *The Condor*. 97(3):782-791.

Martin, T.E., Karr, J.R. 1990. Behavioral plasticity of foraging maneuvers of migratory Warblers: Multiple selection periods for niches? 13: 353-359. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J and Jehl, J.R. eds. *Avian foraging: Theory Methodology and applications*. USA.

Morrison, M.L. 1984. Influence of sample size and sampling design on analysis of avian foraging behavior. *The Condor*. 86:146-150

Orians, G. 1971. Ecological aspects of behavior. En: Farner, D.S., King, J.R., Parkes, K.C. *Avian Biology*. Vol 1. Academic press. USA.

Pearson, S.F., Rohwer, S. 1998. Influence of breeding phenology and clutch size on hybridization between Hermit and Townsend's warblers. *The Auk*. 115(3): 739-745.

Petit, D., Lynch, J.F., Hutto, R., Blake, J., Waide, R. 1995. Habitat use and conservation in the neotropics. En: Martin, T., y Finch, D.M. *Ecology and management of neotropical birds*. Oxford University Press. New York. 145-197.

Petit, D.R., Petit, K.E., Petit, L.J. 1990. Geographic variation in foraging ecology of north American insectivorous birds.13:254-263 En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J and Jehl, J.R. eds. Avian foraging: Theory Methodology and applications. USA.

Price, J., Droege, S., Price, A. 1995. Summer Atlas of North American Birds. Academic Press. U.S.A. Pp. 188, 189, 194, 323.

Rappole, J.H. 1995. The ecology of migrant birds: A neotropical perspective. Smithsonian Institution Press. Washington. U.S.A.

Robinson, S.K., Holmes, R.T.1982. Foraging behavior of forest birds: The relationships among search tactics, diet and habitat structure. Ecology. USA. 63 (6): 1918-1931.

Robinson, S.K., Holmes, R.T. 1984. Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. The Auk. USA.101: 672-684.

Ruiz-Amaro, L .C. 1996. Microsucesión bajo dos especies (*Sedum oxypelatum* y *Buddleia cordata*) indicadoras de estadios serales en el Ajusco medio. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.

Soberón, J., De la Maza, R., y Hernández, A., Bonfi, C y Careaga, S. 1991.Reporte técnico final del primer año del proyecto restauración ecológica Lomas del Seminario. Centro de Ecología. UNAM y Coordinación general de reordenación urbana y protección ecológica, DDF.

Sokal, R.L., Rolph, F.J. 1995. Biometry. 3rd edición. W.H. Freeman and Company. USA.

Vázquez, E., y Jaimes, E., 1989. Geología de la cuenca de México. *Geofísica Internacional*. 28(2):133-190.

Wagner, J.L. 1981. Visibility and Bias in Avian foraging Data. *The Condor*. 83: 263-264

Ward, P., Zahavi, A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as "information centres" for food finding. *The Ibis* 115: 517-534.

Wiens, J.A. 1989. Niche theories and guilds. En: Wiens, J.A. *The ecology of bird communities*. Cambridge University Press. 1: 145-179.

Wunderle, J. M. Jr y Latta, S. C. 2000. Winter site fidelity of nearctic migrants in shade coffee plantations of different sizes in the Dominican Republic. *The Auk*. 117(3):596-614.

"There are three kinds of lies: lies, damned lies and statistics"

Benjamin Disraeli (1804 – 1881)