

ISSN (impresso) 0103-5657

ISSN (on-line) 2178-7875

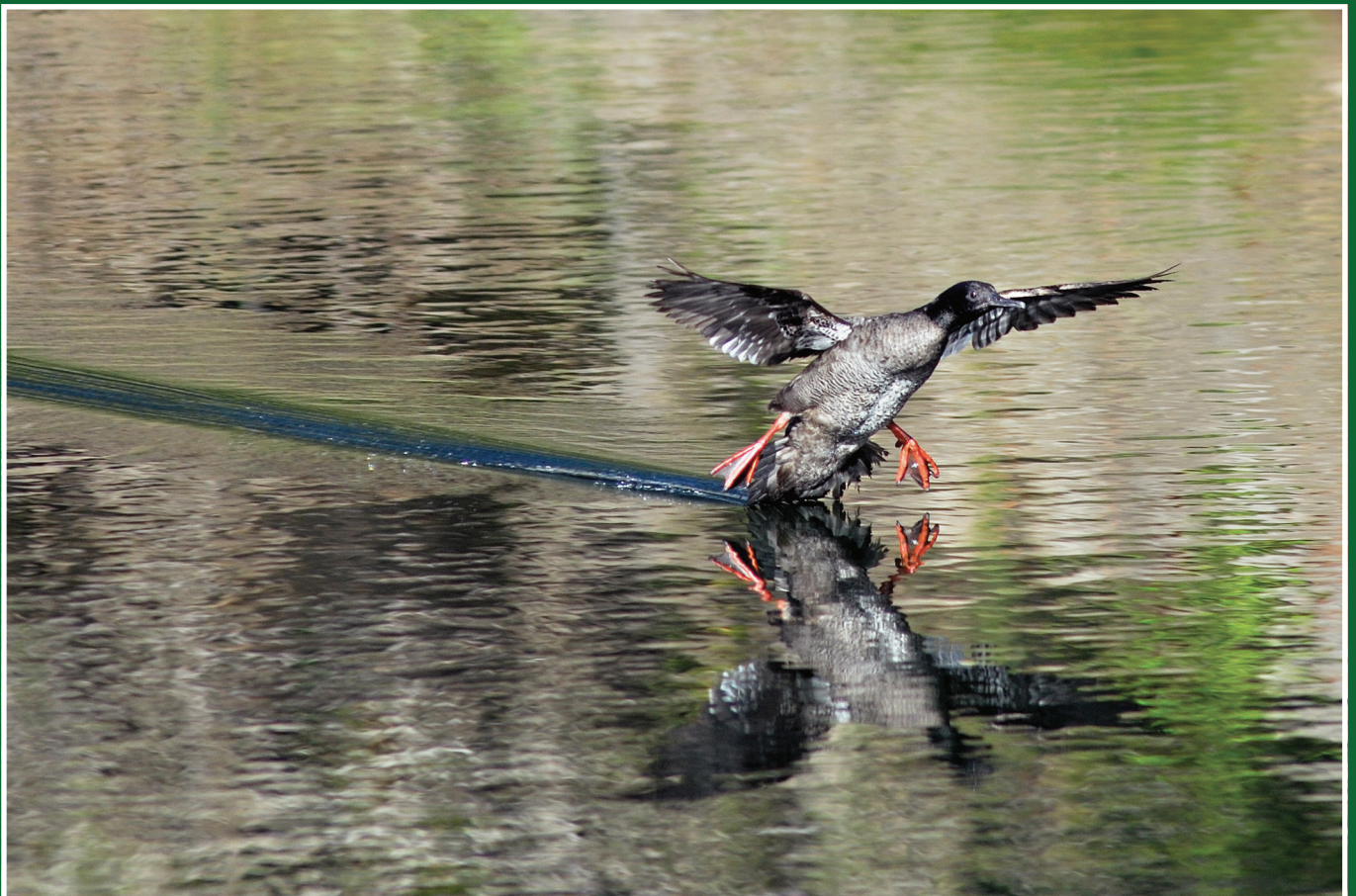
# Revista Brasileira de Ornitologia

Volume 19

Número 3

Setembro 2011

[www.ararajuba.org.br/sbo/ararajuba/revbrasorn](http://www.ararajuba.org.br/sbo/ararajuba/revbrasorn)



Publicada pela

**Sociedade Brasileira de Ornitologia**

São Paulo - SP

# Cuantificando el comportamiento: estrategias de búsqueda y ecología de forrajeo de 12 especies sintópicas de Atrapamoscas (Tyrannidae) en la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia

Esteban Botero-Delgadillo

SELVA: Investigación para la conservación en el Neotrópico, Calle 41 26B-58, Bogotá, Colombia. E-mail: esteban.botero@selva.org.co

Submetido em 19/01/2011. Aceito em 20/06/2011.

**ABSTRACT: Quantifying behavior: Search strategies and foraging ecology of 12 syntopic species of Tyrant-Flycatchers (Tyrannidae) in the Santa Marta Mountains, Colombia.** Inter-specific competition has been proposed as a key process in the assembly of avian communities, and numerous studies have tried to support this quantitatively. Although studies focused on the phylogenetic structure of Neotropical communities have found that competition would act at small spatial scales, there is no ecological data to support it. To contribute in this little known and seldom measured aspect of avian communities, I compared quantitatively the foraging behavior of 12 syntopic species of Tyrant-flycatchers (Tyrannidae) and determined the main factors that allow its co-existence in this niche dimension. The observations were made between 1800 and 2600 m above sea level on the San Lorenzo ridge in the Santa Marta Mountains, northern Colombia. Analysis of 610 searching behavior sequences revealed that *Hemitriccus granadensis*, *Mecocerculus leucophrys*, *Phyllomyias nigrocapillus* and *Zimmerius chrysops* are active predators; *Myiarchus tuberculifer*, *Myiodinastes chrysocephalus*, *Myiotheretes pernix*, *Myiotheretes striaticollis* and *Pyrrhomyias cinnamomeus* are sedentary predators; *Elaenia frantzii*, *Mionectes olivaceus* and *Ochthoeca diadema* could be considered as intermediate predators. Multivariate analysis showed that attack maneuvers, searching behavior and attacking perch location were the variables with most weight for the assembly organization. Analysis also revealed that closely related species exhibit greater ecological similarity, probably due to niche conservatism, and that coexistence of those species that do not segregate altitudinally could be mediated by small variations in multiple variables associated with microhabitat and attack maneuvers to capture different prey. It will be necessary to include morphometric data and test its correspondence with behavioral information in order to get a more accurate view of the assemblage and infer the role of competition mediated by behavioral and morphological adaptations. This will determine whether phenotypic data are appropriate to represent ecological structure of bird communities.

**KEY-WORDS:** Community assembly; Ecological niche; Foraging behavior; Santa Marta Mountains; Tyrannidae.

**RESUMO: Quantificando o comportamento: Estratégias de busca e ecologia de forrageamento de 12 espécies sintópicas de tiranídeos (Tyrannidae) na Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia.** A competição inter-específica é proposta como um processo chave na formação da assembléia das comunidades de aves, e vários estudos têm procurado um apoio quantitativo. Apesar dos estudos sobre a estrutura filogenética das comunidades neotropicais sugerirem que a competição atua na montagem em pequenas escalas espaciais, não há dados ecológicos para suportar tal hipótese. Para ajudar neste aspecto pouco conhecido das comunidades, foram comparados quantitativamente os comportamentos de forrageio de 12 espécies sintópicas de tiranídeos (Tyrannidae), determinando-se os principais fatores que permitem a co-existência dos mesmos nesta dimensão do nicho. As observações foram feitas entre 1800 e 2600 m de altitude sobre as montanhas de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta, norte da Colômbia. A análise de 610 seqüências comportamentais revelou que *Hemitriccus granadensis*, *Mecocerculus leucophrys*, *Phyllomyias nigrocapillus* e *Zimmerius chrysops* são predadores ativos; *Myiarchus tuberculifer*, *Myiodinastes chrysocephalus*, *Myiotheretes pernix*, *Myiotheretes striaticollis* e *Pyrrhomyias cinnamomeus* são predadores sedentários; *Elaenia frantzii*, *Mionectes olivaceus* e *Ochthoeca diadema* seriam considerados predadores intermediários. O uso de análise multivariada mostrou que as variáveis mais influentes na organização das espécies foram as manobras de ataque, pesquisa, conduta e localização dos sítios de ataque. A análise também revelou que espécies estreitamente relacionadas apresentam maior similaridade em termos ecológicos, provavelmente devido ao conservadorismo de nicho, e que a coexistência dessas que não são segregadas pela altitude pode ser mediada por pequenas variações em múltiplas variáveis associadas com microhabitat e estratégia de capturas de presas diferentes. Para obter uma avaliação mais precisa da comunidade e inferir o papel da competência mediada por adaptações morfológicas e comportamentais será necessário incluir dados morfológicos e avaliar a sua correspondência com os dados comportamentais. Isso vai determinar se o uso de dados fenotípicos é adequado para representar a estrutura ecológica de comunidades de aves.

**PALAVRAS-CHAVE:** Assembléia da comunidade; Comportamento de forrageamento; Nicho ecológico; Montanhas de Santa Marta; Tyrannidae.

La competencia inter-específica ha sido propuesta como un proceso fundamental en el ensamblaje de las comunidades animales, incluyendo las aves (Wiens 1997). Varios autores han postulado que sus efectos sobre la ecología y desarrollo evolutivo de las especies determinan el grado de interacción entre las mismas, repercutiendo en diferencias morfológicas y comportamentales que permiten su coexistencia (Lack 1947, 1971, Mac Arthur 1958, 1972, Cody 1974, Diamond 1978). Las diferencias entre las especies facilitan la partición de numerosos recursos en un espacio de múltiples dimensiones (*i.e.*, nicho), aunque eventualmente, algunas de estas se traslapen (*e.g.*, nicho trófico) (Hutchinson 1957, Wiens 1997).

Más allá del grado de aceptación de estos postulados o la controversia alrededor de los mismos (ver Conell 1978, Huston 1979, Hubbell 1997), numerosos estudios han buscado soportar cuantitativamente que la competencia es un proceso importante en la estructuración de las comunidades de aves (Mac Arthur 1958, Morse 1968, 1980, Lack 1971, Pulliam y Mills 1977, Noske 1979, Croxall y Prince 1980, Harrison *et al.* 1983, Sabo y Holmes 1983, Sherry 1984, Alatalo y Moreno 1987). No obstante su amplia aceptación, la evidencia de competencia raramente es medida y en algunos casos, no ha sido posible soportarla (*e.g.*, Wiens 1977, 1981).

Recientemente, el auge de las técnicas moleculares ha permitido integrar la ecología de comunidades con la biología evolutiva, con el fin de explorar la influencia de la variación genética y los cambios evolutivos de las especies en la estructura comunitaria (Johnson y Stinchcombe 2007, Kraft *et al.* 2007, Cavender-Bares *et al.* 2009). Con este énfasis, estudios en distintos grupos de aves han buscado explicar cómo la competencia o los filtros ambientales son los factores responsables del ensamblaje de especies cercanamente emparentadas, y como estos procesos varían de acuerdo a la escala espacial (Lovette y Hochachka 2006, Graham *et al.* 2009, Gómez *et al.* 2010).

Si bien los trabajos enfocados en la estructura filogenética de comunidades han encontrado que la competencia actuaría en el ensamblaje a pequeñas escalas espaciales, no hay datos ecológicos que respalden tales supuestos, a excepción de algunas mediciones de especímenes de museo o parámetros vocales (ver Graham *et al.* 2009, Gómez *et al.* 2010). Incluso, estos autores señalan la importancia de recopilar en campo información sobre ecología y comportamiento de las especies involucradas. Esto resalta la necesidad de retomar estudios que se centren en las interacciones de las especies en sus hábitats y la medición detallada de dichas interacciones.

La ecología de forrajeo ha sido empleada para comprender las interacciones entre especies en una comunidad, para dilucidar su grado de traslape en esta dimensión del nicho y para entender la complejidad de sus relaciones micro-espaciales (Wiens 1997). Ante la emergente disponibilidad de historias evolutivas de varios grupos, este

tipo de estudios son el complemento ideal para entender el verdadero papel de la competencia en la ecología y evolución de las aves; lamentablemente, esta información es aún escasa en el Neotrópico.

En este trabajo busco cuantificar el comportamiento de 12 especies de atrapamoscas (Tyrannidae) asociadas a bosques pre-montanos y montanos en el norte de Colombia, con el fin de documentar en detalle sus estrategias de búsqueda y maniobras de forrajeo, y su relación con el hábitat y micro-hábitat ocupado. De este modo, comparo múltiples variables asociadas al comportamiento alimentario y determino los principales factores que permiten la co-existencia de las mismas en esta dimensión del nicho.

Los atrapamoscas (Tyrannidae) constituyen la familia con mayor riqueza de especies en el nuevo mundo (*ca.* 430 especies) y probablemente, con excepción de los horneros y sus parientes (Furnariidae), el grupo más diverso en términos ecológicos (Fitzpatrick 2004). Esta diversidad se refleja en sus hábitos de forrajeo y la variedad de hábitats empleados para alimentarse, lo que los hace un grupo propicio para estudios ecológicos y comportamentales (Traylor y Fitzpatrick 1981). Estas aves, principalmente insectívoras, se han adaptado a una sorprendente diversidad de hábitats y podrían considerarse como la radiación evolutiva más exitosa en el Neotrópico (Traylor y Fitzpatrick 1981). No obstante la existencia de estudios que detallan sus hábitos alimentarios (*e.g.*, Fitzpatrick 1980, 1985, Traylor y Fitzpatrick 1981), pocos han involucrado ensambles o especies sintópicas (*e.g.*, Sherry 1984), y los trabajos recientes son escasos (*e.g.*, Cintra 1997, Grabriel y Pizo 2005).

Este pretende ser el primer trabajo que compara cuantitativamente el comportamiento de forrajeo entre especies sintópicas de atrapamoscas. Además de aportar al conocimiento de la historia natural de 12 especies residentes en Colombia y caracterizar sus estrategias alimentarias, identifiqué los principales factores que las segregan en un espacio multivariado. Basado en estos datos, busco comprobar que independientemente de las variaciones en la abundancia del alimento y los cambios en su ciclo anual, (1) aquellas especies que no se segregan altitudinalmente o por el tipo de hábitat, se diferencian en las variables de micro-hábitat donde forrajean; (2) que las especies se distribuyen en un gradiente comportamental que abarca desde hábitos estereotipados hasta oportunistas, y otro gradiente de estrategias de búsqueda que va desde depredadores pasivos hasta buscadores activos; (3) que los depredadores estereotipados pueden ser buscadores activos o sedentarios, pero los oportunistas exhiben una estrategia de búsqueda intermedia; (4) que las especies en ambos extremos de los gradientes exhiben menos variación en las variables de micro-hábitat asociadas al forrajeo; (5) que las tasas de movimientos de búsqueda se relacionan inversamente con el tamaño del ave; (6) que la altura de la percha o la exposición de la misma

se relacionan proporcionalmente con el tamaño del ave; y finalmente, (7) que teniendo en cuenta la tendencia conservativa del nicho ecológico (Harvey y Pagel 1991), las especies cercanamente emparentadas son más similares ecológicamente.

## MÉTODOS

### Área de estudio

Este trabajo fue efectuado entre marzo y octubre de 2008 en la Reserva Natural "El Dorado" de la Fundación ProAves (11°06'N; 74°04'O) y áreas aledañas a la misma, ubicadas en la cuchilla de San Lorenzo, norte de Colombia. La cuchilla se eleva desde los 700 hasta ca. 2600 m de altitud y se encuentra en el flanco nor-occidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, un macizo montañoso aislado del sistema andino, considerado como la montaña costera más grande del mundo y el centro de endemismo de aves continentales más importante del planeta. Si bien el impacto humano es elevado y predominan las plantaciones de café y las áreas dedicadas a la ganadería, aún es posible encontrar extensos fragmentos de bosques húmedos tropicales, pre-montanos y montanos (Strewe y Navarro 2003, Franco y Bravo 2005).

### Observaciones de forrajeo

Entre los meses de marzo y septiembre de 2008, dos recorridos de 2 k de longitud fueron empleados para cubrir el gradiente altitudinal comprendido entre los 1800 y 2600 m de elevación en la cuchilla de San Lorenzo. El primero de estos abarcó la porción entre los 1800 y los 2200 m, mientras el segundo cubrió la zona entre 2200 y 2600 m. Cada recorrido fue efectuado dos veces al día durante cuatro días al mes entre las 06:30 y las 09:30 h y entre las 15:00 y las 18:00 h. Los registros auditivos fueron tenidos en cuenta solo para determinar la altitud mínima y máxima de presencia de las especies.

Una vez encontradas las aves en busca del alimento o consumiéndolo, la información concerniente fue tomada 15 segundos después del encuentro, evitando registrar solo comportamientos llamativos (Noon y Block 1990). Cada ave fue seguida mediante muestreo focal con registro continuo (Altmann 1974), y el uso de una grabadora digital permitió documentar todos los comportamientos, para luego obtener las duraciones de cada conducta y las tasas de movimiento durante las búsquedas (Remsen y Robinson 1990). En el caso de encontrar aves descansando, acicalándose o perchadas sin evidenciar actividad por más de 60 s se retomó el recorrido sin consignar información alguna. En contadas oportunidades se registró más de un comportamiento de ataque en una misma secuencia

de observaciones, por lo que solo una maniobra de ataque debía ser empleada en el análisis de frecuencia de conductas para asegurar la independencia temporal entre las observaciones (Bell *et al.* 1990, Hejl *et al.* 1990, Noon y Block 1990). En tales casos, la maniobra empleada en el análisis fue escogida aleatoriamente. De modo similar, se buscó evitar la dependencia espacial entre observaciones, por lo que no se registró más de una secuencia por especie en el mismo lugar durante el mismo mes (Noon y Block 1990). Para ello, se marcó cada punto de observación con cinta flagging y un código único.

La información sobre comportamiento de búsqueda y maniobras de ataque siguieron el esquema planteado por Remsen y Robinson (1990) con algunas modificaciones tomadas de Fitzpatrick (1980). Durante las búsquedas, se contaron todos los movimientos efectuados por las aves, ya fuesen desplazamientos cortos, saltos o vuelos (Remsen y Robinson 1990). Las maniobras de ataque para tomar las presas fueron ubicadas en siete categorías: arremetida o embestida, salto, salida al vuelo-golpe, salida al vuelo-suspensión, ataque perchado, ataque aéreo y ataque desde percha al suelo. Para todos los ataques se tomó información concerniente al hábitat y micro-hábitat (ver Fitzpatrick 1980, Remsen y Robinson 1990): el tipo de cobertura vegetal o hábitat; una estimación visual de la altura de la percha donde ocurrió el ataque (en m); un estimado de la distancia desde el lugar de ataque hasta el dosel o la copa del árbol/arbusto donde se encontró el ave (en m); la posición horizontal del ave al atacar respecto al centro del árbol en cuatro categorías (1: centro del árbol; 2: cercano al centro; 3: región media hacia el exterior del árbol; 4: ramas más externas); el porcentaje de cobertura o densidad del follaje en una esfera imaginaria de 50 cm de radio alrededor del lugar de ataque; el sustrato (aire; haz de hojas pequeñas, medianas y grandes; envés de hojas pequeñas, medianas y grandes; hojas secas pequeñas y grandes; ramitas delgadas; ramas gruesas; fruto; suelo). Dos datos adicionales se tomaron cuando las aves emplearon saltos, salidas al vuelo o ataques aéreos: una estimación visual de la distancia (en cm) y el ángulo de la salida (en grados) (Fitzpatrick 1980, Gabriel y Pizo 2005).

### Análisis estadístico

A partir de las secuencias obtenidas se estimó la media y la desviación estándar (DE) del tiempo empleado por cada ave para ubicar a sus presas; todos los desplazamientos realizados por los individuos durante estas búsquedas fueron usados para estimar la tasa de movimientos de cada especie (movs./min). Como medidas de tendencia central de las tasas se emplearon la media y la mediana, y para observar su variación se usó la distribución en cuartiles (Zar 1999). La prueba de Shapiro-Wilk reveló la no normalidad de esta variable, por lo que se empleó

el ANDEVA de Kruskal-Wallis para comparar entre los valores correspondientes a cada especie.

La tasa de movimientos se usó para categorizar a cada especie como depredador activo, sedentario o intermedio (ver McLaughlin 1989), dependiendo del número de movimientos/min correspondiente al tercer cuartil de distribución de estos valores. Aves con una tasa de movimientos  $\leq 5$  correspondieron al grupo de depredadores sedentarios; una tasa  $> 5 \leq 14$  correspondió a depredadores intermedios; una tasa  $> 14$  fue propia de depredadores activos. Las categorías fueron establecidas mediante una adaptación del método empleado por Rangel-Ch. y Velásquez (1997), donde se obtiene el número de categorías y la amplitud de sus intervalos a partir del número de especies estudiadas y del valor mínimo (primer cuartil) y máximo (tercer cuartil) de la variable en cuestión (tasa de movimientos).

Para evaluar la representatividad del muestreo de maniobras de ataque (ver Brennan y Morrison 1990, Petit *et al.* 1990), se construyeron curvas de saturación mediante los modelos CHAO 2, ICE, Duplicates y Uniques, empleados regularmente para la evaluación de la representatividad de estudios de diversidad. Dichos estimadores se encuentran disponibles en el software de distribución gratuita EstimateS 7.5.0. (Colwell 2005). El tamaño de muestra utilizado para las curvas fue de cinco maniobras de ataque por muestra. En el caso de obtener un 80% o más de los comportamientos predichos por los estimadores CHAO 2 y ICE, el muestreo se consideró representativo para la escala temporal del estudio (Villarreal *et al.* 2004).

Las maniobras de ataque y demás variables asociadas al hábitat y micro-hábitat fueron usadas para construir los perfiles de forrajeo de las especies (ver Fitzpatrick 1980). Cada perfil contó con medidas de tendencia central y dispersión para todas las variables tomadas, e incluyó un gráfico de distribución de frecuencias para el tipo de maniobras de ataque, además del índice de equidad de Pielou para la comparación entre especies (Krebs 1989). Debido a la no normalidad en la distribución de los datos de cobertura, se utilizó la mediana como medida de tendencia central y el rango intercuartílico para describir su variación (Zar 1999). Finalmente, cada perfil fue acompañado de gráficos polares para la descripción del ángulo y distancia de ataques aéreos, saltos o salidas al vuelo, y gráficos ternarios para representar la información relacionada con el micro-hábitat de forrajeo de cada especie.

Mediante la correlación de rangos de Spearman se buscaron relaciones entre las tasas de movimiento, el tamaño de las aves, y todas las variables documentadas asociadas al ataque y captura de la presa. Además, se determinó si la distancia de las salidas al vuelo, los saltos o ataques aéreos están relacionados con el ángulo de la misma.

Todas las variables tomadas fueron empleadas para la búsqueda de patrones de organización de las especies en la dimensión del nicho relacionada con el forrajeo. Para

la exploración de las relaciones entre las especies en un espacio multidimensional, se utilizó un análisis de componentes principales, ya que dicha técnica no depende de la normalidad de las variables y es capaz de combinar variables categóricas y continuas sin una mayor pérdida de información (Miles 1990, Noon y Block 1990, Brown 1998, Gotelli y Ellison 2004). Con el fin de determinar la distancia entre las especies estudiadas en el espacio multidimensional se utilizaron los puntajes (coordenadas) de cada especie en los tres primeros componentes para la construcción de un dendrograma. Se utilizó un método de unión simple y se escogió la distancia euclidiana como medida de distancia multivariada, ya que las posiciones de las especies en los componentes presentan la misma distancia euclidiana que presentan las variables originales (Gotelli y Ellison 2004). Para determinar si el uso exclusivo de las conductas de ataque y captura permite inferir las mismas relaciones observadas a partir del uso de múltiples variables, se comparó la topología del árbol obtenido con un árbol construido únicamente con las maniobras de ataque.

## RESULTADOS

### Aspectos generales y representatividad del muestreo

Obtuve un total de 610 secuencias de observación y registré 457 maniobras de ataque para 12 especies residentes de atrapamoscas entre los 1800 y 2600 m de altitud: *Elaenia frantzii*, *Hemitriccus granadensis*, *Mecocerculus leucophrys*, *Myiotheretes pernix*, *Myiotheretes striaticollis*, *Mionectes olivaceus*, *Myiarchus tuberculifer*, *Myiodinastes chrysocephalus*, *Ochthoeca diadema*, *Phyllomyias nigrocapillus*, *Pyrrhomyias cinnamomeus* y *Zimmerius chrysops*. Adicionalmente, observé otras cinco especies en el área de estudio, pero la obtención de no más de tres registros impidió incluirlas en los análisis: *Elaenia chiriquensis* (n = 1), *Elaenia flavogaster* (n = 2), *Zimmerius improbus* (n = 2), *Platyrincus mystaceus* (n = 3) y *Attila spadiceus* (n = 3).

Para ocho de las 12 especies, el número de ataques registrados representaron más del 80% del número predicho por los modelos CHAO 2 y ICE. Sin embargo, el número de comportamientos observados en las restantes cuatro especies representó menos del porcentaje fijado para considerar el muestreo altamente representativo: *M. olivaceus* (CHAO 2 = 69.7%; ICE = 75.2%), *M. tuberculifer* (CHAO 2 = 79.4%; ICE = 82.2%), *O. diadema* (CHAO 2 = 71.1%; ICE = 75.8%) y *Z. chrysops* (CHAO 2 = 74.3%; ICE = 77.2%).

### Comportamiento de búsqueda

El tiempo empleado en la búsqueda de las presas varió ampliamente en la mayoría de las especies sin importar

**TABLA 1:** Valores asociados al comportamiento de búsqueda de 12 especies de atrapamoscas en la cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta. \* Número de secuencias de búsqueda registradas. \*\* Extraídos de Restall *et al.* (2007).

**TABLE 1:** Values associated to searching behavior of 12 Tyrant-flycatchers in the San Lorenzo ridge, Santa Marta Mountains. \* Number of registered searching behavior sequences. \*\* Extracted from Restall *et al.* (2007).

Especie	Tiempo de búsqueda (s)					Tamaño corporal
	n*	min	max	rango	Intervalo 95%	Longitud**
<i>Elaenia frantzii</i>	79	3	56	53	11.3-15.7	14 cm
<i>Hemitriccus granadensis</i>	97	3	44	41	10.6-14.2	10-10.7 cm
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	54	4	51	47	8.6-12.8	14-15 cm
<i>Mionectes olivaceus</i>	29	3	39	36	8.5-15	13 cm
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	20	2	19	17	5.9-9.6	16-17 cm
<i>Myiodinastes chrysocephalus</i>	34	5	53	78	21.2-35.1	19-20 cm
<i>Myiotheretes pernix</i>	22	6	73	67	15.4-28.7	19 cm
<i>Myiotheretes striaticollis</i>	25	4	57	53	16.1-28.4	23 cm
<i>Ochthoeca diadema</i>	23	4	36	32	7.4-13.2	12 cm
<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>	45	5	19	14	8.3-10.3	11-11.7 cm
<i>Pyrrhomyias cinnamomeus</i>	126	4	59	55	11.8-15.3	13 cm
<i>Zimmerius chrysops</i>	22	5	59	54	10.1-22	10.9-11.5

su tamaño corporal, y solo en *M. tuberculifer* y *P. nigrocapillus* el rango de variación del período de búsqueda fue menor a los 20 s (Tabla 1). Las mayores variaciones ocurrieron en *M. chrysocephalus*, *M. pernix*, *P. cinnamomeus*, *Z. chrysops* y *M. striaticollis*, cuyos rangos excedieron los 50 s (Tabla 1).

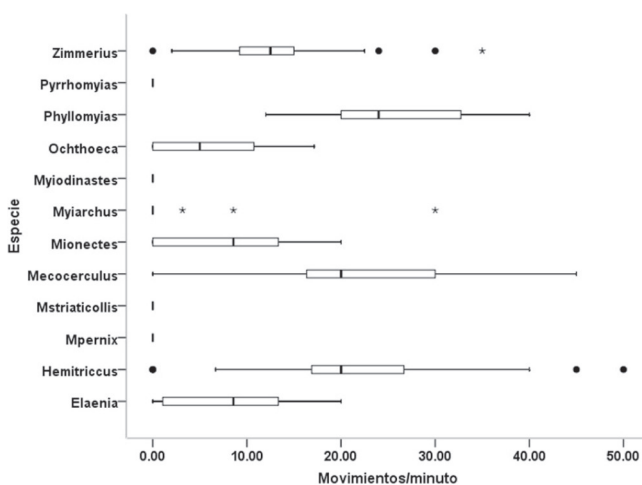
Las especies mostraron distintas estrategias durante los tiempos de búsqueda de las presas, permitiendo clasificarlas de acuerdo a dichas conductas. Categoricé a *M. pernix*, *M. striaticollis*, *M. tuberculifer*, *M. chrysocephalus* y *P. cinnamomeus* como depredadores sedentarios, ya que durante la búsqueda permanecieron inmóviles en una percha, moviendo constantemente la cabeza y sin efectuar saltos o vuelos cortos para continuar en la búsqueda (Figura 1). Clasifiqué otras tres especies como depredadores intermedios, ya que el tercer cuartil de distribución de

los valores de movimientos/min se encontró en el intervalo de 5 a 14: *E. frantzii* (13.3), *M. olivaceus* (13.3) y *O. diadema* (10.9) (Figura 1). Finalmente, ubiqué a las especies con valores por encima de los 14 movimientos/min en el grupo de depredadores activos: *P. nigrocapillus* (32), *M. leucophrys* (30), *H. granadensis* (26.6) y *Z. chrysops* (15) (Figura 1).

Las comparaciones múltiples por medio de la prueba de Kruskal-Wallis soportaron las diferencias en las tasas de movimiento de los tres grupos ( $n = 542$ ,  $H = 414.67$ ,  $P < 0.001$ ), aunque la asignación de *M. tuberculifer*, *O. diadema* y *Z. chrysops* a sus respectivos grupos no fue clara. El número de movimientos/min en *M. tuberculifer* no se diferenció de los otros depredadores sedentarios, pero tampoco de *E. frantzii* ( $P = 0.28$ ) y *O. diadema* ( $P = 1.00$ ), categorizados como depredadores intermedios. A su vez, los valores de *O. diadema* no se diferenciaron de los otros depredadores intermedios, pero tampoco de depredadores sedentarios como *M. tuberculifer*, *M. pernix* ( $P = 0.79$ ) y *M. striaticollis* ( $P = 0.63$ ), ni de *Z. chrysops* ( $P = 1.00$ ), un depredador activo.

### Comportamiento de forrajeo

*P. cinnamomeus* fue la única especie cuyas observaciones de forrajeo ( $n = 101$ ) ocurrieron a lo largo del gradiente de elevación estudiado (*i.e.*, 1800-2600 m), mientras que las demás se encontraron más o menos restringidas a una franja altitudinal menos extensa. Encontré que *M. tuberculifer*, *M. chrysocephalus* y *Z. chrysops* se asociaron a las zonas más bajas: todos los registros de la primera especie ocurrieron entre 1800 y 1890 m de altitud ( $n = 18$ ), la segunda fue observada entre 1800 y 2280 m ( $n = 32$ ), mientras que la última se encontró entre los 1800 y 2180 m ( $n = 18$ ). Contrariamente, *M. leucophrys*, *M. pernix* y *M. striaticollis* se encontraron en las zonas



**FIGURA 1:** Variación en las tasas de movimiento de 12 especies de atrapamoscas entre marzo y octubre de 2008 en la cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta.

**FIGURE 1:** Variation in movement rates of 12 Tyrant-flycatcher species from March to October in the San Lorenzo ridge, Santa Marta Mountains.

más altas del área de estudio: los ataques de *M. leucophrys* tuvieron lugar entre 2460 y 2600 m de altitud (n = 41), *M. pernix* forrajó entre 2420 y 2600 m (n = 20), mientras *M. striaticollis* fue observado entre los 2460 y 2600 m (n = 20). Las demás especies estudiadas forrajearon en una franja intermedia y comparativamente más extensa que las descritas arriba: *E. frantzii* se ubicó entre los 2025 y 2600 m de elevación (n = 57), forrajeando con mayor frecuencia entre 2025 y 2320 m (n = 49); los ataques de *H. granadensis* ocurrieron entre 1956 y 2415 m de elevación (n = 62), y con mayor frecuencia entre 1980 y 2300 m (n = 50); *O. diadema* fue registrado entre los 2215 y 2600 m de altitud (n = 20), mayormente entre 2300 y 2470 m (n = 17); *P. nigrocapillus* se encontró entre 2120 y 2600 m de elevación (n = 42), principalmente entre los 2120 y 2350 m (n = 33); finalmente, *M. olivaceus* realizó todos sus ataques entre los 1870 y 2370 m de altitud (n = 25).

De las siete maniobras de ataque registradas durante el estudio, el ataque aéreo fue la más empleada por las especies (31.40%), seguida de la salida al vuelo-golpe (24.30%), el ataque perchado (15.40%) y la salida al vuelo-suspensión (13.20%). El porcentaje restante fue conformado por el salto (11.60%), la arremetida (3.10%) y la salida desde una percha al suelo (1.10%). Nueve de las 12 especies de atrapamoscas emplearon entre tres y cuatro de las siete maniobras, los miembros del género *Myiotheretes* utilizaron solo dos de estas para capturar sus presas, mientras que *P. cinnamomeus* fue la única especie cuyos ataques fueron realizados de la misma manera (Figura 2a). La proporción de cada maniobra en el repertorio de ataque de los atrapamoscas fue variable, y mientras algunas exhibieron distintas conductas de forma equitativa (e.g., *E. frantzii* y *M. tuberculifer*), otras mostraron un comportamiento más sesgado hacia una u otra conducta en particular (e.g., *M. pernix* y *M. striaticollis*) (ver Figura 2a); los valores J del índice de equidad de Pielou detallaron tales diferencias (Tabla 2).

Los sustratos donde se encontraron las presas atacadas variaron entre las 12 especies, aunque los ataques fueron dirigidos principalmente al aire, y al haz y el envés de hojas pequeñas y medianas (Tabla 2). Especies como *E. frantzii* y *M. olivaceus* atacaron frutos en una proporción poco despreciable, e igual sucedió con el uso de ramas o ramitas por parte de *H. granadensis*, *M. leucophrys* y *M. tuberculifer* (Tabla 2). Solo *P. cinnamomeus* dirigió todos sus intentos para atrapar presas aéreas, y solo *M. striaticollis* realizó vuelos al suelo para alimentarse (Tabla 2).

Las cuatro variables para caracterizar el microhábitat de forrajeo variaron notoriamente, tanto para cada especie de atrapamoscas como entre estas (Tabla 2, Figura 2). La cobertura vegetal alrededor de la zona de ataque fue menos variable en el caso de los depredadores sedentarios, que por lo general permanecieron expuestos; contrariamente y salvo algunos casos (e.g., *E. frantzii* o

*P. nigrocapillus*), los depredadores activos o intermedios forrajearon tanto en zonas con abundante como escasa cobertura vegetal (Tabla 2, Figuras 2b y 3). La altura de las perchas y la distancia relativa al dosel también mostraron escasa variación en los depredadores sedentarios respecto a los demás; con frecuencia, observé que estas aves forrajearon en perchas muy altas, usualmente cercanas al dosel o a la copa del árbol o arbusto donde se encontraban (Tabla 2, Figura 3a). De los otros depredadores, *E. frantzii*, *P. nigrocapillus* y *Z. chrysops* solían ubicarse cerca al dosel o al límite superior de la vegetación, sin importar cuán variable fuese la altura de la percha respecto al suelo; en cambio, noté que las zonas de alimentación de *H. granadensis*, *M. olivaceus* y *O. diadema* no solían sobrepasar los 4 m de altura y se encontraban alejadas por casi 6 m del tope de la vegetación (Tabla 2, Figuras 3b y 3c). En cuanto a la posición horizontal del lugar de ataque, los depredadores sedentarios tendieron a ubicarse en las ramas más externas de los árboles y arbustos (categoría 4 Tabla 2); las demás especies se ubicaron por lo general en la región media hacia el exterior (categoría 3 en Tabla 2), y solo en algunas oportunidades *M. olivaceus*, *O. diadema*, *P. nigrocapillus* y *Z. chrysops* se situaron cercanos al centro (categoría 2 en Tabla 2) o en el centro (Figura 3).

Conjuntamente, las maniobras de ataque que implicaron salidas al vuelo o saltos correspondieron al 80.5% de todas las conductas observadas en los atrapamoscas de San Lorenzo; no obstante, la distancia y el ángulo de estas salidas variaron notoriamente entre las especies (Tabla 2, Figura 3). Los depredadores sedentarios efectuaron las salidas más largas y con los ángulos menos pronunciados (Tabla 2, Figura 3). El caso más representativo fue *M. striaticollis*, que atacó invertebrados ubicados en el suelo desde perchas a más de 10 m de altura, ejecutando salidas de hasta 700 cm (Figura 3a). Por su parte, los depredadores activos e intermedios efectuaron salidas más cortas y de ángulos más pronunciados (Tabla 2, Figura 3). El caso extremo en estas aves fue *H. granadensis*, cuyos saltos o salidas presentaban ángulos de hasta 90°, pero no solían exceder los 15 cm (Figura 3).

### Patrones en la organización del ensamble

Los hábitats donde observé a los atrapamoscas incluyeron zonas abiertas con árboles dispersos, borde de bosque secundario, cafetales con sombrío, borde de carretera, claros en bosque secundario, interior de bosque, rastrojos y plantaciones de especies exóticas. A excepción de *Z. chrysops*, que encontré principalmente en cafetales bajo sombra (50.00%), todas las especies fueron observadas con mayor frecuencia en borde de bosque secundario. No obstante, resultó llamativo que en cerca de la cuarta parte de las observaciones, *O. diadema* (35.00%), *H. granadensis* (22.61%) y *M. olivaceus* (24.00%) realizaron sus

**TABLA 2:** Valores asociados a maniobras de ataque y microhábitat de forrajeo de 12 especies de atrapamoscas en la cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta. \* Índice de equidad de Pielou de maniobras de ataque; \*\* Valor promedio; \*\*\* Ver métodos para referencia de categorías de posición horizontal.

**TABLE 2:** Values associated to attacking maneuvers and foraging microhabitat of 12 Tyrant-flycatchers in the San Lorenzo ridge, Santa Marta Mountains. \* Values of Pielou's equitativity index for attack maneuvers; \*\* Mean value; \*\*\* See methods for references of horizontal positions.

Especie	Valor J*	Sustratos atacados con mayor frecuencia	Variación del porcentaje de cobertura vegetal	Altura de percha**	Distancia al dosel**	Pocisión horizontal más frecuente***	Distancia vuelos**	Ángulo vuelos**
<i>Elaenia frantzii</i>	0.98	Haz hojas pequeñas (37%) y medianas (37%); frutos (12%)	Mediana = 50; Rango intercuartílico = 10	6.12 m (DE = 3.14)	4.25 m (DE = 1.81)	3 (61%)	40.7 cm (DE = 22.0)	29.5° (DE = 21.3)
<i>Hemitriccus granadensis</i>	0.57	Envés hojas pequeñas (58%) y medianas (13%); ramitas (16%)	Mediana = 55; Rango intercuartílico = 21	3.45 m (DE = 1.66)	4.86 m (DE = 2.78)	3 (64%)	17.0 cm (DE = 10.9)	60.8° (DE = 18.5)
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	0.79	Haz hojas pequeñas (51%) y medianas (12%); ramitas (22%)	Mediana = 35; Rango intercuartílico = 25	5.44 m (DE = 2.37)	4.16 m (DE = 2.49)	4 (68%)	24.4 cm (DE = 13.1)	36.2° (DE = 14.1)
<i>Mionectes olivaceus</i>	0.92	Envés hojas medianas (28%) y haz de pequeñas (20%); frutos (36%)	Mediana = 50; Rango intercuartílico = 23	6.16 m (DE = 2.17)	5.14 m (DE = 2.45)	3 (56%) y 2 (24%)	36.3 cm (DE = 14.3)	43.0° (DE = 23.9)
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	0.94	Aire (22%); ramas (17%); haz hojas medianas (39%) y pequeñas (17%)	Mediana = 0; Rango intercuartílico = 11	13.76 m (DE = 3.30)	1.26 m (DE = 1.26)	4 (100%)	70.8 cm (DE = 32.0)	23.3° (DE = 27.3)
<i>Myiodynastes chrysocephalus</i>	0.71	Haz (28%) y envés (28%) hojas medianas y envés de grandes (19%); aire (15%)	Mediana = 30; Rango intercuartílico = 24	6.83 m (DE = 3.16)	5.61 m (DE = 3.51)	4 (66%)	124.2 cm (DE = 86.3)	16.5° (DE = 38.2)
<i>Myiotheretes pernix</i>	0.46	Aire (90%); haz hojas medianas (10%)	Mediana = 27; Rango intercuartílico = 19	6.16 m (DE = 1.34)	3.65 m (DE = 2.26)	3 (45%) y 4 (55%)	79.0 cm (DE = 16.7)	34.0° (DE = 5.9)
<i>Myiotheretes striaticollis</i>	0.81	Aire (75%); suelo (15%)	Mediana = 15; Rango intercuartílico = 8	10.66 m (DE = 4.23)	2.33 m (DE = 2.04)	4 (100%)	253.5 cm (DE = 158.1)	12.7° (DE = 32.7)
<i>Ochthoeca diadema</i>	0.84	Haz hojas pequeñas (45%) y medianas (35%)	Mediana = 47; Rango intercuartílico = 15	2.98 m (DE = 0.93)	5.44 (DE = 0.90)	3 (55%), 4 (20%) y 2 (20%)	25.6 cm (DE = 11.8)	43.7° (DE = 14.8)
<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>	0.79	Haz hojas pequeñas (45.2%) y medianas (28.6%); ramitas (21.4%)	Mediana = 60; Rango intercuartílico = 20	6.34 m (DE = 3.61)	4.80 m (DE = 2.24)	3 (67%) y 2 (24%)	29.6 cm (DE = 9.3)	30.3° (DE = 15.5)
<i>Pyrrhonyx cinnamomeus</i>	0	Aire (100%)	Mediana = 0; Rango intercuartílico = 5	5.31 (DE = 4.39)	3.32 m (DE = 4.03)	4 (87%)	67.7 cm (DE = 66.8)	29.3° (DE = 28.7)
<i>Zimmerius chrysops</i>	0.81	Envés (44%) y haz (17%) de hojas pequeñas y haz de medianas (28%)	Mediana = 45; Rango intercuartílico = 37	5.32 m (DE = 2.39)	2.73 m (DE = 1.30)	3 (39%), 4 (33%) y 2 (22%)	37.5 cm (DE = 21.5)	25.5° (DE = 27.2)



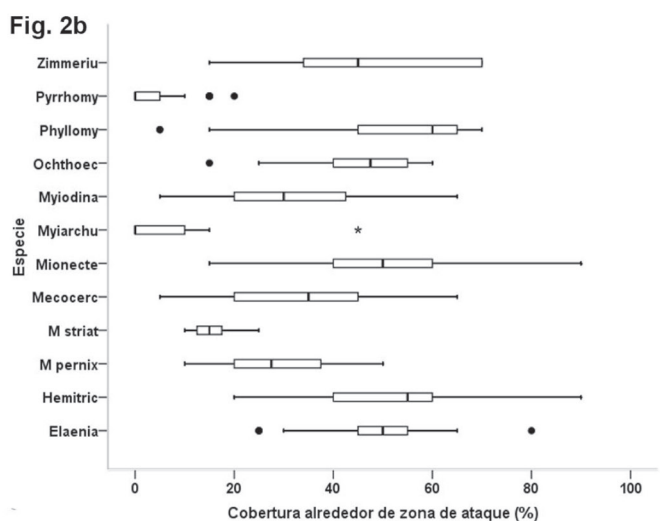
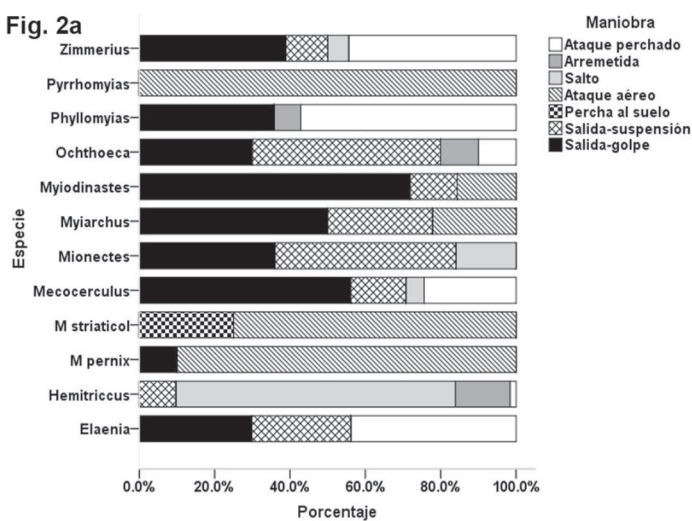
ataques al interior de bosque. Incluso, obtuve otra importante proporción de los ataques de *O. diadema* en claros al interior de bosque (20.00%). Otros hábitats usados con frecuencia por las aves fueron: claros de bosque, usados por *E. frantzii* (19.30%), *M. pernix* (20.00%) y *M. chrysocephalus* (34.40%); el interior de bosque, por *P. nigrocapillus* (16.70%); los rastrojos altos y densos, por *M. striaticollis* (30.00%) y *M. leucophrys* (31.72%); las plantaciones de árboles foráneos, por *M. leucophrys* (19.50%).

Encontré algunas relaciones entre el tamaño de las aves, sus estrategias de búsqueda y algunas variables del micro-hábitat de forrajeo. En primer lugar, encontré que la distancia y el ángulo de las salidas al vuelo mantienen una relación inversa ( $\rho$  de Spearman = -0.45,  $P < 0.001$ ), y que la distancia de las mismas incrementa conforme aumenta la longitud de la especie ( $\rho$  de Spearman = 0.88,  $P < 0.0001$ ). En segundo lugar, observé que las especies más grandes presentan mayores tiempos de búsqueda ( $\rho$  de Spearman = 0.71,  $P = 0.009$ ) y menores tasas de movimiento ( $\rho$  de Spearman = -0.64,  $P = 0.02$ ), además de exhibir una tendencia a forrajear en zonas con menor cobertura de vegetación ( $\rho$  de Spearman = -0.587,  $P = 0.045$ ). Además, observé que la cobertura alrededor de la zona de ataque se correlacionó con el número total de movimientos efectuados durante la búsqueda de presas ( $\rho$  de Spearman = 0.62,  $P = 0.03$ ).

El análisis de componentes principales (ACP) y el análisis cluster permitieron determinar el patrón de agrupamiento de los atrapamoscas en un espacio multivariado, y mostró que la organización de las especies en el ensamble varía de acuerdo a las variables empleadas. Los tres primeros componentes explicaron el 71.36% de la variación de los datos, y añadiendo el cuarto componente se explicó el 80.58%. El valor propio del primer

componente fue 7.05, del segundo 2.72, del tercero 1.64 y del cuarto 1.47. 12 variables arrojaron altos valores de correlación con el primer componente: porcentajes de uso del ataque aéreo (0.81), de la percha al suelo (0.59) y de la arremetida (0.63); la altura de la percha (0.64), la distancia de esta al dosel (-0.62) y la cobertura vegetal de la zona de ataque (-0.85); la distancia (0.83) y el ángulo (-0.78) de salidas al vuelo y la posición horizontal del ave (0.90); el tiempo de búsqueda (0.57) y la tasa de movimiento (-0.76). El segundo componente se correlacionó con el porcentaje de uso de salidas al vuelo-golpe (0.80) y la diversidad de maniobras de ataque (-0.71), mientras el tercero se correlacionó con el porcentaje de las maniobras salida al vuelo-sostenido (0.73) y ataque perchado (0.61).

La organización del ensamble en el espacio de los dos primeros componentes reveló cuatro grupos, principalmente segregados por la tasa de movimientos durante la búsqueda, las maniobras usadas y la posición de la zona de ataque (Figura 4a). Los dos primeros grupos los conformaron los depredadores sedentarios, con *M. tuberculifer* y *M. chrysocephalus* agrupados debido al uso de perchas muy altas y la mayor diversidad de maniobras que el segundo grupo, conformado por *M. pernix*, *M. striaticollis* y *P. cinnamomeus* (Figura 4a). Estas últimas tres utilizaron principalmente una estrategia de ataque y efectuaron salidas con ángulos más pronunciados. Los otros dos grupos los conformaron los depredadores activos e intermedios (Figura 4a). El primero reunió a *E. frantzii*, *Z. chrysops*, *P. nigrocapillus*, *M. leucophrys*, *M. olivaceus* y *O. diadema*; las dos primeras especies se encontraron más cercanas entre sí, ya que combinan el ataque perchado con otras maniobras variadas y suelen ubicarse cercanos al dosel en estratos verticales medio y alto (Figura 4a). *P. nigrocapillus* utilizó primordialmente el ataque perchado, y su cercanía



**FIGURA 2:** Perfiles de forrajeo de 12 especies de atrapamoscas en la cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta. a: porcentaje de uso de siete maniobras de ataque para cada una de las especies; b: variación en el porcentaje de cobertura de la vegetación alrededor de la zona de ataque usada por cada especie.

**FIGURE 2:** Foraging profiles for 12 Tyrant-flycatcher species in the San Lorenzo ridge, Santa Marta Mountains. a: proportional use of seven attack maneuvers for each species; b: variation in vegetation cover surrounding attacking perch used by each species.

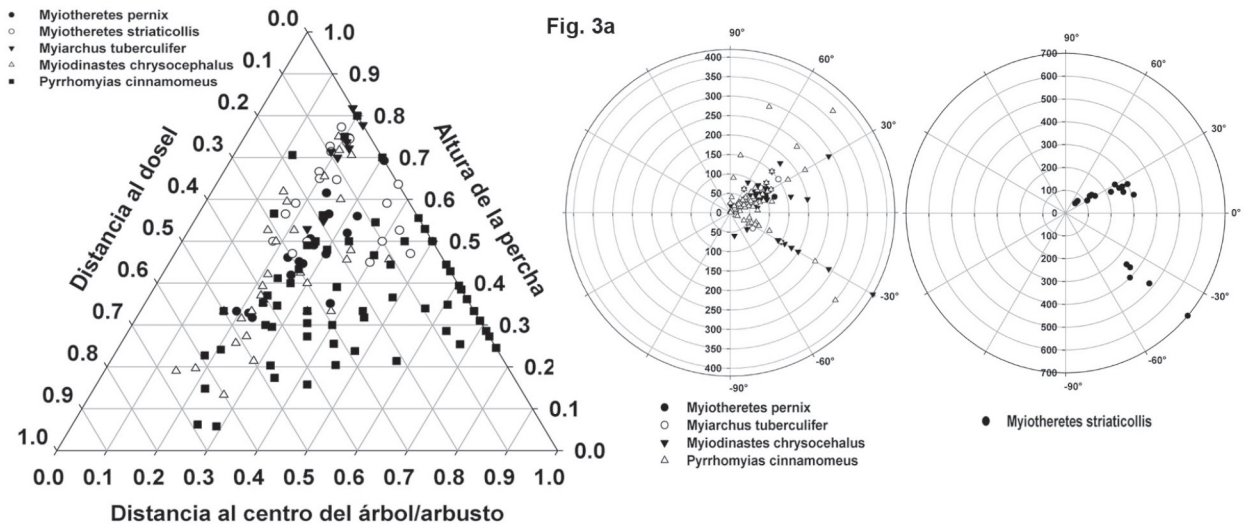


Fig. 3a

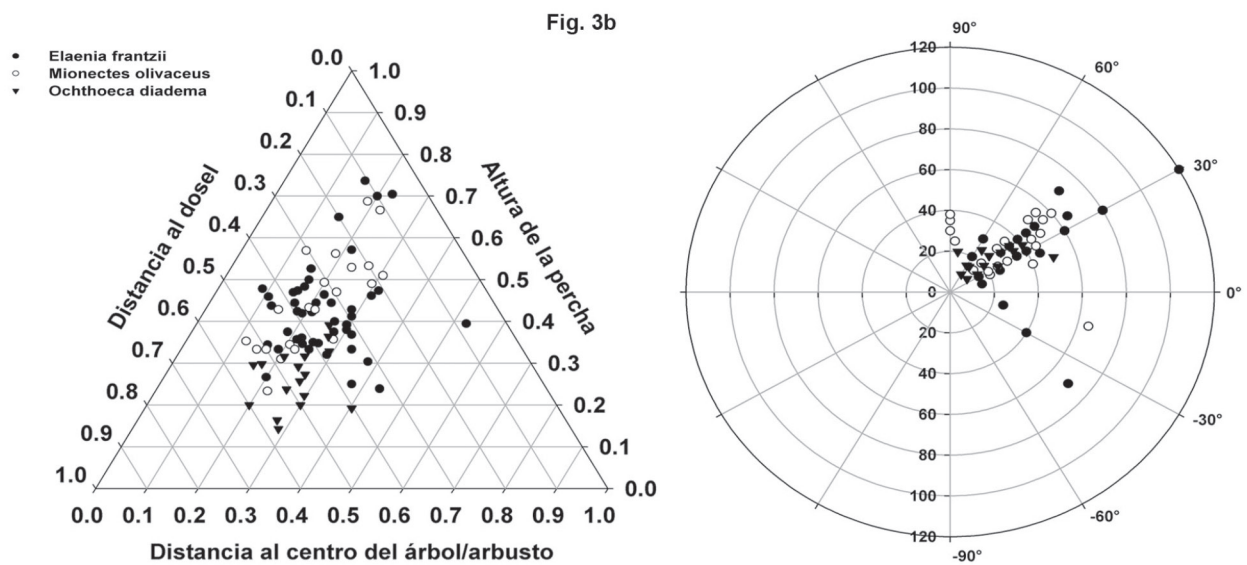


Fig. 3b

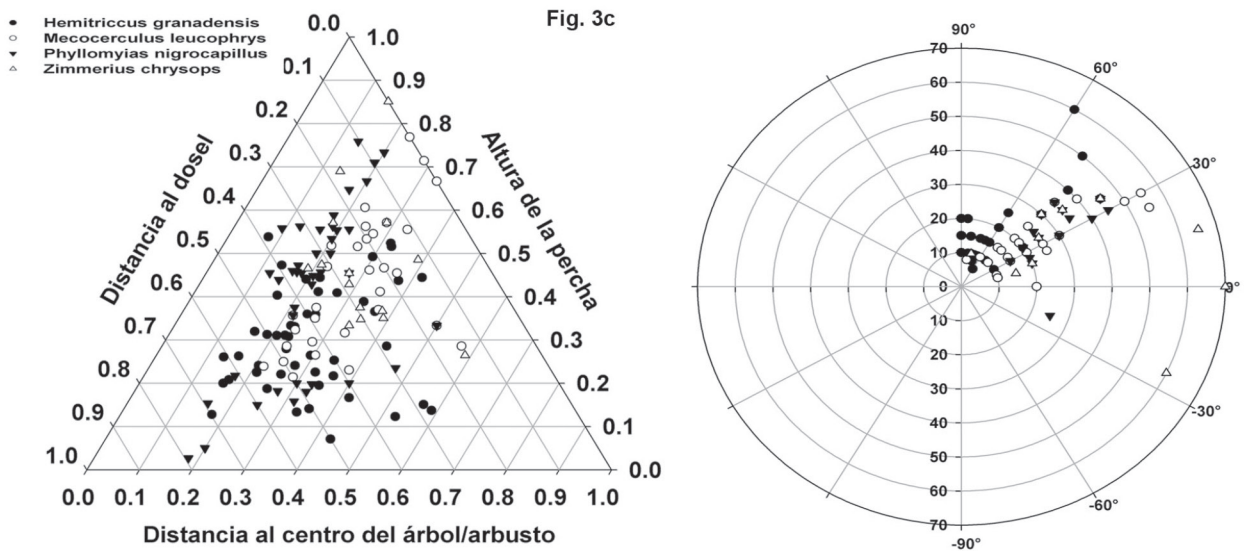


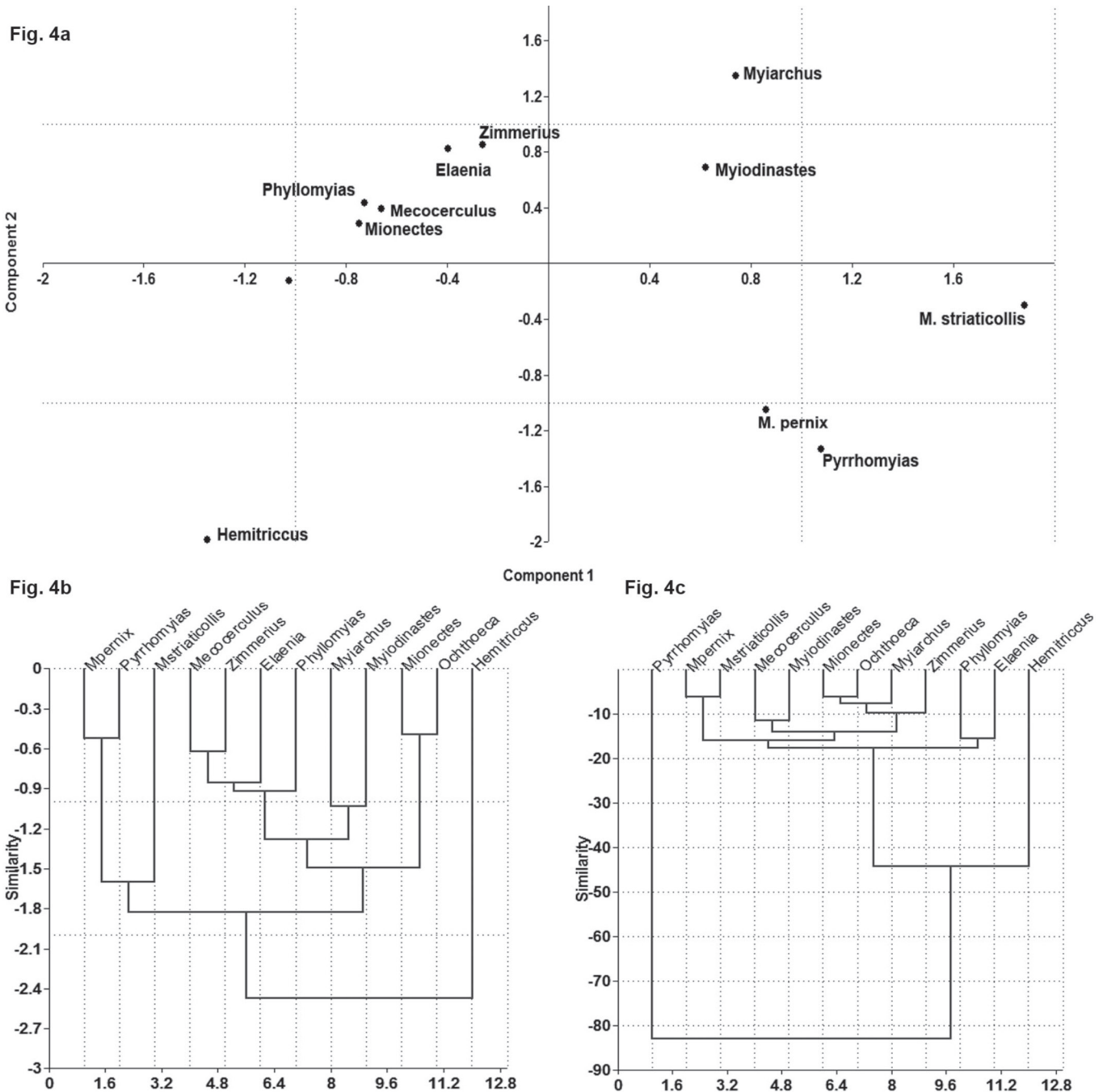
Fig. 3c

**FIGURA 3:** Perfiles de forrajeo de 12 especies de atrapamoscas en la cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta. Los gráficos ternarios fueron construidos a partir de proporciones normalizadas (de 0 a 1) de tres variables relacionadas a la posición de la percha de ataque; los gráficos polares ilustran el ángulo y distancia de salidas al vuelo y saltos. a: grupo de los depredadores sedentarios. *Myiotheretes striaticollis* se separó por diferencias de escala; b: depredadores intermedios; c: depredadores activos.

**FIGURE 3:** Foraging profiles for 12 Tyrant-flycatcher species in the San Lorenzo ridge, Santa Marta Mountains. Ternary plots were obtained from normal proportions (from 0 to 1) of three variables related to attacking perch position; polar plots depict values related with sallying. a: sedentary predators. *Myiotheretes striaticollis* was separated due to scale differences; b: intermediary predators; c: active predators.

a *M. leucophrys* se relacionó a su alta actividad durante la búsqueda de presas (Figura 4a). *O. diadema* y *M. olivaceus*, ambos depredadores intermedios, se agruparon debido al uso común de zonas con alta cobertura vegetal, forrajeando más cerca del centro de los árboles (o arbustos) (Figura 4a). Finalmente, *H. granadensis* se aisló en el tercer grupo, puesto que se trató de un ave muy activa durante la búsqueda,

y que como estrategia de ataque utilizó primordialmente saltos cortos y de ángulos pronunciados dirigidos al envés de las hojas (Figura 4a). La disposición de las especies en el espacio del componente 1 y 3 varió ligeramente, aunque evidenció un patrón: los depredadores sedentarios se aislaron de los demás, y nuevamente *O. diadema* y *M. olivaceus* se agruparon y *H. granadensis* permaneció aislado.



**FIGURA 4:** Organización del ensamble de atrapamoscas de la cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta, a partir de análisis multivariados. a: ACP mostrando la posición de las 12 especies en un espacio multidimensional compuesto por los dos primeros componentes; b: análisis cluster de las 12 especies a partir de distancias euclidianas estimadas con las coordenadas de cada especie en los tres primeros componentes; c: análisis cluster de las especies a partir de la información de maniobras de ataque.

**FIGURE 4:** Organization of the Tyrant-flycatcher assembly in the San Lorenzo ridge, Santa Marta Mountains, from multivariate analysis. a: PCA depicting positions of 12 species of Tyrant-flycatchers in the multidimensional space of the two first components; b: cluster analysis of the 12 Tyrant-flycatcher species using Euclidean distances estimated from the scores of the first three components; c: cluster analysis constructed from attacking maneuvers.

Al agrupar los atrapamoscas por medio de los puntajes de cada uno en los tres componentes, observé que a excepción de *M. tuberculifer* y *M. chrysocephalus*, la conformación de los grupos fue similar a la observada en el ACP (Figura 4b). Fue notorio que la influencia del comportamiento de búsqueda en el agrupamiento no fue alta, pero si la del tipo de maniobras utilizadas por las aves. Nuevamente *H. granadensis* se aisló de los demás, y *M. olivaceus* y *O. diadema* se encontraron asociadas; de igual forma, *P. cinnamomeus* se agrupó con los dos *Myiotheretes*, y *E. frantzii*, *M. leucophrys*, *P. nigrocapillus* y *Z. chrysops* conformaron otro grupo (Figura 4b). A pesar de la alta influencia de las maniobras de ataque en la organización de este dendrograma, fue notoria la diferencia con la topología del dendrograma realizado únicamente con las conductas de ataque (Figura 4c). Si bien *H. granadensis* permaneció aislado y *M. olivaceus* se unió nuevamente a *O. diadema*, *M. tuberculifer* y *M. chrysocephalus* se asociaron a otras especies, y *P. cinnamomeus* resultó unirse basalmente a las 11 especies restantes (Figura 4c).

## DISCUSIÓN

Independientemente de la variación temporal en la abundancia del alimento y los cambios en el ciclo anual de las 12 especies estudiadas, este trabajo indica que los atrapamoscas de la cuchilla de San Lorenzo evidenciaron además de segregación altitudinal, segregación ecológica y comportamental, justificadas por las diferencias en el micro-hábitat y las estrategias de forrajeo. No obstante la similitud en el comportamiento de búsqueda de las cinco especies catalogadas como depredadores sedentarios, solo *M. tuberculifer* y *M. chrysocephalus* se asociaron a cafetales con sombra y bosques sub-andinos entre los 1800 y 2200 m de elevación, y exhibieron un uso equitativo de tres o más estrategias de ataque; en cambio, las especies del género *Myiotheretes* (*M. pernix* y *M. striaticollis*), si bien presentan un tamaño corporal similar a las dos anteriores, nunca se registraron por debajo de los 2400 m, se asociaron principalmente a rastrojos y bosques andinos y mostraron una conducta estereotipada para capturar las presas; en el caso de *P. cinnamomeus*, que también presentó un comportamiento de ataque restringido y cuyo rango altitudinal se traslapo con los otros cuatro atrapamoscas, fue la única ave del grupo de tamaño corporal reducido. Respecto a los depredadores intermedios, *E. frantzii* resultó ser una especie de comportamiento flexible que incluyó frutos en su dieta, asociada a distintos hábitats, pero con una tendencia a atacar perchada en estratos altos; *M. olivaceus* y *O. diadema*, si bien estuvieron agrupados en todos los análisis y se asociaron a los bordes e interior de bosque secundario, se segregaron altitudinalmente, y se diferenciaron por su ubicación dentro de la vegetación y el tipo de sustratos atacados (frecuente consumo de frutos

por parte de *M. olivaceus*). Los depredadores activos fueron los más disímiles entre sí, e independientemente del rango altitudinal, mostraron importantes diferencias en el hábitat y micro-hábitat usados y en las maniobras de forrajeo; las dos especies más cercanas, *P. nigrocapillus* y *Z. chrysops*, se segregaron altitudinalmente.

## Limitaciones del estudio

Los perfiles de forrajeo descritos aquí y la cuantificación del comportamiento proveen una visión más precisa sobre la ecología del ensamble de atrapamoscas de San Lorenzo, aunque algunas limitaciones del estudio sugieren prudencia para inferir relaciones evolutivas o relaciones ecológicas a una mayor escala espacial o temporal. Estas limitaciones deben ser justificadas.

Una primera limitante del estudio fue la no inclusión de *E. chiriquensis*, *E. flavogaster*, *Z. improbus*, *P. mystaceus* y *A. spadicus* en los análisis, cuya información podría haber influido en los patrones de organización observados en el ensamble. Su ausencia se debió al reducido número de registros, insuficientes para caracterizar su comportamiento. Y aunque esto pudo asociarse a su baja detectabilidad, la escasez de detecciones visuales y auditivas durante los ocho meses por encima de los 1800 m de altitud, sugiere que estas aves se asociaron más a hábitats sub-andinos e incluso sub-tropicales. De cualquier forma, la semejanza entre estas especies y algunos de los taxones estudiados aquí reduce las posibilidades de un cambio dramático en la conformación de los grupos obtenidos. Ante su eventual inclusión, es probable que tales semejanzas hubiesen impedido la conformación de grupos adicionales, dadas las tendencias conservativas en el nicho (para información sobre comportamiento de forrajeo de estas especies ver Fitzpatrick 1980, Traylor y Fitzpatrick 1981, Cintra 1997, Fitzpatrick 2004).

Una segunda limitante de este trabajo fue la baja representatividad de los registros de ataque de *M. olivaceus*, *M. tuberculifer*, *O. diadema* y *Z. chrysops*, ya que en ninguno de los casos obtuve más de 20 observaciones. Estas muestras reducidas fueron probablemente la causa de que los contrastes múltiples de Kruskal-Wallis no las asociaran a los grupos establecidos a partir del comportamiento de búsqueda. El tamaño de muestra de los *Myiotheretes* también fue limitado, pero su conducta estereotipada y predecible causó que los estimadores indicaran alta representatividad con apenas 20 observaciones. Si bien el esfuerzo mínimo recomendado puede encontrarse entre las 40 y 500 muestras (Petit *et al.* 1990), el tamaño de muestra apropiado es relativo a cada especie y depende de la heterogeneidad en las conductas que cada ave exhibe (ver Brennan y Morrison 1990). Los datos de los *Myiotheretes* y de *M. leucophrys*, *M. chrysocephalus* y *P. nigrocapillus* soportan este argumento.

Finalmente, la reducida escala temporal del estudio y la imposibilidad de asegurar la independencia de las observaciones serían otras limitaciones. Si bien es sabido que solo estudios a largo plazo permiten identificar y discriminar la influencia de la variación de los recursos en los patrones comportamentales que puedan observarse (Ford *et al.* 1990, Wiens 1997), se puede considerar que un estudio corto aportará información confiable y precisa mientras sus conclusiones se limiten a la realidad espacio-temporal del mismo (Wiens 1997). En cuanto a la independencia de observaciones, debe resaltarse que el diseño del estudio procuró eliminar la dependencia espacial y temporal al máximo, pese a no contar con un sistema para reconocer a cada individuo (*e.g.*, anillos de colores). De hecho, las restricciones impuestas en la metodología fueron la causa del bajo número de observaciones en algunas especies (*e.g.*, *M. tuberculifer* y *Z. chrysops*), ya que impedían utilizar más de una observación de ataque por secuencia o coleccionar datos en un mismo lugar durante el mismo mes (ver Bell *et al.* 1990, Hejl *et al.* 1990).

### Comportamiento de forrajeo y organización del ensamble

Encontré que las 12 especies se segregan en un gradiente comportamental de acuerdo a sus estrategias de búsqueda y la heterogeneidad en sus hábitos de forrajeo. Los tiempos de búsqueda y la tasa de movimientos de cada taxón los situó en un continuo entre depredadores sedentarios y activos, ubicando algunos de estos entre ambos extremos (ver Holmes y Recher 1986, MacLaughlin 1989). Con la notoria excepción de *P. cinnamomeus*, la condición de depredador sedentario se relacionó con un mayor tamaño corporal (ver Traylor y Fitzpatrick 1981), observando que los atrapamoscas de mayor talla en San Lorenzo suelen moverse poco o nada durante la búsqueda de presas; también observé que utilizan perchas altas y expuestas independiente del hábitat, suelen emplear pocas maniobras de ataque, realizan salidas al vuelo largas y de ángulos poco pronunciados, y usualmente regresan a la misma percha tras una salida al vuelo (ver Sherry 1984). El hábito de búsqueda activa se relacionó con aves de tamaño reducido, altas tasas de movimiento y tiempos de búsqueda variables, pero en general cortos; el uso de distintos sustratos y perchas varió, aunque hubo una tendencia a utilizar pocas maniobras de ataque de forma frecuente. Finalmente, algunas de las especies fueron categorizadas como depredadores intermedios, cuya búsqueda de presas se caracterizó por saltos y vuelos cortos pausados, el uso de perchas menos expuestas y una mayor flexibilidad en el uso de conductas de ataque.

En general, las aves de ambos extremos del gradiente de comportamiento de búsqueda se restringieron en la conducta de ataque, pero no en el hábitat y micro-hábitat

de forrajeo; contrariamente, los depredadores intermedios usaron una mayor variedad de ataques, pero no necesariamente de micro-hábitats. Esto confirmó mi hipótesis de que los depredadores que exhiben una estrategia de ataque estereotipada suelen ubicarse en ambos extremos del gradiente de tipo de búsqueda, pero no así los buscadores intermedios, que muestran cierto oportunismo en las conductas de ataque. No obstante, la hipótesis que sostenía que los buscadores intermedios exhibían una mayor variación en variables de micro-hábitat fue rechazada, ya que *M. olivaceus* y *O. diadema* presentaron una llamativa asociación con la porción interna de ramas a media altura en árboles o arbustos en bordes o interior de bosque.

Observé que el grupo de los atrapamoscas sedentarios fue relativamente homogéneo en su comportamiento, restringiéndose a capturar presas en vuelo en zonas muy expuestas, especialmente el grupo conformado por *M. pernix*, *M. striaticollis* y *P. cinnamomeus*. Este comportamiento es típico de especies que explotan recursos alimenticios de distribución irregular en tiempo y espacio, realizando búsquedas durante largos períodos de tiempo en un área restringida sin mayor esfuerzo y sin cambiar de percha tras sucesivos intentos (Traylor y Fitzpatrick 1981, Sherry 1984). Estas aves tienden a incluir diversas presas en su dieta, siendo notorio el incremento de su talla conforme el tamaño del ave aumenta, y tratándose por lo general de insectos sociales, como Himenópteros (Formicidae, Apoidea) y Odonátos (Sherry 1984). Mis observaciones de *P. cinnamomeus* concordaron con las descripciones de otros autores, que lo consideran un especialista en la maniobra de ataque aéreo, lo que se contrapone a su relativa flexibilidad para emplear distintos hábitats de forrajeo (Fitzpatrick 1980, Sherry 1984). No solo noté que podía emplear distintas perchas, sino que fue la especie que ocupó el rango altitudinal más amplio. Ello podría ser causa de un intensivo uso de pequeños insectos sociales, un recurso variable en el tiempo y cuya presencia determina, más que cualquier variable de micro-hábitat, la presencia de la especie (Traylor y Fitzpatrick 1981, Sherry 1984, Fitzpatrick 2004). Por otra parte, mis observaciones de los dos *Myiotheretes* contrastaron con la información disponible, que catalogan a estas aves como forrajeadores del suelo y generalistas de los bosques alto-andinos (Traylor y Fitzpatrick 1981, Fitzpatrick 2004); no obstante su relación con bosques por encima de los 2400 m de elevación en San Lorenzo, mis datos indican que durante el período de estudio se comportaron como aves estereotipadas que emplearon principalmente ataques aéreos, y eventualmente, salidas al suelo para tomar Coleópteros de gran tamaño. Aunque los estimadores asociados a las curvas de saturación revelaron un muestreo representativo en ambas especies, un estudio a largo plazo permitirá determinar si los resultados que obtuve fueron consecuencia de una restricción temporal en las dimensiones del nicho estudiadas.

*M. tuberculifer* y *M. chrysocephalus* también fueron parte de los depredadores sedentarios, y se segregaron altitudinalmente de los *Myiotheretes*. Su frecuente uso de salidas al vuelo, el uso de hojas como sustratos de ataque, y sus escasos regresos a la misma percha causaron su aislamiento en el espacio multivariado del grupo formado por los *Myiotheretes* y *P. cinnamomeus*. La información disponible de estas dos especies se asemeja a lo observado en este estudio: ambos suelen usar salidas largas y de ángulos poco pronunciados a la vegetación circundante, usando golpes o vuelos cernidos para tomar a sus presas (Fitzpatrick 1980, Traylor y Fitzpatrick 1981). Si bien algunos estudios cortos han mostrado un amplio uso del ataque perchado en miembros de *Myiarchus* (Cintra 1997) o de ataques aéreos en *Myiodinastes* (Gabriel y Pizo 2005), esto solo demuestra que la ubicación geográfica y la duración del muestreo imponen serios desafíos para interpretar correctamente la relación entre atrapamoscas sintópicos. Es probable que la dimensión del nicho evaluada aquí para estas especies presente mayor traslape con otros depredadores sedentarios de zonas más bajas, como *Tyrannus melancholicus* o *Myiozetetes cayanensis*.

Exceptuando a *H. granadensis*, tanto depredadores intermedios como activos se mezclaron en el espacio multidimensional evaluado por el ACP, debido a la amplia variación en las variables de micro-hábitat evaluadas. *H. granadensis* se comportó como un depredador activo, exhibiendo una alta tasa de movimientos, forrajeando en ramas bajas pocas expuestas y lejanas del dosel, y usualmente atacando el envés de pequeñas hojas mediante saltos con ángulos amplios. Tal conducta no solo es típica de miembros de *Hemitriccus*, sino de otros grupos como *Lophotriccus*, *Athalotriccus*, *Poecilotriccus*, *Todirostrum* y demás géneros afines (Fitzpatrick 1980, Traylor y Fitzpatrick 1981, Fitzpatrick 2004). Este comportamiento estereotipado parece asociarse a dietas más restringidas y a presas que suelen esconderse en el envés de las hojas, como Arácnidos, larvas de Lepidópteros, Homópteros y algunos Ortópteros (Sherry 1984). El nicho de esta ave parece no traslaparse con ningún miembro del ensamble, y es probable que su asociación a los bosques montanos en San Lorenzo sea producto de segregación altitudinal con otras especies que emplean las mismas estrategias y que se asocian con bosques sub-andinos y sub-tropicales: *P. mystaceus*, *Todirostrum cinereum* y *Poecilotriccus sylvia*.

De los otros depredadores activos, *M. leucophrys* mostró cierta tolerancia a los cambios en la vegetación original, forrajeando incluso en plantaciones de especies exóticas. Estas aves exhibieron altas tasas de búsqueda y el uso de distintas maniobras y sustratos, aunque con una tendencia a usar salidas al vuelo y ataques perchados, como muchos miembros de la sub-familia Elaeninae (Traylor y Fitzpatrick 1981, Fitzpatrick 2004). Su cercanía en el espacio multivariado a *P. nigrocapillus* y *Z. chrysops* se relacionó con una elevada tasa de movimientos y breves períodos de búsqueda.

Sin embargo, el variado uso de sustratos y alturas de percha, y su clara asociación con las partes más altas de la cuchilla de San Lorenzo causaron su aislamiento de los otros miembros de Elaeninae. Respecto a *P. nigrocapillus* y *Z. chrysops*, encontré bastante semejanza entre mis observaciones y la información de otros autores, que describen a estos atrapamoscas forrajeando en perchas relativamente altas, consumiendo frutos durante ciertos períodos y empleando regularmente el ataque perchado (Fitzpatrick 1980). La segregación altitudinal entre ambos taxones fue evidente. En el caso de *Z. chrysops*, será necesario un muestreo enfocado en zonas más bajas de la cuchilla para caracterizar con mayor precisión su comportamiento de forrajeo.

*E. frantzii*, *M. olivaceus* y *O. diadema* no mostraron un comportamiento de búsqueda que permitiera definirlos como depredadores activos o sedentarios, y su considerable traslape con los depredadores activos en el espacio multidimensional confirmó su condición de “intermedios”. Al igual que otros congéneres y miembros de Elaeninae, *E. frantzii* consumió frutos, forrajeó en distintos hábitats y utilizó diferentes maniobras de forma equitativa, aunque utilizó el ataque perchado y la salida al vuelo-suspensión con regularidad (Fitzpatrick 1980, Traylor y Fitzpatrick 1981). Como en otros estudios, *M. olivaceus* consumió frutos con frecuencia, usó principalmente las salidas al vuelo-suspensión, y se ubicó en bordes y al interior de fragmentos de bosque secundario (Fitzpatrick 1980, Traylor y Fitzpatrick 1981, Fitzpatrick 2004). Por su parte, *O. diadema* también empleó la salida al vuelo-suspensión y otras tres maniobras, siempre cerca al suelo, como es típico en el género *Ochthoeca* (Fitzpatrick 1980, Traylor y Fitzpatrick 1981, Fitzpatrick 2004). Además de su constante forrajeo en perchas próximas al suelo, su asociación con el interior de parches de bosque o claros al interior de los mismos fueron las causas de su segregación de *M. olivaceus* en el espacio multivariado. Su uso frecuente de claros sería consecuencia de la fuerte atracción por parte de los artrópodos a la vegetación en regeneración (Sherry 1984, Fitzpatrick 2004).

A partir de la dimensión del nicho evaluada, observé que con pocas excepciones, las especies cercanamente emparentadas tendieron a agruparse entre sí (ver Ohlson et al. 2008). *E. frantzii*, *M. leucophrys*, *P. nigrocapillus* y *Z. chrysops* siempre se ubicaron en la misma región del espacio multivariado del ACP, tanto en el espacio de los dos primeros componentes como en el del primero y el tercero. Incluso, estas cuatro especies conformaron un clado en el dendrograma construido con las coordenadas de los tres primeros componentes. Tres de los cuatro miembros de Fluvicolinae (*M. pernix*, *M. striaticollis* y *P. cinnamomeus*) también se agruparon en el ACP y conformaron un clado en el dendrograma. La razón por la cual *M. pernix* se agrupó con *P. cinnamomeus* y no con *M. striaticollis* fue la mayor similitud entre estas dos en las maniobras de ataque utilizadas y distancias de vuelo; *M. striaticollis* empleó con

relativa frecuencia la estrategia ataque desde percha al suelo, y las largas distancias de estas salidas al suelo causaron su distanciamiento de *M. pernix*. Otras dos especies que evidenciaron similitud ecológica fueron *M. tuberculifer* y *M. chrysocephalus*, las cuales son parte de dos grupos hermanos, Myiarchinae y Tyranninae (Ohlson *et al.* 2008).

Contrario a las especies anteriores, los atrapamoscas cuya similitud ecológica no se correspondió con sus relaciones filogenéticas fueron *H. granadensis*, *M. olivaceus* y *O. diadema*. Pese a ser parte de Pipromorphinae (ver Ohlson *et al.* 2008), *H. granadensis* y *M. olivaceus* permanecieron aislados en todos los análisis por las diferencias ya expuestas; la única similitud posible entre ambas sería el uso de perchas relativamente cubiertas en vegetación densa y enmarañada. *O. diadema*, que se aisló de los otros miembros de Fluvicolinae, emplea estrategias de forrajeo completamente distintas de las otras tres especies, razón por la cual nunca se agrupó con estas. La justificación de su aislamiento es sin duda la amplia variedad de hábitos en esta sub-familia, con seguridad la más diversa de los atrapamoscas en términos ecológicos (Traylor y Fitzpatrick 1981, Fitzpatrick 2004).

A la luz de las variables cuantificadas, es probable que una tendencia conservativa en el nicho (ver Harvey y Pagel 1991) sea la causa de las similitudes ecológicas entre las especies más emparentadas del ensamble de atrapamoscas en la cuchilla de San Lorenzo. Algunas de estas especies se segregaron altitudinalmente, pero otras, se diferenciaron en un espacio multidimensional asociado al micro-hábitat de forrajeo y las conductas de alimentación. Lo anterior podría estar relacionado estrechamente con el tipo de presas consumidas y las limitaciones que la morfología impone sobre las especies (Sherry 1984, Sherry 1990, Kramer 2001). Si este es el caso, es probable que la competencia haya sido y continúe siendo una fuerza importante en la organización del ensamble, al menos en aquellas especies cercanamente emparentadas (ver Kraft *et al.* 2007). No obstante, también encontré una alta similitud entre especies de distintas sub-familias, como *M. tuberculifer* y *M. chrysocephalus* con las dos especies de *Myiotheretes*. Es probable que la coexistencia de estas aves de tamaños y conductas similares no solo esté mediada por la segregación altitudinal, sino por diferencias en el tipo de ítems que consumen debido a las limitaciones asociadas a su morfología o comportamiento (Sherry 1984). Es probable, como en este caso, que los filtros ambientales también hayan desempeñado un papel en la conformación del ensamble (ver Kraft *et al.* 2007).

Pese a presentar información valiosa sobre la ecología de estos atrapamoscas e inferir la estructura del ensamble en San Lorenzo a partir del comportamiento, considero que algunos de los aspectos discutidos en el párrafo anterior solo pueden ser confirmados al contar con información morfológica; un análisis conjunto de datos morfológicos y conductuales permitirá obtener una visión

más sólida del ensamble. En este estudio demostré que el patrón de organización de las especies cambia dependiendo del conjunto de datos evaluados, tal como indicaron los dos dendrogramas construidos. Por ende, es recomendable probar si los datos morfológicos se corresponden con la información comportamental, y si la inclusión de los mismos arroja un patrón semejante al obtenido en este trabajo. De este modo, será posible determinar si el uso de datos fenotípicos es adecuado para representar la estructura ecológica de una comunidad, tal y como los estudios de relaciones filogenéticas en comunidades lo han realizado (*e.g.*, Gómez *et al.* 2010).

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Fundación ProAves por las facilidades y acomodación en la reserva. Agradezco a Humberto Álvarez-López por su gentileza y colaboración en el proceso de obtener referencias clave para la realización de este documento. A Nick Bayly y Sandra Escudero, quienes realizaron comentarios a versiones iniciales del manuscrito, y a un revisor anónimo por las sugerencias para la mejora del mismo.

## REFERENCIAS

- Alatalo, R. V. y J. Moreno (1987).** Body size, interspecific interaction, and use of foraging sites in Tits (Paridae). *Ecology*, 68:1773-1777.
- Altmann, J. (1974).** Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 44:227-265.
- Bell, G. W.; Hejl, S. J. y Verner, J. (1990).** Proportional use of substrates for foraging birds: Model considerations on first sightings and subsequent observations, p. 161-165. En: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl Jr. (Eds.). *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Brennan, L. A. y Morrison, M. L. (1990).** Influence of sample size on interpretations of foraging patterns by Chestnut-backed Chickadees, p. 187-192. En: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl Jr. (Eds.). *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Brown, C. E. (1998).** *Applied multivariate statistics in Geohydrology and related sciences*. Berlin: Springer-Verlag.
- Cody, M. L. (1974).** *Competition and the structure of bird communities*. Princeton: Princeton University Press.
- Colwell, R. K. (2005).** EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Ver. 7.5.0. URL permanente <purl.oclc.org/estimates>.
- Conell, J. H. (1978).** Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, 199:1302-1310.
- Croxall, J. P. y Prince, P. A. (1980).** Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol. J. Linn. Soc.*, 14:103-131.
- Diamond, J. M. (1978).** Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *Am. Sci.*, 66:322-331.
- 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. *Ornithol. Monographs*, 36:447-470.
- Fitzpatrick, J. W. (2004).** Family Tyrannidae (Tyrant-Flycatchers), p. 170-462. En: J. del Hoyo, A. Elliot y D. A. Christie (Eds.).

- Handbook of the birds of the world, Cotingas to Pipits and Wagtails, v. 9. Barcelona: Lynx Edicions.
- Ford, H. A.; Huddy, L. y Bell, H. (1990).** Seasonal changes in foraging behavior of three passerines in Australian eucalyptus woodland, p. 245-253. En: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl Jr. (Eds.). Avian foraging: theory, methodology, and applications. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Franco A. M. y Bravo, G. (2005).** Áreas importantes para la conservación de las aves en Colombia, p. 117-281. En: K. Boyla y A. Estrada (Eds.). Áreas de importancia para la conservación de las aves en los andes tropicales: Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. Quito: BirdLife International (Serie de conservación de BirdLife No. 14).
- Gómez, J. P.; Bravo, G. A.; Brumfield, R. T.; Tello, J. G. y Cadena, C. D. (2010).** A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and hábitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *J. Anim. Ecol.*, 79:1181-1192.
- Gotelli, N. J. y Ellison, A. M. (2004).** *A primer of ecological statistics*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- Graham, C. H.; Parra, J. L.; Rahbek, C. y McGuire, J. A. (2009).** Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *P. Natl. Acad. Sci. - Biol.*, 106:19673-19678.
- Harrison, C. S.; Hida, T. S. y Seki, M. P. (1983).** Hawaiian seabird feeding ecology. *Wildlife Monogr.*, 47:1-70.
- Harvey, P. H. y Pagel, M. D. (1991).** *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Hejl, S. J.; Verner, J. y Bell, G. W. (1990).** Sequential versus initial observations in studies of avian foraging, p. 166-173. En: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl Jr. (Eds.). Avian foraging: theory, methodology, and applications. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Holmes, R. T. y Recher, H. F. (1986).** Search tactics of insectivorous birds foraging in Australian eucalypt forest. *Auk*, 103:515-530.
- Hubbell, S. P. (1997).** A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral reefs*, 16-Suppl.: S9-S21.
- Huston, M. (1979).** A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.*, 113:81-101.
- Hutchinson, G. E. (1957).** Concluding remarks. *Cold spring Harbor Symposium on quantitative biology*, 22:415-427.
- Johnson, M. T. J. y Stinchcombe, J. R. (2007)** An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol. Evol.*, 22:251-256.
- Kraft, N. J. B.; Cornwell, W. K.; Webb, C. O. y Ackerly, D. D. (2007).** Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *Am. Nat.*, 170:271-283.
- Kramer, D. L. (2001).** Foraging Behavior, p. 232-237. En: C. W. Fox, D. A. Roff y D. J. Fairbairn (Eds.). *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. New York: Oxford University Press.
- Krebs, C. (1989).** *Ecological Methodology*. New York: Harper Collins Publishers.
- Lack, D. (1947).** *Darwin's Finches*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lack, D. (1971)** *Ecological isolation in birds*. Cambridge: Harvard University Press.
- Lovette, I. y Hochachka, W. (2006)** Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology*, 87: S14-S28.
- Mac Arthur, R. H. (1958).** Population ecology of some warblers in northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39:599-619.
- Mac Arthur, R. H. (1972).** *Geographical Ecology*. New York: Harper & Row.
- McLaughlin, R. L. (1989).** Search modes of birds and lizards: Evidence for alternative movement patterns. *Am. Nat.*, 133:654-670.
- Miles, D. B. (1990).** A comparison of three multivariate statistical techniques for the analysis of avian foraging data, p. 295-308. En: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl Jr. (Eds.). Avian foraging: theory, methodology, and applications. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Morse, D. H. (1968).** A quantitative study of foraging male and female spruce woods-warblers. *Ecology*, 49:779-784.
- Morse, D. H. (1980).** Foraging and coexistence of spruce woods-warblers. *Living Bird*, 18:7-25.
- Noon, B. R. y Block, W. M. (1990).** Analytical considerations for study design, p. 126-133. En: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl Jr. (Eds.). Avian foraging: theory, methodology, and applications. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Noske, R. A. (1979).** Co-existence of three species of treecreepers in northeastern New South Wales. *Emu*, 79:120-128.
- Ohlson, J.; Fjeldså, J. y Ericson, P. G. P. (2008).** Tyrant flycatchers coming out in the open: phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zool. Scr.*, 37:315-335.
- Petit, L. J.; Petit, D. R. y Smith, K. G. (1990).** Precision, confidence and sample size in the quantification of avian foraging behavior, p. 193-198. En: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl Jr. (Eds.). Avian foraging: theory, methodology, and applications. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Pulliam, H. R. y Mills, G. S. (1977).** The use of space by wintering sparrows. *Ecology*, 58:1393-1399.
- Rangel-Ch., J. O. y Velázquez, A. (1997).** Métodos de estudio de la vegetación, p. 59-87. En: J. O. Rangel-Ch., P. D. Lowy-C. y M. Aguilar-P. (Eds.). Colombia Diversidad Biótica II: Tipos de vegetación en Colombia. Bogotá, D.C.: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia; Instituto de Hidrología, Meteorología y estudios Ambientales IDEAM; Ministerio del Medio Ambiente.
- Remsen, J. V. y Robinson, S. K. (1990).** A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats, p. 144-160. En: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl Jr. (Eds.). Avian foraging: theory, methodology, and applications. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Restall, R.; Rodner, C. y Lentino, M. (2007).** *Birds of Northern South America*, v. 1. New Haven: Yale University Press.
- Sabo, S. R. y Holmes, R. T. (1983).** Foraging niches and the structure of forest bird communities in contrasting montane habitats. *Condor*, 85:121-138.
- Sherry, T. W. (1984).** Comparative dietary ecology of sympatric, insectivorous neotropical flycatchers (Tyrannidae). *Ecol. Monogr.*, 54:313-338.
- Sherry, T. W. (1990).** When are birds dietarily specialized? Distinguishing ecological from evolutionary approaches, p. 337-352. En: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jehl Jr. (Eds.). Avian foraging: theory, methodology, and applications. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Strewe, R. y Navarro, C. (2003).** New distributional records and conservation importance of the San Salvador Valley, Sierra Nevada de Santa Marta, Northern Colombia. *Ornitol. Col.*, 1:29-41.
- Traylor Jr., M. A. y Fitzpatrick, J. W. (1981).** A survey of the Tyrant Flycatchers. *Living Bird*, 19:7-50.
- Villarreal, H.; Álvarez, M.; Córdoba, S.; Escobar, F.; Fagua, F.; Gast, F.; Mendoza, H.; Ospina, M. y Umaña, A. M. (2004).** *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Bogotá D.C.: Programas de inventarios de biodiversidad, Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander Von Humboldt.
- Wiens, J. A. (1977).** On competition and variable environments. *Am. Sci.*, 65:590-597.
- Wiens, J. A. (1981).** Single-sample surveys of communities: Are the revealed patterns real? *Am. Nat.*, 117:90-98.
- Wiens, J. A. (1997).** *The ecology of bird communities*, v. 1, foundations and patterns. Cambridge: Cambridge University Press.
- Zar, J. (1999).** *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice Hall.