

Foto: Daniel Ocampo/Juvenil de Icterus nigrogularis

**DIFERENCIAS RELACIONADAS CON LA EDAD EN EL PRESUPUESTO DE TIEMPO EN
ACTIVIDADES Y USO DE SUSTRATO DEL TURPIAL AMARILLO (*ICTERUS
NIGROGULARIS*) EN UNA ZONA DE BOSQUE SECO EN SUCRE, COLOMBIA**

MARIA CAMILA ESTRADA FLÓREZ

**TRABAJO DE GRADO PRESENTADO COMO REQUISITO PARA OPTAR AL TÍTULO DE
BIÓLOGA**

COASESORES

Ph. D, JUAN LUIS PARRA

Profesor Universidad de Antioquia

Ph. D, VIVAN P. PAEZ

Profesora Universidad de Antioquia

Universidad de Antioquia

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MEDELLÍN

2011

*A mi familia,
a David, mi compañero de viaje,
y a las aves por enseñarme a volar.*

CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	7
1. INTRODUCCIÓN	8
1.1 Historias de vida	8
1.2 Presupuestos de tiempo en actividades	9
1.2.1 Variaciones en el presupuestos de tiempo en actividades	10
1.3 Uso del sustrato	15
1.4 Especie objeto de estudio: Turpial amarillo (<i>Icterus nigrogularis</i>)	16
1.5 Familia icteridae	18
1.6 Bosque seco	19
2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	20
2.1 Hipótesis	20
2.2 Objetivos	20
3. METODOLOGÍA	22
3.1 Descripción del área de estudio	22
3.2 Toma de datos	23
3.3 Análisis de los datos	26
4. RESULTADOS	30
4.1 Duración promedio de las actividades	30
4.2 Presupuestos de tiempo en actividades	31
4.3 Uso del sustrato	33
4.4 Variación en la frecuencia de actividades de acuerdo a la hora del día según la edad	37
4.5 Variación de la actividad según el porcentaje de nubosidad	39
5. DISCUSIÓN	41
5.1 Presupuestos de tiempo en actividades	41
5.2 Uso del sustrato	44
5.3 Variación en la frecuencia de actividades de acuerdo a la hora del día según la edad	45
5.4 Variación de la actividad según el clima	47
6. CONCLUSIONES	48
BIBLIOGRAFÍA	50

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución del turpial amarillo (*Icterus nigrogularis*) en Suramérica (Tomado de NatureServe).

Figura 2. (A) Ubicación del área de estudio en el Golfo de Morrosquillo, Departamento de Sucre, Colombia. (B) Foto aérea en la que se muestra el área donde se realizaron las observaciones dentro de la Reserva Natural Sanguaré en el año 2010. (Tomado de GoogleEarth).

Figura 3. Ilustración donde se muestran las diferencias en el plumaje entre adultos y juveniles del turpial amarillo (Tomado de Jaramillo y Burke 1999).

Figura 4. Distribución de las frecuencias de tiempo para todas las observaciones del acicalamiento, el forrajeo y la percha.

Figura 5. Promedios e intervalos de confianza (95%) de los rangos de las actividades Acicalamiento, Forrajeo y Percha.

Figura 6. Promedios e intervalos de confianza (95%) de los rangos de los sustratos Árbol, Arbusto y Hierba.

Figura 7. Promedios e intervalos de confianza (95%) de la altura a la cual se observo a los individuos forrajeando.

Figura 8. Porcentaje diario de las actividades realizadas por adultos (A) y juveniles (B) de turpial amarillo de acuerdo a los bloques de horas.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Efecto de la edad y la actividad sobre el porcentaje de tiempo empleados por los individuos del turpial amarillo en las actividades Acicalamiento, Forrajeo y Percha. Resultados de las 10 réplicas balanceadas de los ANOVA. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Tabla 2. Resultados de las 10 pruebas de comparación múltiples entre las medias de las tres actividades: Acicalamiento, Forrajeo y Percha. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Tabla 3. Efecto de la edad y el sustrato sobre el porcentaje de tiempo empleado por los individuos del turpial amarillo en cada sustrato. Resultados de las 10 réplicas balanceadas de los ANOVA. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Tabla 4. Resultados de las 10 pruebas de comparación múltiple entre las medias de los sustratos Árbol, Arbusto y Hierba. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Tabla 5. Efecto de la edad y la actividad sobre la altura a la que los individuos del turpial amarillo fueron observados realizando alguna actividad. Resultados de las 10 réplicas balanceadas de los ANOVA. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Tabla 6. Resultados de las 10 pruebas de comparación múltiples entre las medias de ambas clases de edad. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Tabla 7. Efecto de la nubosidad y la actividad sobre el porcentaje de tiempo que los individuos emplearon en las actividades Acicalamiento, Forrajeo y Percha. Resultados de las 10 réplicas balanceadas de los ANOVA. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

AGRADECIMIENTOS

Esta tal vez podría ser la parte más compleja de la construcción del trabajo de grado. Son tantas personas las que han influenciado mi vida y mi carrera de una y otra manera, que se hace necesario escoger solo algunos nombres, quizás los más significativos, mientras el resto queda atesorado en la memoria.

En primer lugar quiero agradecer a mi familia. Gracias, eternamente gracias por brindarme su apoyo incondicional, su comprensión y su voluntad para entender mi trabajo. Gracias, porque hicieron de este proceso algo más llevadero. Y aunque sea poco ortodoxo, también quisiera reconocer la constante presencia de Corozo, nuestro perro, quien permaneció a mi lado durante las largas horas de trabajo.

Agradezco también a David, quien con su confianza irrefutable en mi trabajo me ayudó a creer en él, por estar a mi lado y siempre tener palabras de aliento cuando estaba a punto de desfallecer. Por su amor y compañía.

Al Proyecto *Hypopyrrhus pyrohypogaster*, que me ha enseñado lo que sé sobre aves, que me ha hecho la bióloga que soy hoy. Gracias a este proyecto por permitirme realizar otros proyectos, participar en otras investigaciones y por conocer a David, Paula, Jaime, Laura, Santiago, Jenny y Giovanni, maravillosas personas con las que he compartido los mejores momentos de vida como bióloga.

A Juan Luis Parra, por salvarme de naufragar en mi desesperación y con una paciencia ilimitada, guiarme para darle forma a este trabajo y llevarme hacia el éxito. Agradezco a Gabriel Colorado por sus comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar en gran medida este manuscrito, a Daniel Ocampo por facilitarme las fotos del turpial amarillo, y a la profesora Sandra Pérez y Silvia Casas por su disposición para encontrar soluciones, donde yo solo veía problemas.

Al profesor Ricardo Callejas, por su visión única sobre la biología con la que nos ha inspirado a varias generaciones de biólogos. A la Universidad de Antioquia por toda la formación recibida y por ser mi hogar durante tantos años.

A todo el personal de la Reserva Natural Sanguaré, que me dieron la mano al abrirme las puertas de la Reserva y permitirme desarrollar mi trabajo de grado durante los meses de estadía. Y finalmente, a Optics for the Tropics por donarme binoculares y un telescopio para realizar las observaciones de este trabajo.

RESUMEN

La teoría de historias de vida predice que los presupuestos de tiempo en actividades de un organismo variarán de acuerdo a factores como las tasas de mortalidad, la necesidad de ciertos recursos y la edad, entre otros, de tal manera que se maximice el éxito reproductivo. El turpial amarillo (*Icterus nigrogularis*), mi especie objeto de estudio, presenta diferencias en el plumaje que permiten identificar adultos y juveniles, facilitando la evaluación de diferencias relacionadas con la edad en los presupuestos de tiempo en actividades, en el uso del sustrato y en la variación de las actividades según la hora del día. Registré las actividades del turpial amarillo (Acicalamiento, Forrajeo, Percha) y el sustrato usado (Arbol, Arbusto, Hierbas) durante los meses de agosto y septiembre de 2010, en las zonas de recuperación de la Reserva Natural Sanguaré. No encontré diferencias estadísticamente significativas en los presupuestos de tiempo en actividades de adultos y juveniles. La actividad en la que más tiempo emplearon fue en la percha, que representó aproximadamente la mitad del tiempo que fueron observados, la siguiente actividad fue el forrajeo y por último el acicalamiento. Posiblemente los juveniles tuvieran la experiencia necesaria para forrajear eficientemente o por el contrario, la presión de depredación fuera tan alta que tuvieran que emplear más tiempo evitando a los depredadores. En el uso del sustrato de adultos y juveniles no encontré diferencias significativas. Ambas clases de edad usaron más los arbustos, seguidos por los árboles y finalmente las hierbas, que solo fueron usadas por los adultos; contrario a lo encontrado en otras especies donde los juveniles son relegados por los adultos a los hábitats de menor calidad. Las frecuencias de las actividades presentaron variaciones con respecto a la hora del día, especialmente el forrajeo que presentó un patrón bimodal, con picos en la mañana y la tarde, como se ha descrito para otras especies. Son necesarios estudios a largo plazo, que incluyan tanto la temporada reproductiva como la no reproductiva, así como las estaciones lluviosa y seca para evaluar mejor las variaciones en los presupuestos del turpial amarillo, y de esta manera aumentar el conocimiento y el entendimiento sobre como distribuyen el tiempo las aves neotropicales.

Palabras claves: Historias de vida, tasas de mortalidad, requerimientos energéticos, caribe colombiano, Icteridae, aves neotropicales, clases de edad, depredación.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Historias de vida

La teoría de historias de vida predice que el tiempo que un organismo dedica a actividades como reproducción, crecimiento y supervivencia varía en relación a los cambios en los riesgos de mortalidad, la capacidad de adquisición y la necesidad de ciertos recursos durante el ciclo de vida de un individuo, de tal manera que se maximice su éxito reproductivo (Darwin 1859, Begon *et al.* 2005, Krebs 2009). Bajo diferentes condiciones ambientales incluyendo las diferentes etapas del proceso de desarrollo de un individuo, se puede esperar entonces que existan cambios en la manera como invierten su tiempo y recursos a estas actividades (Mace 1989, Begon *et al.* 2005, Moe *et al.* 2005, Krebs 2009).

De manera similar, es conocido que existe un compromiso entre reproducción (fecundidad) y supervivencia (longevidad) (Wikelski y Ricklefs 2001). Especies con alta fecundidad no viven mucho tiempo y se reproducen temprano en sus vidas mientras que especies con baja fecundidad viven mucho pero tardan mas en reproducirse (Gill 2007). En las aves se han observado variaciones latitudinales con respecto a las tasas de reproducción, la supervivencia y las tasas metabólicas, entre otras (Robinson *et al.* 2010); mientras que las aves de zonas templadas tienen tasas metabólicas altas, baja expectativa de vida, un alto éxito reproductivo, crecimiento y desarrollo rápido, en aves tropicales se han observado los patrones contrarios (Robinson *et al.* 2010). Y todos estos factores tienen gran influencia en la tasa demográfica de las poblaciones de aves y en la manera en que un individuo distribuye su tiempo en diferentes actividades.

A pesar de que las aves presentan una gran variedad de estrategias de historias de vida, en la gran mayoría de especies, los individuos pasan por una etapa donde no se reproducen, hasta llegar a la etapa reproductiva (Gill 2007). Cada año, un adulto invierte tiempo y energía en tres esfuerzos: reproducción, muda y en algunos casos

migración, mientras que un juvenil, sexualmente inmaduro, podrá invertir su energía de manera diferencial.

1.2 Presupuesto de tiempo en actividades

El tiempo que dedica un organismo a cada actividad que realiza y la manera en como las actividades se distribuyen a lo largo del día se conoce como presupuesto de tiempo en actividades (Verner 1965, Verbeek 1972). Verner (1965) sugirió que cada especie tiene un presupuesto de actividades óptimo, específicamente adaptado a las condiciones ambientales locales, y que la flexibilidad en el tiempo y la energía empleados en cada actividad es un mecanismo para afrontar un ambiente en constante cambio (Verner 1965, Pianka 1974). Por esta razón, conocer y analizar los presupuestos de tiempo de actividades de una especie ayudan a comprender las adaptaciones que ha desarrollado para sobrevivir en su hábitat (Verner 1965, Kronfeld-Schor y Dayan 2003, Azevedo *et al.* 2010), así como las relaciones de sus comportamientos con variables ecológicas, comportamentales y fisiológicas (Boettcher y Haig 1994, LaFever *et al.* 2008). El estudio de los presupuestos de tiempo en actividades es importante para entender como los organismos interactúan con su hábitat, sus demandas energéticas, otros coespecíficos, depredadores y la estacionalidad de su ambiente (Morris 1987, Ely 1992, Muzaffar 2004, Azevedo *et al.* 2010)

Los presupuestos de tiempo en actividades se han estudiado en una gran variedad de especies de aves, especialmente en las pertenecientes a los órdenes de los Anseriformes (anímidos, patos, gansos, porrones, cisnes, entre otras) y los Charadriiformes (chorlitos, gaviotas, caravanas, entre otras) que tienen un comportamiento gregario y por lo general se encuentran en lugares abiertos como costas y lagos lo que facilita el registro de las actividades y un tamaño de muestra grande (Losito *et al.* 1989). Los estudios sobre estas especies han mostrado que los presupuestos de actividades presentan grandes variaciones diarias, estacionales y anuales, influenciadas primordialmente por la necesidad de satisfacer los

requerimientos energéticos (Schartz y Zimmerman 1971). Las aves, al igual que los mamíferos, son endotermas y tienen altas demandas energéticas (Neumann 2001), debidas en gran parte a los requerimientos energéticos del vuelo, que deben satisfacer consumiendo grandes cantidades de alimento, comparadas con la que consumiría un ectotermo de aproximadamente el mismo tamaño (Begon *et al.* 2005). Además, las tasas metabólicas de las aves son extremadamente dependientes del peso, por lo que las aves pequeñas deberán forrajear más que aves más grandes (Baldwin y Kendeigh 1938, Verner 1965, Goudie y Ankney 1986, Hötker 1999). Otro factor que influye en la satisfacción de las demandas energéticas es la marcada diferencia en las tasas de actividad que existe entre las aves del orden Passeriformes - que contiene aproximadamente la mitad de las especies de aves - y las aves pertenecientes al resto de los órdenes. Las aves paserinas son mucho más activas y por lo tanto tienen mayores demandas energéticas, que un ave no paserina del mismo tamaño (Lasiewski y Dawson 1967).

1.2.1 Variaciones en los presupuestos de actividades.

Los presupuestos de actividades están influenciados por numerosos factores relacionados con la historia de vida de las aves, tanto intrínsecos como la edad, el sexo, la habilidad para forrajear, el sistema de apareamiento, el periodo de muda de plumas, y extrínsecos como la hora del día, el clima y la presencia de depredadores (Palmer *et al.* 2001, White *et al.* 2006). Todos estos factores tienen diferentes demandas energéticas que las aves deben suplir en detrimento del tiempo empleado en otras actividades (Maxson y Pace 1992).

Las diferencias del presupuesto de actividades relacionadas con el sexo de los individuos se han explicado por la alta demanda energética a la que se ven sometidas las hembras antes, durante y después de la temporada reproductiva (Austin 1987). Estudios en aves acuáticas como el porrón coacoxtle (*Aythya valisineria*, Hohman y Rave 1990), el porrón osculado (*Bucephala clangula*, Zicus y Hennes 1993), el pato arlequín (Rodway 1998), el pato zambullidor grande (*Oxyura jamaicensis*, Tome 1991),

el ánade friso (*Anas strepera*, Dwyer 1975) y el ganso de Canadá (*Branta canadensis*, Caithamer *et al.* 1996) han demostrado que las aves, principalmente las hembras, forrajean más durante la temporada reproductiva con el fin de satisfacer las elevadas demandas energéticas que conllevan las labores propias de esta temporada, como la producción de huevos, la incubación y el posterior cuidado de los pichones. En un estudio sobre el gasto energético diario de las golondrinas purpúreas (*Progne subis*) Utter y Lefebvre (1978) encontraron que los presupuestos de tiempo en actividades variaron entre sexos, siendo las hembras las que presentaron mayores porcentajes de vuelo y búsqueda de alimento, así como de alimentación a los pichones.

El alto impacto energético de la reproducción afecta el presupuesto de las hembras aún después de terminada la temporada reproductiva. En 1987, Austin estudió una población del porrón bola (*Aythya affinis*) en Manitoba, Canadá, en diferentes periodos de la muda del plumaje, que ocurren luego de terminarse la temporada reproductiva: 1) El periodo previo a la muda completa, 2) El periodo de muda completa que deja a las aves sin volar por un tiempo, 3) El periodo posterior a la muda y 4) La migración. Aunque no encontró diferencias entre los sexos en los tres últimos periodos, sí pudo establecer que las hembras dedicaron más tiempo que los machos a alimentarse en el primer periodo, posiblemente porque al terminar las labores reproductivas, la grasa y peso perdidos por las hembras serían más difíciles de recuperar que los de los machos, que invirtieron su tiempo en actividades de confort, como acicalarse.

El sistema de apareamiento influye también en el presupuesto de actividades durante la temporada reproductiva. En aves rapaces, donde predomina el sistema monógamo y ambos padres se encargan de cuidar a los pichones (Gill 2007), la hembra modifica ostensiblemente su presupuesto de actividades para dedicarse a cuidar el nido. En el cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*, Masman *et al.* 1988), el gavilán herrumbroso (*Buteo regalis*, Wakeley 1979) y el águila pescadora (*Pandion haliaetus*, Levenson 1979) la hembra deja de volar y de cazar a sus presas, para quedarse en el nido mientras que el macho se encarga de cazar para alimentar a toda la familia.

En especies poliándricas, como las jacanas, la hembra, encargada de mantener un territorio y protegerlo de otras hembras, se aparea con numerosos machos que se encuentran bajo su cuidado. Los machos de estas especies realizan casi todas las tareas involucradas con la reproducción, entre ellas construir el nido, incubar los huevos y cuidar de los pichones (Gill 2007). En estas especies, las hembras deben redoblar la búsqueda de alimento para producir los huevos necesarios para cada macho y reponer aquellos que se pierden, además de proteger a los machos y polluelos de posibles depredadores (*Jacana spinosa*, Betts y Jenni 1991)

Los periodos de muda, que ocurren en todas las especies de aves (Gill 2007), también afectan los presupuestos de actividades, pues en ocasiones las aves pierden temporalmente la capacidad de volar y de regular su temperatura (Proctor y Lynch 1993). En aves acuáticas, que presentan muda completa varias veces al año, el presupuesto cambia considerablemente, debido a que los individuos pasan más tiempo acicalándose y descansando que forrajeando, posiblemente para mantener su temperatura corporal (*Aythya affinis*, Austin 1987, *Histrionicus histrionicus*, Adams *et al.* 2000).

La digestión de las aves es uno de los factores que median las interacciones de las aves con su ambiente, y es en parte responsable de los patrones bimodales de forrajeo que se observan en algunas especies de aves, pues estas necesitan tiempo para digerir el alimento ingerido previamente, antes de seguir forrajeando (Karasov 1990). En algunas aves de zonas templadas se han encontrado patrones bimodales en las actividades realizadas, como en el correlimos zarapatín (*Calidris ferruginea*), que Kiis (1984) estudió durante el verano. Esta especie presentó un patrón bimodal, forrajeando mucho en la mañana y en la tarde y menos al medio día. El presupuesto del arrocero americano (*Spiza americana*) también fue bimodal, presentando dos picos de forrajeo en la mañana y la tarde (Shartz y Zimmerman 1971).

En la presente investigación me enfoco en las variaciones en el presupuesto de tiempo en actividades que pueden existir entre adultos y juveniles del turpial amarillo. Las aves tienen altas tasas de mortalidad en etapas tempranas de sus vidas que declinan a

medida que crecen, hasta llegar a ser constantes en la adultez (Gill 2007), y se estima que la tasa de mortalidad durante el primer año de vida, especialmente en aves pequeñas, está en el orden del 70 – 90%, lo que podría afectar dramáticamente la dinámica de una población (Sullivan 1989). La principal causa de mortalidad es la presión de depredación, que tiene un efecto muy importante en el tiempo que los individuos, especialmente los juveniles, invierten en vigilancia, pues deben balancear el tiempo que dedican a obtener recursos con el que dedican a evitar convertirse en un recurso para un depredador (Stephens *et al.* 2007) afectando de esta manera el presupuesto de tiempo en actividades.

Las aves jóvenes necesitan superar esta etapa vulnerable tan rápido como sea posible y al mismo tiempo deben alcanzar el tamaño de los adultos, lo que les asegura supervivencia y reproducción futura (Moe *et al.* 2005). Además, los juveniles deben adquirir las habilidades para forrajear, evitando al mismo tiempo a los depredadores, interactuando con coespecíficos y posibles competidores y simultáneamente deben aprender a alocar eficientemente su tiempo (Weathers y Sullivan 1989). Por lo tanto, los juveniles tendrían una necesidad mayor que los adultos de balancear demandas conflictivas pues serían más vulnerables a la depredación e inanición que los adultos (Sullivan 1989, Weathers y Sullivan 1989, Donnelly y Sullivan 1998).

En el pájaro de anteojos (*Zosterops lateralis*; Catterall *et al.* 1989), nativo de Australia, los adultos relegaron a los juveniles a hábitats de menor calidad. La estrategia de los juveniles para compensar esta situación fue agruparse en bandadas con otros juveniles de la especie para posibilitar un forrajeo más óptimo, dedicando menos tiempo a actividades de vigilancia; sin embargo, a pesar de esta estrategia los juveniles tuvieron una tasa menor de supervivencia que los adultos, especialmente en el invierno. Los juveniles del junco ojilumbre (*Junco phaeonotus*; Sullivan 1988) también optaron por estar en bandadas con otros juveniles de la especie, lo que les permitió forrajear más tiempo en comparación con aquellos juveniles que permanecieron solitarios; pero al igual que los juveniles del pájaro de anteojos, tuvieron menores tasas de supervivencia que los adultos del junco ojilumbre.

Otro factor relacionado con la edad, que afecta los presupuestos es la experiencia para forrajear. Por lo general, los adultos pueden alimentarse a tasas mayores que los juveniles, una diferencia que ha sido atribuida principalmente a la experiencia (Newton 1998) y en general entre más habilidad se requiera para obtener alimento, menos exitosos serán los juveniles con relación a los adultos (Newton 1998). En numerosos trabajos se ha encontrado una relación estrecha entre la edad y la experiencia para forrajear. Por ejemplo, los juveniles de tres especies de gaviotas, la gaviota de Bonaparte (*Larus philadelphia*), la gaviota de Delaware (*Larus delawerensis*), y la gaviota argéntea (*Larus argentatus*), fueron mucho menos eficientes para capturar y consumir sus presas que sus congéneres adultos, por lo que debían dedicar más tiempo a esta actividad (Maclean 1986). Otra gaviota que presentó este patrón, fue la gaviota de ala glauca, *Larus glaucescens* (Searcy 1978): los juveniles de esta especie tuvieron tasas de captura menores que las de los adultos, que fueron mucho más exitosos. En los juveniles del ostrero común euroasiático (*Haematopus ostralegus*), (Goss – Custard y Durell 1987) la inexperiencia para encontrar y abrir los mejillones comunes (*Mytilus edulis*) aumentó considerablemente el tiempo que emplearon en forrajear; y además fueron desplazados por los adultos de la misma especie que obtenían las mejores presas mientras que los juveniles quedaban con las más pequeñas. En otra ave marina, el págalo grande (*Catharacta skua*, Ratcliffe *et al.* 1998), los individuos más jóvenes fueron menos eficientes para forrajear comparados con los adultos, lo que se tradujo en un mayor tiempo forrajeando y un menor éxito reproductivo.

En estudios sobre las grullas comunes (*Grus grus*; Alonso y Alonso 1993, Avilés 2003) se encontró que existían diferencias en el uso de hábitat y en los presupuestos de adultos y juveniles. Los juveniles forrajearon más que los adultos, debido posiblemente a la falta de experiencia a la hora de buscar y manipular el alimento para poder suplir sus necesidad energéticas (Avilés 2003). También en los patitos del porrón acollarado (*Aythya collaris*; Maxson y Pace 1992) se registró que emplearon la mayor parte de su tiempo buscando alimento y arreglando sus plumas; mientras que otras actividades, como percharse, fueron realizadas en el tiempo restante, después de que sus

necesidades energéticas fueran satisfechas. Este comportamiento también fue observado en los juveniles del águila calva (*Haliaeetus leucocephalus*, Craig *et al.* 1988) que emplearon más tiempo a volar y a buscar presas, y menos a percharse, contrario a lo que hicieron sus congéneres adultos.

La edad de los individuos afecta los presupuestos de tiempo en actividades, pues las diferentes clases de edad pueden tener necesidades energéticas y de recursos relacionadas con la etapa en la historia de vida en que se encuentren (Begon *et al.* 2005). El crecimiento por si solo significa una gran fracción de la energía total en las primeras etapas del desarrollo, la producción de nuevos tejidos requiere nutrientes como ciertos aminoácidos, que el cuerpo no puede producir y por ende los polluelos y juveniles requieren alimentos ricos en proteínas (Gill 2007), así como ricos en calcio para el crecimiento de los huesos, por lo cual consumen fragmentos de dientes, conchas de caracol y cáscaras de huevo como suplementos dietarios (Gill 2007). En muchas especies de paserinos frugívoros, los padres alimentan inicialmente a los polluelos con pequeños insectos de cuerpo blando y más adelante aumentan la proporción de frutas y semillas dado que las frutas no proveen una dieta adecuada para el crecimiento de los pichones (Breitwisch *et al.* 1984, Stutchbury y Morton 2001).

Con esto en mente, este trabajo esta enfocado en describir las variaciones en los presupuestos de tiempo en actividades como forrajear, descansar, y acicalarse (Verner 1965, Pianka 1974) entre individuos en diferentes etapas de su vida: juveniles y adultos.

1.3 Uso de sustrato

El término sustrato es utilizado para designar a un conjunto de vegetación con características fisonómicas similares (Burger y Gochfeld 1987) que es usado por un organismo para diferentes actividades. El uso de sustrato por parte de un organismo está enmarcado dentro de las escalas espaciales del uso de hábitat, que se define como cualquier lugar en la biósfera que un organismo puede habitar, ya sea

permanente o temporalmente (Krebs 2009) y que se encuentra estrechamente relacionado con su historia de vida y sus requerimientos energéticos (Begon *et al.* 2005). Las escalas espaciales del hábitat van desde el tipo de sustrato usado por un organismo para buscar su alimento y realizar otras actividades, hasta el bioma en el que se halla el rango geográfico de la especie (Johnson 1980). Por lo tanto, dependiendo de la etapa de la historia de vida en la que se encuentre un organismo, puede tener requisitos habitacionales diferentes, y por ende, darle usos diferentes a los sustratos que se encuentran en su ámbito familiar (Johnson 1980). El uso de hábitat también incluye escalas temporales, que pueden variar estacional, anual o históricamente, según la necesidad de los organismos de moverse para desarrollar ciertos aspectos de su historia de vida, como migrar a otros lugares para pasar el invierno, o encontrar un lugar adecuado para reproducirse (Block y Brennan 1993). En esta investigación, discriminé en tres categorías (Árboles, Arbustos y Hierbas) el tipo de sustrato usado por los juveniles y adultos del turpial amarillo en las diferentes actividades que realizaban, además de registrar la altura a la que se encontraban los individuos, con el fin de evaluar las posibles diferencias que puedan existir entre clases de edad.

1.4 Especie objeto de estudio: Turpial amarillo (*Icterus nigrogularis*)

Los individuos de turpial amarillo ofrecen una gran oportunidad para estudiar las variaciones en los presupuestos de tiempo en actividades entre clases de edad, debido a que los patrones de coloración del plumaje cambian con la edad de los individuos (Hilty y Brown 1986, Jaramillo y Burke 1999). El turpial amarillo es un ictérido poco conocido y de amplia distribución. Esta especie se encuentra en Colombia, Venezuela, Trinidad, las Guyanas, al norte de Brasil en la zona norte del estado de Roraima y en la zona oriental de Amapá. En Colombia se encuentra desde los 0 hasta los 300 m de elevación, desde el valle del bajo Sinú a través de las llanuras del caribe hasta la Guajira y hacia el sur en las partes secas del bajo y medio Magdalena hasta Puerto

Berrío y Santander; en los llanos orientales se encuentra en el Meta y Vichada (Hilty y Brown 1986) (Fig. 1).



Figura 1. Distribución del turpial amarillo (*Icterus nigrogularis*) en Suramérica (Tomado de NatureServe).

Existen registros recientes en la laguna del Sonso (Álvarez-López 1999) y la Universidad del Valle (Múñoz *et al.* 2007) en el Valle del Cauca, en el Jardín Botánico José Celestino Mutis en Bogotá (Malpica-Moreno y Rodríguez-A 2003) donde han sido observados frecuentemente en parejas o en grupos; también se han registrado en el municipio de Natagaima (Tolima) a una altura de 372 m y en el Jardín Botánico Alexander von Humboldt de la Universidad del Tolima a 1193 m de elevación (Losada – Prado *et al.* 2004)

El conocimiento sobre la biología del turpial amarillo es escaso, con algunas notas cortas sobre sus nidos, huevos y hábitat en Surinam (Havershmidt 1951) y observaciones esporádicas registradas en guías de campo como la Guía de Aves de Colombia, de Hilty y Brown (1986), y el libro Ictéridos del Nuevo Mundo, de Jaramillo y Burke (1999). En general, se sabe que se alimenta principalmente de insectos que busca en el follaje, así como de frutos y néctar buscándolos a alturas variables que van desde la vegetación más baja hasta el dosel (Hilty y Brown 1986). Los turpiales amarillos construyen nidos en forma de mochilas similares a los de otras especies de la familia y poseen un canto muy elaborado, al igual que muchos ictéridos (Jaramillo y Burke 1999); es una especie común en zonas arbustivas, en matorrales áridos, jardines y bosques secos (Hilty y Brown 1986, Skutch 1996).

1.5 Familia Icteridae

Los ictéridos son exclusivos de América y tienen el mayor número de especies en las regiones tropicales, solo para Colombia se han reportan 42 especies (Salaman *et al.* 2001) pertenecientes a esta familia. Se caracterizan por tener picos largos, cónicos y agudos; y presentan plumajes predominantemente negros. Los ictéridos se encuentran desde la costa hasta el límite de la vegetación arbórea, principalmente en áreas abiertas o despejadas, con árboles dispersos (Jarmillo y Burke 1999). Este es uno de los grupos de aves más diversos en cuanto a comportamiento y ecología (Skutch 1996) y ha sido uno de los más estudiados en el campo de la ecología evolutiva, sin embargo, es muy poco lo que se sabe acerca de su ecología e historia natural. En los últimos años, se han realizado estudios en el campo de la filogenia (Johnson y Lanyon 1999, Lanyon y Omland 1999, Cadena *et al.* 2004, Eaton *et al.* 2008, Fraga 2008) y la biología reproductiva (Ochoa y Cuervo 1998, Lyndell y Bosque 1999, Cadena *et al.* 2002, Maillard y Herrera 2003, Fraga y Di Giacomo 2004, Fraga 2005, Torres-Fallas 2010, Ocampo *et al.* en prensa), pero aún se desconocen características sobre sus presupuestos de tiempo en actividades y el uso de sustrato de estas especies.

1.6 Bosque seco Tropical (Bs – T)

El área en la que se realizó esta investigación, está localizada en una de las pocas reservas naturales de bosque seco en Colombia, la Reserva Natural Sanguaré. El Bosque seco Tropical se encuentra entre los 0 y los 1000 m de elevación, presenta temperaturas mayores a los 24°C y precipitaciones entre los 700 y los 2000 mm anuales, con uno o dos periodos marcados de sequía al año (IavH 1998).

Este tipo de bosque es uno de los más afectados en el neotrópico, debido que por la fertilidad de sus suelos ha sido reemplazado por cultivos y potreros destinados a la ganadería extensiva, ha desaparecido de Centroamerica y algunas partes de Suramerica (Ceballos y García 1994). Algunos estimativos señalan que de la cobertura original de este bosque de aproximadamente 80.000 km², en Colombia solo queda un 1.5% (Etter 1993). Su rápida desaparición lo hace uno de los bosques menos estudiados (IAvH 1998) y la principal amenaza a su avifauna (Renjifo *et al.* 2002). La pérdida acelerada del bosque seco y el poco conocimiento existente sobre su fauna dificultan la posibilidad de estudiar las adaptaciones que han desarrollado los organismos para enfrentar la extrema estacionalidad de este ecosistema (Ceballos 1995) y las relaciones entre ellos y su ecosistema (Stuchbury y Morton 2001).

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS PLANTEADOS

2.1 Hipótesis

Todas las etapas en la historia de vida de una especie tienen requerimientos energéticos específicos que los individuos deben suplir y que serán diferentes dependiendo de la etapa en la que se encuentren, por lo tanto un individuo juvenil tendrá necesidades energéticas y ecológicas diferentes a las de un adulto de la misma especie. Entonces espero que: (i) Los individuos juveniles de *Icterus nigrogularis* invertirán la mayoría de su tiempo en forrajeo con el fin de maximizar su tasa de crecimiento, mientras los adultos invierten más tiempo en actividades reproductivas como búsqueda de pareja y de nido; (ii) los individuos juveniles tienen un mayor riesgo de mortalidad, y por lo tanto emplearán más tiempo en actividades de vigilancia y forrajearán menos que los adultos; (iii) los individuos adultos excluyan a los juveniles de los sustratos de mayor calidad (ya sea en términos de disponibilidad de recursos o ausencia de predadores). Es de notar que estas hipótesis no son excluyentes ni tampoco exhaustivas. Existen muchas otras razones por las cuales los juveniles pueden tener presupuestos de actividades diferentes a los de los adultos. Por ejemplo, los presupuestos de actividades pueden estar determinados parcialmente por las condiciones ambientales o por la presencia de predadores o individuos conspecíficos. Este estudio permitirá evaluar si existen diferencias y si estas diferencias son consistentes o no con lo esperado bajo el contexto de historias de vida. Sin embargo, no es posible determinar o atribuir estas diferencias a una hipótesis específica.

2.2 Objetivos

Objetivo general

- Evaluar la variación relacionada con la edad en los presupuestos de tiempo en actividades y el uso del sustrato entre individuos del turpial amarillo (*Icterus*

nigrogularis) en una zona de bosque seco en recuperación en la Reserva Natural Sanguaré del Caribe colombiano

Objetivos específicos

- Registrar las actividades (Forrajeo, acicalamiento y percha) que realizan los individuos del turpial amarillo en el área y su duración.
- Comparar si existen diferencias entre los presupuestos de tiempo en actividades de juveniles y adultos del turpial amarillo.
- Comparar si existen diferencias en el uso del sustrato y altura entre juveniles y adultos del turpial amarillo en el área de estudio.
- Evaluar la variación en el forrajeo, acicalamiento y percha de acuerdo a la hora del día, entre juveniles y adultos del turpial amarillo.

3. METODOLOGÍA

3.1 Descripción del área de estudio

La investigación se llevó a cabo en un área de 22.8 ha dentro de las zonas abiertas de la Reserva Natural Sanguaré, que comprenden aproximadamente 70 ha. Esta Reserva es un área protegida de carácter privado y reconocida por el sistema de Parques Nacionales como Reserva Natural de la Sociedad civil. Está ubicada en la zona costera del Caribe colombiano, sobre el extremo norte del Golfo de Morrosquillo (9° 42` 18.46` N - 75° 40` 54.80`` O) en el municipio de San Onofre, Sucre (Fig. 2). La Reserva cubre un área de aproximadamente 598 hectáreas, de las cuales 110 ha. corresponden a bosque seco secundario, 80 ha. a lagunas, 300 ha. a zona de manglar, de gran importancia para la conservación (Jones y Kaly 1996), y 70 ha. a antiguos potreros ganaderos, que actualmente se encuentran en recuperación (Huertas - Rodriguez 2005). El ecosistema dominante se define como sabana xerófila–semiseca, y presenta un promedio anual de lluvias de 1.000 mm. Tiene un régimen de lluvias bimodal, con períodos secos de diciembre a abril y de julio a septiembre, y períodos húmedos de abril a mayo y de octubre a noviembre. La temperatura promedio es de 27°C, con valores que van de los 24°C hasta los 38°C. (Huertas - Rodriguez 2005).

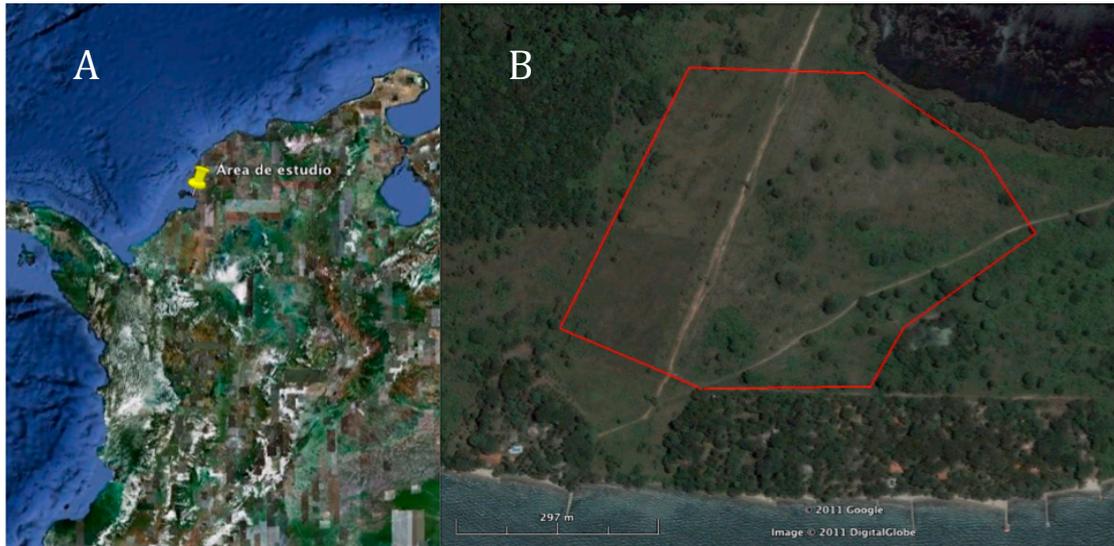


Figura 2. A) Ubicación del área de estudio en el Golfo de Morrosquillo, Departamento de Sucre, Colombia. B) Foto aérea en la que se muestra el área donde se realizaron las observaciones dentro de la Reserva Natural Sanguaré en el año 2010 (Tomado de GoogleEarth 2010).

3.2 Toma de datos

Para seleccionar el área en la que realicé las observaciones, hice recorridos previos por las zonas de manglar, de bosque seco y de áreas abiertas de la Reserva, prestando especial atención a señales visuales y auditivas de los individuos, así como a señales físicas, como sus nidos. En aquellas zonas donde registré señales de los individuos realicé las observaciones. Durante los meses de agosto y septiembre de 2010, muestreé 41 días en total, pues perdí algunos días de muestreo debido a las fuertes lluvias que azotaron la región durante estos dos meses. Realicé las observaciones entre las 06:00 y las 12:00, y desde las 15:00 hasta las 18:00, resultando en un esfuerzo total de 160 horas, de las cuales 12 horas y 33 minutos corresponden a observaciones netas de los individuos. Dividí el área en seis subzonas de diferente área, para facilitar el muestreo y la búsqueda de los individuos del turpial amarillo, las cuales fueron monitoreadas aproximadamente 26.6 horas en promedio cada una. Adicionalmente, realicé cinco sesiones de observaciones de dos horas cada una por las vías de acceso a

la Reserva, dado que estas vías me proporcionaban una visión sin obstáculos, que me facilitó la observación del turpial amarillo y la colecta de datos sobre las actividades realizadas. No monitoreé ninguna subzona más de una vez al día. En cada sesión de observaciones, recorrí toda una subzona en zig-zag a un paso constante, lo que me permitía estar atenta a señales auditivas y visuales de individuos, y también revisar la vegetación circundante con binoculares (8x40).

La mayoría de los estudios de presupuestos de actividades en aves, se han realizado en zonas abiertas, como lagos o costas, donde se congregan una gran cantidad de individuos facilitando su estudio. En estos trabajos, los investigadores predeterminan un tiempo de observación y al terminarse el tiempo cambian de individuo, empleando el método conocido como “Muestreo de un animal focal” (Altman 1974). El problema con esta metodología surge cuando se estudian aves más móviles, de hábitats más densos que se encuentran dispersas en el área de estudio, pues causaría sesgos por diferencias en la detectabilidad de los individuos. El método que usé en esta investigación para coleccionar los datos, se define como “Contar todos” y puede ayudar a disminuir el sesgo de descubrir a un individuo, pues el tiempo no está restringido y una vez descubierto un individuo, siguen más observaciones, aumentando la productividad del muestreo (Bradley 1985). Para evitar registrar a un mismo individuo más de una vez, seguí la metodología descrita por Bibby *et al.* (1998) y Vorisek *et al.* (2008) que recomiendan mantener un registro mental de los movimientos de las aves contadas durante el recorrido y no permanecer mucho tiempo en un mismo sitio. Sin embargo, no es posible aseverar que observaciones distintas correspondan siempre a distintos individuos.

Diferencíé entre clases de edades (adultos y juveniles) por las marcadas diferencias en la coloración del plumaje. En los adultos, el plumaje es amarillo brillante, con la región ocular, el babero, las alas y la cola negras, y bandas alares blancas. Los inamduros son similares a los adultos en cuanto a las partes negras pero el amarillo tiene un tono oliva. En los juveniles el plumaje es opaco, y por lo general no presentan las partes negras tan características de la especie (Hilty y Brown 1986). (Fig. 3)

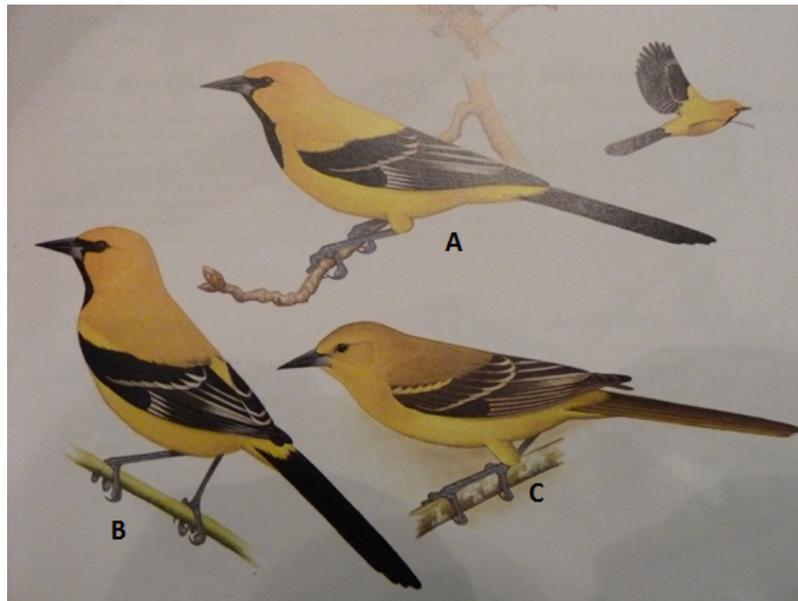


Figura 3. Ilustración donde se muestran las diferencias en el plumaje entre adultos (A y B) y juveniles (C) del turpial amarillo (Tomado de Jaramillo y Burke 1999).

Una vez localizaba un individuo, registré todas sus actividades y sus duraciones con un cronómetro, hasta que se perdía de vista por completo. Las actividades fueron categorizadas en: 1) Forrajeo, que incluía búsqueda del alimento y su manipulación, 2) Acicalamiento, cuidado y arreglo de las plumas, y 3) Percha, cuando el individuo no realizaba ninguna de las dos actividades anteriores. Registré también el tipo de sustrato en el que se encontraba el individuo al realizar cada actividad: Árbol, Arbusto o hierba. Finalmente registré la altura aproximada a la que se encontraba el individuo al inicio de cada observación, y volvía a registrarla cada vez que el individuo cambiaba de actividad.

En ocasiones, si el individuo que observaba cambiaba de sustrato y se encontraba todavía dentro de mi campo visual, era posible asegurar que se trataba del mismo individuo y por lo tanto, la nueva observación formaba parte del conjunto de observaciones de ese individuo.

Debido a que la actividad de las aves puede verse afectada por las condiciones climáticas, registré al inicio de cada sesión de observaciones la el porcentaje de la nubosidad, tomando en cuenta las categorías descritas por Ralph *et al.* (1996): CUB

(cubierto) más del 90% del cielo cubierto de nubes; NUB (nuboso) del 50 al 90% nublado; DIS (disipado) 10 al 50% de nubosidad; o DES (despejado) menos del 10% de nubosidad.

3.3 Análisis de los datos.

En los análisis del presupuesto de actividades y el cálculo de la duración promedio de cada actividad, descarté aquellas observaciones de menos de 20 segundos de duración, con esto aseguro que mi presencia no afectó los movimientos del individuo y la duración de la actividad realizada.

¿Cuál es el porcentaje total de actividades para juveniles y adultos? ¿Existen diferencias en los presupuestos de tiempo en actividades entre juveniles y adultos?

Para calcular los porcentajes de tiempo que los juveniles y adultos del turpial amarillo emplearon en cada actividad, dividí el tiempo que un individuo gastó en cada una de las actividades por el tiempo total de una observación de ese individuo. Luego promedié este resultado para todas las observaciones y lo llevé a porcentaje, este promedio es el porcentaje total de tiempo que los individuos emplearon en cada actividad. Para eliminar posibles variaciones estacionales durante la toma de datos, también calcule los porcentajes de tiempo en actividades de adultos solo tomando en cuenta las observaciones de los adultos que coincidieron en fecha con las de los juveniles. Por esta razón el tiempo total de los adultos se redujo a 3.37 horas, correspondientes a 71 observaciones. Para comparar si existían diferencias entre los promedios de porcentajes de tiempo invertidos en cada actividad para los adultos considerando todas las observaciones o solo aquellas simultáneas con los juveniles se realizó una prueba de t pareada. La hipótesis nula de esta prueba es que no hay diferencias entre las dos versiones de los porcentajes de tiempo en actividades.

Para analizar si existían diferencias significativas entre las distribuciones de los porcentajes de los presupuestos de tiempo en actividades con respecto a la clase de edad quise aplicar un ANOVA, pero los porcentajes no cumplieron el supuesto de tener una distribución normal (Prueba de Shapiro, Zar 2010) y sus desviaciones estándares no fueron homogéneas (Quinn y Keough 2002). Dadas estas condiciones, organicé los datos en rangos para poder aplicar un ANOVA paramétrico como es recomendado por Zar (2010). Debido a que el número de observaciones de los adultos sobrepasó el de los juveniles, realicé un ANOVA con todos los datos de los adultos y los juveniles, y sumada a esta prueba, también realicé 10 réplicas balanceadas del ANOVA, escogiendo las observaciones de los adultos aleatoriamente, con el fin de controlar por las diferencias en el tamaño de muestra.

Espero que el tiempo que los juveniles dedican a forrajear sea mayor si los juveniles están maximizando su tasa de crecimiento, o menor que el empleado por los adultos para esta misma actividad si su riesgo de mortalidad es alto.

¿Existen diferencias en el uso del sustrato y altura entre juveniles y adultos?

Para determinar si existían diferencias en el uso del sustrato entre ambas clases de edad, determiné el porcentaje de tiempo que vi a adultos y juveniles usando cada uno de los sustratos al realizar las actividades en cada una de las observaciones.

Para analizar si existían diferencias significativas entre las distribuciones de los porcentajes de uso de sustrato (variables dependientes) con respecto a la clase de edad (variable independiente) quise aplicar un ANOVA paramétrica, pero los porcentajes no cumplieron el supuesto de tener una distribución normal (Prueba de Shapiro, Zar 2010) y sus desviaciones estándares no fueron homogéneas (Quinn y Keough 2002). Dadas estas condiciones, organicé los datos en rangos (Zar 2010) para poder aplicar un ANOVA paramétrico (Zar 2010).

Debido a que el número de observaciones de los adultos sobrepasó el de los juveniles, realicé un ANOVA con todos los datos de los adultos y los juveniles, además también

realicé 10 réplicas balanceadas del ANOVA, escogiendo las observaciones de los adultos aleatoriamente, para controlar por las diferencias en el tamaño de la muestra. Espero que los adultos excluyan a los juveniles de los sustratos de mayor calidad (e.g. Arbustos) y que éstos se vean relegados a sustratos más pobres.

Para determinar si existían diferencias en la altura a la que realizaban las actividades adultos y juveniles, apliqué un ANOVA paramétrica, dado que los datos cumplieron con los supuestos de normalidad (Prueba de Shapiro, Zar 2010) y sus desviaciones estándares fueron homogéneas (Quinn y Keough 2002).

Debido a que el número de observaciones de los adultos sobrepasó el de los juveniles, realicé un ANOVA con todos los datos de los adultos y los juveniles, además también realicé 10 réplicas balanceadas del ANOVA, escogiendo las observaciones de los adultos aleatoriamente, para controlar por las diferencias en el tamaño de la muestra. Espero que existan diferencias en las alturas a las que se encuentren los adultos y juveniles, si los adultos están excluyendo a los juveniles de aquellos estratos verticales de mejor calidad.

¿Existen diferencias en la distribución de actividades entre juveniles y adultos a través del día?

Para evaluar si existían variaciones en los presupuestos de tiempo en actividades a través del día entre adultos y juveniles, dividí el día en bloques de una hora, así: 6:00 – 7:00, 7:00 - 8:00, 8:00 – 9:00, 9:00 - 10:00, 10:00 – 11:00, 11:00 - 12:00, 15:00 – 16:00, 16:00 - 17:00, 17:00 - 18:00, calculando el porcentaje de las actividades para cada bloque de horas y para cada clase de edad. Con estos porcentajes, realicé un histograma para visualizar la distribución y la diferencia en los porcentajes de las actividades por hora entre adultos y juveniles. Debido a las posibles diferencias en riesgos de mortalidad y competencia entre adultos y juveniles, espero que existan diferencias en la distribución de las actividades según la hora y entre clases de edad.

¿El porcentaje de nubosidad influye en el acicalamiento, el forrajeo y la percha de los individuos del turpial amarillo?

Para determinar si el porcentaje de nubosidad influía en la actividad de los individuos del turpial amarillo, calculé los porcentajes de tiempo de actividad para cada categoría de nubosidad mencionada anteriormente. Quise entonces evaluar con un ANOVA si existían diferencias significativas entre las distribuciones de los porcentajes de los porcentajes de tiempo de actividad (variables dependientes) con respecto a la categoría de nubosidad (variable independiente), pero los datos no cumplieron los supuestos de normalidad (Prueba de Shapiro, Zar 2010) y sus desviaciones estándares no fueron homogéneas (Quinn y Keough 2002), por lo tanto organicé los datos en rangos (Zar 2010) y luego los analicé con un ANOVA paramétrico. Debido a que el número de observaciones varió entre las categorías de nubosidad, realicé un ANOVA con todos los datos de todas las categorías y también realicé 10 réplicas balanceadas del ANOVA, escogiendo las observaciones de los categorías aleatoriamente, con el fin de controlar por las diferencias de tamaño en las muestras. Espero encontrar diferencias en los porcentajes de tiempo de las actividades según las categorías de nubosidad.

Realicé todos los análisis en Statgraphics Centurion. Evalué todos los asumiendo un margen de probabilidad de 0.05.

4. RESULTADOS

De las 160 horas totales de monitoreos, pude observar a los adultos por espacio de 11.52 horas (7.2% de las horas totales, N = 237 observaciones) y a los juveniles, por 1.04 horas (0.65% de las horas totales, N = 20 observaciones).

4.1 Duración promedio de las actividades

La actividad con mayor duración promedio fue el acicalamiento (Adultos 3.64 ± 4.39 minutos; Juveniles 5.76 ± 6.78 minutos). Esta actividad además presentó la mayor variación incluso sobrepasando el promedio de la duración (Fig. 4). Para forrajear, los adultos emplearon en promedio 2.56 ± 2.26 minutos y los juveniles 2.26 ± 1.66 minutos. El tiempo promedio empleado para percharse fue el menor de las tres actividades para adultos y juveniles (1.64 ± 1.48 minutos y, 0.77 ± 0.60 minutos respectivamente). Entre las actividades existe una gran variación en la duración, así como dentro de las mismas actividades, que presentan desviaciones estándares muy altas.

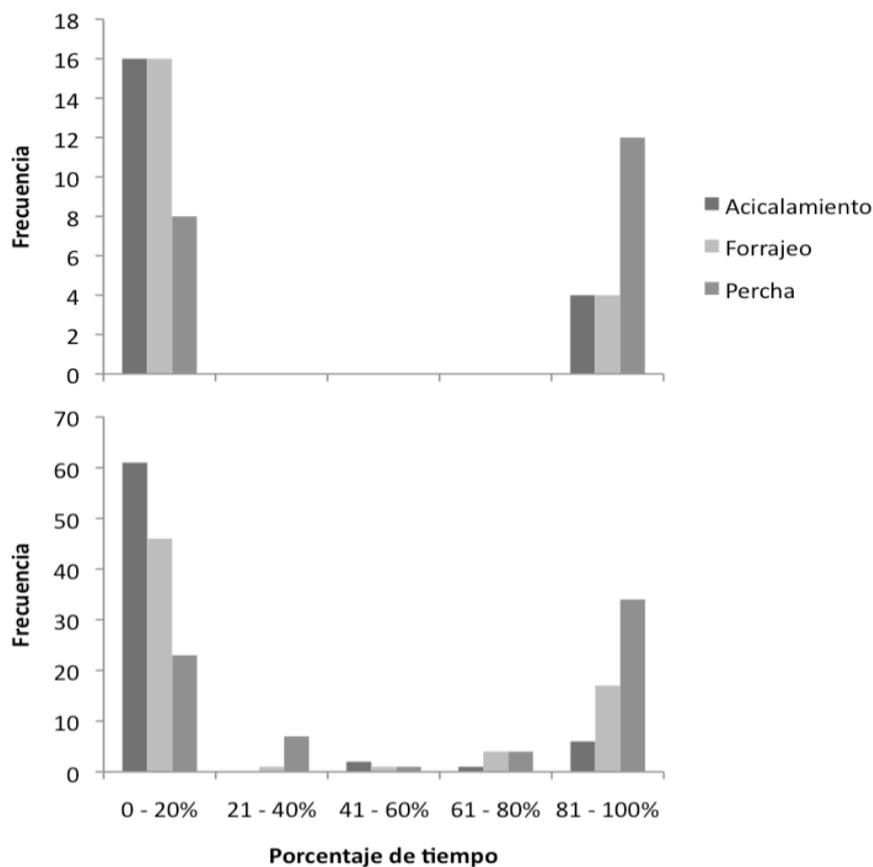


Figura 4. Distribución de las frecuencias de tiempo para todas las observaciones del acicalamiento, el forrajeo y la percha.

4.2 Presupuestos de tiempo en actividades

Cuando tomé en cuenta todos los datos de los adultos, los porcentajes promedio de tiempo de las actividades fueron similares a los porcentajes promedio sólo tomando en cuenta aquellas fechas donde también se observaron a juveniles ($t = 0,0138274$, $P = 0,990223$). Por lo tanto, utilicé sólo los datos que fueron tomados al mismo tiempo para adultos y juveniles. Los resultados del ANOVA con todos los porcentajes de tiempo de las tres actividades realizadas por adultos y juveniles indicaron que existen diferencias entre el promedio de los porcentajes de tiempo que los individuos emplean en cada actividad ($F = 22.01$, $g.l. = 2$, $P = 0,0000$), pero no existen diferencias en los promedios de tiempo presupuestados para actividades entre adultos y juveniles ($F = 0,01$, $g.l. = 1$, $P = 0,9315$). Al controlar por las diferencias en el tamaño de muestra

entre los niveles de factores, el 100% de las 10 pruebas indicaron que habían diferencias significativas entre los porcentajes de tiempo de las 3 actividades, pero ninguna reportó diferencias significativas entre las edades (Tabla 1).

Tabla 1. Efecto de la edad y la actividad sobre el porcentaje de tiempo empleados por los individuos del turpial amarillo en las actividades Acicalamiento, Forrajeo y Percha. Resultados de las 10 réplicas balanceadas de los ANOVA. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Réplica	Razón-F Edad	P-Edad	Razón-F Actividad	P-Actividad
1	0.01	0.9315	22.01	0.0000
2	0.10	0.7480	19.93	0.0000
3	2.70	0.1029	16.35	0.0000
4	3.68	0.0575	23.25	0.0000
5	0.31	0.5780	14.83	0.0000
6	0.45	0.5043	17.47	0.0000
7	0.00	0.9608	14.19	0.0000
8	1.31	0.2556	9.36	0.0002
9	0.64	0.4271	19.20	0.0000
10	0.43	0.5147	11.53	0.0000

Todas las actividades presentaron diferencias significativas entre los promedio de tiempo presupuestados (Fig. 5 con promedio e intervalos de confianza y Tabla 2 con resultados de prueba de comparación múltiple). La actividad con mayor porcentaje de tiempo presupuestado fue la percha, los juveniles se percharon $60.45 \pm 49.28\%$ de tiempo y los adultos, el $58.57 \pm 45.86\%$. La siguiente actividad fue forrajeo; para forrajear los juveniles invirtieron $20.15 \pm 40.97\%$ del tiempo, mientras que los adultos forrajearon $29.79 \pm 44.03\%$ del tiempo. La actividad donde menor tiempo se invirtió fue el acicalamiento, los juveniles y los adultos se acicalaron $19.40 \pm 39.27\%$ y el $11.64 \pm 29.46\%$ del tiempo respectivamente.

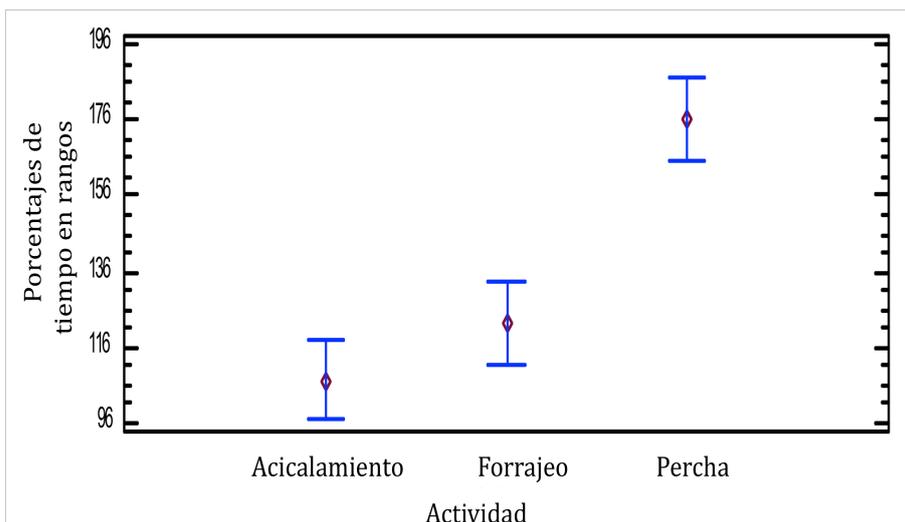


Figura 5. Promedios e intervalos de confianza (95%) de los rangos de las actividades Acicalamiento, Forrajeo y Percha.

Tabla 2. Resultados de las 10 pruebas de comparación múltiples entre las medias de las tres actividades: Acicalamiento, Forrajeo y Percha. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Réplica	Acicalamiento - Forrajeo	Acicalamiento - Percha	Forrajeo - Percha
1	-2,6	-34,15	-31,55
2	-12,1	-35,15	-23,05
3	-16,125	-39,6	-23,475
4	-2,525	-30,5125	-27,9875
5	-9,525	-35,175	-25,65
6	-2,4	-29,775	-27,375
7	-9,7875	-27,45	-17,6625
8	0,1375	-32,0875	-32,225
9	-7,675	-28,55	-20,875
10	-12,875	-29,7625	-16,8875

4.3 Uso del sustrato

Cuando realicé el ANOVA con todos los datos para adultos y juveniles, encontré que la edad de los individuos del turpial amarillo no tuvo un efecto significativo sobre el tipo de sustrato usado ($F = 0.04$, $g.l. = 1$, $P = 0.8415$), pero sí encontré diferencias significativas en el porcentaje de tiempo del uso de los sustratos ($F = 41,61$, $g.l. = 2$, $P = 0,0000$). Al controlar por las diferencias en el tamaño de muestra entre los niveles de factores, encontré que el 100% de las réplicas indicaron que habían diferencias entre los sustratos usados y ninguna prueba indicó que existieran diferencias entre las

edades (Tabla 3, valores en negrilla). Estos valores son similares a los que encontré cuando realicé el ANOVA con todos los datos.

Tabla 3. Efecto de la edad y el sustrato sobre el porcentaje de tiempo empleado por los individuos del turpial amarillo en cada sustrato. Resultados de las 10 réplicas balanceadas de los ANOVA. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Réplica	Razón-F Edad	P-Edad	Razón-F Sustrato	P-Sustrato
1	0.09	0.7600	21.84	0.0000
2	0.06	0.8138	24.84	0.0000
3	0.29	0.5913	17.55	0.0000
4	0.01	0.9369	30.39	0.0000
5	0.00	1.0000	20.66	0.0000
6	0.22	0.6369	26.34	0.0000
7	0.40	0.5298	23.62	0.0000
8	0.03	0.8743	26.72	0.0000
9	0.01	0.9376	25.07	0.0000
10	0.16	0.6943	22.67	0.0000

Todos los sustratos presentaron diferencias significativas entre los promedios de tiempo presupuestados (Fig. 6 con promedio e intervalos de confianza y tabla 4 con resultados de prueba de comparación múltiple). El sustrato que presentó mayor porcentaje de tiempo presupuestado fueron los arbustos, los adultos los usaron $49.4 \pm 48.8\%$ de tiempo y los juveniles $73.6 \pm 45.2\%$. El siguiente sustrato fueron los árboles, que fueron usados por los adultos un $42.4 \pm 48.8\%$ de tiempo y por los juveniles un $26.3 \pm 45.2\%$. El sustrato que menos fue usado por los individuos del turpial amarillo fueron las hierbas, que los adultos usaron un $2.1 \pm 14.1\%$, mientras que los juveniles no las usaron en absoluto.

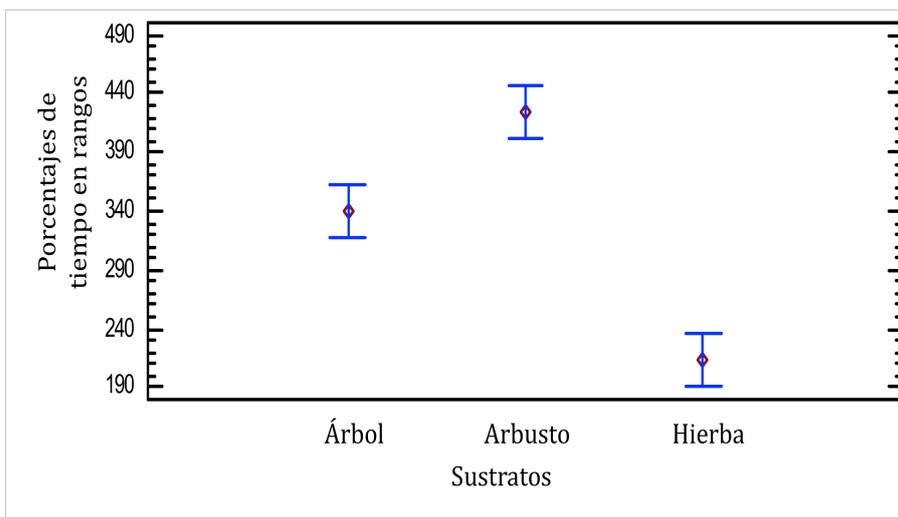


Figura 6. Promedios e intervalos de confianza (95%) de los rangos de los sustratos Árbol, Arbusto y Hierba.

Tabla 4. Resultados de las 10 pruebas de comparación múltiple entre las medias de los sustratos Árbol, Arbusto y Hierba. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Réplica	Árbol - Arbusto	Árbol - Hierba	Arbusto - Hierba
1	-14,7895	20,3158	35,1053
2	-15,9474	20,5263	36,4737
3	-11,2632	19,7895	31,0526
4	-20,2368	19,8816	40,1184
5	-13,2105	21,0263	34,2368
6	-12,2368	24,6316	36,8684
7	-86,8158	46,5132	133,329
8	-18,2895	19,3553	37,6447
9	-9,71053	25,8947	35,6053
10	-13,7632	20,8684	34,6316

Cuando realicé el ANOVA con todos los datos de altura de adultos y juveniles, encontré diferencias significativas entre las edades ($F = 6.35$, $g.l. = 1$, $P = 0,0124$), pero no encontré diferencias entre las alturas de las actividades ($F = 0,75$, $g.l. = 2$, $P = 0,4732$). Al controlar por las diferencias en el tamaño de muestra entre los niveles de factores, encontré que el 60% de las réplicas indicaron que habían diferencias entre las edades y solo una prueba indicó que existieran diferencias entre las actividades (Tabla 5, valores en negrilla). Estos valores son similares a los que encontré cuando realicé el ANOVA con todos los datos.

Tabla 5. Efecto de la edad y la actividad sobre la altura a la que los individuos del turpial amarillo fueron observados realizando alguna actividad. Resultados de las 10 réplicas balanceadas de los ANOVA. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Réplica	Razón-F Edad	P-Edad	Razón-F Actividad	P-Actividad
1	5.65	0.0251	2.04	0.1508
2	5.81	0.0233	1.66	0.2100
3	6.40	0.0178	1.38	0.2698
4	4.28	0.0485	0.43	0.6524
5	1.29	0.2659	2.24	0.1263
6	6.99	0.0137	3.60	0.0417
7	3.90	0.0591	1.32	0.2832
8	1.67	0.2080	1.03	0.3715
9	3.77	0.0631	1.82	0.1822
10	4.31	0.0479	0.49	0.6183

Ambas clases de edad presentaron diferencias significativas entre los promedios de las alturas a las que fueron registrados (Fig. 8 con promedio e intervalos de confianza y Tabla 6 con resultados de prueba de comparación múltiple). Los adultos estuvieron a alturas promedio de 9.9 ± 10.2 metros y los juveniles, a 3.6 ± 2.3 metros.

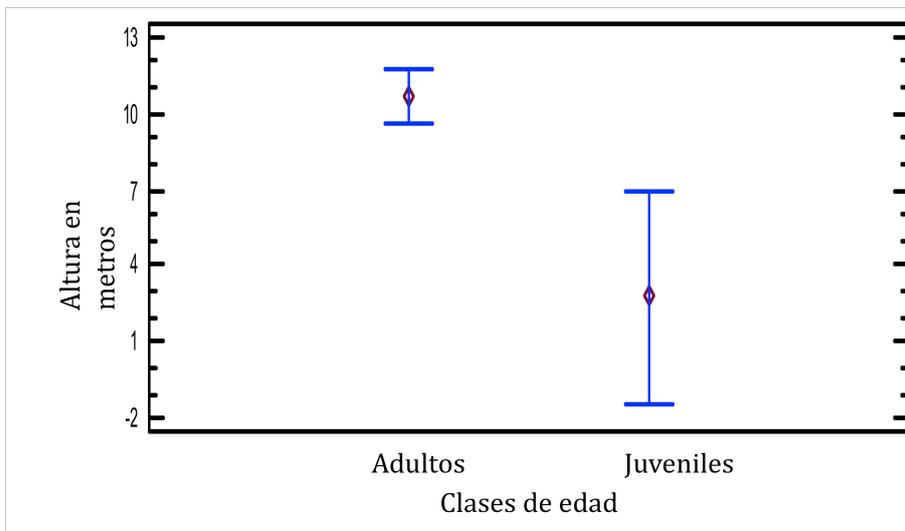


Figura 7. Promedios e intervalos de confianza (95%) de la altura a la cual observé a los individuos forrajeando.

Tabla 6. Resultados de las 10 pruebas de comparación múltiples entre las medias de ambas clases de edad. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Contrastes	Réplica No.									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Adultos – Juveniles	9,075	6,19167	8,39167	4,86667	1,7	5,675	3,29833	3,375	4,315	6,125

4.4 Variación en la frecuencia de actividades de acuerdo a la hora del día según la edad

Cuando evalué el histograma de la frecuencia de las actividades según la hora del día, observé que éstas presentaron marcadas variaciones (Fig. 8). En cuanto a los adultos, el forrajeo alcanzó un pico en el bloque de 6-7, mientras que de 7-10 fue la actividad con menor frecuencia de las tres. En el bloque de 10-11 presentó de nuevo un aumento en la frecuencia aunque siempre menor que el pico de 7-8. En los bloques de 15-16 y 17-18, la frecuencia fue baja, cuando se la compara con la frecuencia observada en el bloque de 16-17, donde se presentó el segundo pico en la frecuencia de forrajeo. El acicalamiento en los adultos fue predominante en el bloque de 9-10 cuando fue la actividad con mayor frecuencia. En los bloques 7-8 y 8-9 la frecuencia de acicalamiento fue aumentando hasta llegar al pico de 9-10, desde donde comenzó a disminuir, siendo en el bloque de 10-11 la actividad con menor frecuencia. En los bloques de la tarde, solo observé acicalamiento a partir del bloque 16-17 donde fue la actividad con menor frecuencia, en el bloque 17-18 presentó de nuevo un aumento, sin llegar a ser la actividad predominante. La percha en los adultos fue una actividad predominante, presente en todos los bloques de horas. En los bloques 7-8, 8-9 y 10-11 fue la actividad con mayor frecuencia, mientras que en el bloque de 9-10 fue superada por el acicalamiento. En los bloques de la tarde, tuvo un pico en el de 15-16, con una frecuencia muy alta comparada con la de la otra actividad. En los bloques 16-17 y 17-18 comenzó a disminuir su frecuencia, pero sin dejar de tener una frecuencia considerable.

En la mayoría de los bloques de horas solo observé a los juveniles realizando una actividad. En el forrajeo, al igual que los adultos, los juveniles presentaron un pico en el bloque de 6-7, donde fue la actividad predominante, para luego disminuir en el bloque 7-8, presentando una frecuencia muy baja comparada con la frecuencia del acicalamiento. No observé más forrajeo por parte de los juveniles hasta el bloque 16-17. En este bloque comenzó con una frecuencia baja, pero en el bloque 17-18 volvió a ser la actividad con mayor frecuencia, sobrepasando con creces a la otra actividad. El acicalamiento en los juveniles presentó un pico en el bloque 7-8, siendo la actividad con mayor frecuencia. No registré más esta actividad hasta el bloque 16-17, donde fue de nuevo la actividad predominante, presentando una frecuencia mayor a las de las otras dos actividades. La percha fue dominante en los bloques 8-9, 9-10 y 10-11, pero en los bloques 16-17 y 17-18, pasó a ser la actividad con menor frecuencia.

Tanto en adultos como en juveniles el forrajeo fue una actividad predominante en el bloque de 6-7, disminuyendo su porcentaje de tiempo durante la mañana para incrementar de nuevo en las horas de la tarde, especialmente a partir del bloque de 16-17. En los adultos el acicalamiento fue una actividad presente en todos los bloques de 7-8 a 10-11, manteniendo un porcentaje de tiempo constante, que desaparece hasta el bloque 16-17, donde es la actividad con menor porcentaje y en el bloque del bloque 17-18 donde aumentó considerablemente su porcentaje de tiempo comparada con el bloque anterior; mientras que los juveniles tuvieron un pico en el bloque 7-8, donde fue la actividad con mayor porcentaje de tiempo para luego desaparecer hasta el bloque 16-17, donde volvió a ser la actividad predominante. Para ambas clases de edad, la percha fue la actividad más presente a lo largo del día, los adultos se percharon en todos los bloques de hora, y los juveniles se percharon principalmente en los bloques de la mañana.

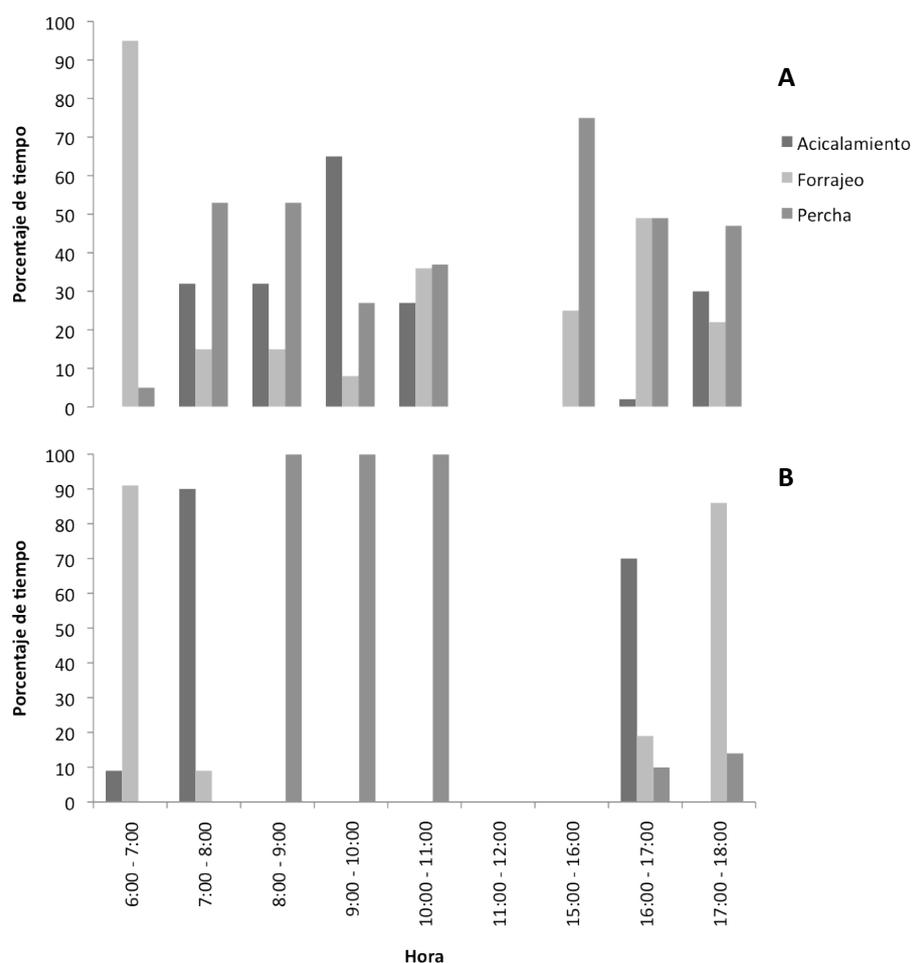


Figura 8. Porcentaje diario de las actividades realizadas por adultos (A) y juveniles (B) de turpial amarillo de acuerdo a los bloques de horas.

4.5 Variación de la actividad según el porcentaje de nubosidad

Cuando analicé todos los datos de los porcentajes de tiempo de cada actividad según la categoría de nubosidad que usé, encontré que las categorías de nubosidad no influyeron en las actividades ($F = 0,02$, $g.l. = 3$, $P = 0,9966$). Sin embargo, si encontré diferencias significativas entre los porcentajes de tiempo de las actividades registradas ($F = 31,81$, $g.l. = 2$, $p = 0,0000$), similar a lo que encontramos al analizar los presupuestos de tiempo para las actividades según la edad.

Al controlar por las diferencias en el tamaño de muestra entre los niveles de factores, encontré que el 100% de las réplicas (valores en negrilla) indicaron que habían diferencias entre los porcentajes de tiempo de las actividades registradas, mientras que ninguna indicó que existieran diferencias entre las categorías de nubosidad (Tabla 7). Estos valores son similares a los que encontré cuando realicé el ANOVA con todos los datos.

Tabla 7. Efecto de la nubosidad y la actividad sobre el porcentaje de tiempo que los individuos emplearon en las actividades Acicalamiento, Forrajeo y Percha. Resultados de las 10 réplicas balanceadas de los ANOVA. En negrilla se resaltan aquellas comparaciones que fueron estadísticamente significativas.

Réplica	Razón-F Nubosidad	P-Nubosidad	Razón-F Actividad	P-Actividad
1	0.01	0.9315	22.01	0.0000
2	0.10	0.7480	19.93	0.0000
3	2.70	0.1029	16.35	0.0000
4	3.68	0.0575	23.25	0.0000
5	0.31	0.5780	14.83	0.0000
6	0.45	0.5043	17.47	0.0000
7	0.00	0.9608	14.19	0.0000
8	1.31	0.2556	9.36	0.0002
9	0.64	0.4271	1.20	0.0000
10	0.43	0.5147	11.53	0.0000

Todas las actividades presentaron diferencias significativas entre los promedios de tiempo presupuestados (Fig 5. con promedio e intervalos de confianza), similar a lo que encontré en la primera sección de resultados.

5. DISCUSIÓN

Los presupuestos de tiempo en actividades no presentaron variaciones estadísticamente significativas entre adultos y juveniles del turpial amarillo. Tampoco encontré diferencias significativas entre los tipos de sustrato utilizados por los adultos y juveniles. Sin embargo encontré diferencias entre la altura a que los adultos y juveniles utilizan los sustratos y las distribución de actividades durante el día. En los siguientes párrafos describo con mayor detalle cada uno de estos resultados en el contexto de las hipótesis planteadas y propongo maneras de mejorar su diseño.

5. 1 Presupuesto de actividades.

De acuerdo a los resultados que obtuve en esta investigación, no se presentaron diferencias significativas entre los presupuestos promedio de tiempo en actividades de adultos y juveniles. Una de las posibles razones de este resultado es la alta variación de los promedios de presupuesto de actividades, que quizás reflejen un problema al combinar observaciones de duración variable. Una alternativa hubiese sido calcular porcentajes totales de tiempo en actividad sumando todas las observaciones pero esto solo nos permitiría tener un estimado de los porcentajes de tiempo por actividad. En promedio, los juveniles emplearon menos tiempo para forrajear comparado con el tiempo que emplearon los adultos para esta misma actividad (2.56 vs 2.26 minutos/observación) aunque esta diferencia no fue significativa. Posiblemente el mayor riesgo de depredación que experimentarían los juveniles del turpial amarillo favorecería que pasaran más tiempo buscando y evitando depredadores, que buscando alimento, cuando son comparados con los adultos de la misma especie. Aunque se ha sugerido que como medida de protección contra los depredadores, los juveniles podrían formar bandadas con otros juveniles y de esta manera repartir la vigilancia entre todos los individuos (Caraco 1979, Sullivan 1988, Catterall *et al.* 1993), registré a los juveniles, al igual que a los adultos, del turpial amarillo principalmente

solitarios, corroborando la descripción de esta especie como un ave solitaria (Hilty y Brown 1986). Teniendo en cuenta la diversidad de depredadores encontrada en el área que se alimentan de aves pequeñas, como el chimachimá (*Milvago chimachima*), el halcón reidor (*Herpetotheres cachinans*), el gavilán saraviado (*Buteo nitidus*), el gavilán pollero (*Buteo magnirostris*) y el gavilán cangrejero (*Heterospiztia meridionalis*), entre otras, el turpial amarillo podría estar constantemente amenazado y esto podría afectar el porcentaje de tiempo que dedica a forrajear. Si esta hipótesis fuese cierta esperaríamos además que el tiempo dedicado a percharse fuese mayor en los juveniles y que estos usaran sustratos menos expuestos. A pesar de no haber encontrado diferencias significativas, los juveniles pasaron en promedio mas tiempo perchados que los adultos (1.64 versus 0.77 minutos/observación).

Otra alternativa es que los juveniles de los turpiales amarillos ya tuvieran la experiencia necesaria para conseguir su alimento eficientemente, sin tener que emplear un tiempo mayor en esta actividad. La rapidez para aprender a forrajear es una respuesta a la alta competencia en el ambiente, en el que sólo los que aprendan rápido sobreviven, como se ha visto en especies como los juncos ojilumbre (*Junco phaeonotus*), que poco tiempo después de abandonar el nido alcanzan a ser tan experimentados y eficientes como los adultos (Sullivan 1988).

La alta disponibilidad de alimento (Zador y Piatti 1999) y su distribución (Litzow y Piatti 2003) también influyen la capacidad de un individuo para satisfacer sus necesidades energéticas. Debido a que el área de estudio es un bosque en sucesión temprana, es un hábitat muy productivo gracias a la vegetación tan densa y a la gran cantidad de especies arbustivas que producen una alta variedad y cantidad de frutos comparados con los arbustos que crecen en un bosque cerrado (Blakes y Hoppes 1986, Begon *et al.* 2005, Vitz y Rodewald 2007). La alta disponibilidad y la posible aglomeración de recursos (Wolf *et al.* 1975, Litzow y Piatti 2003) de este hábitat ayudarían a reducir el tiempo que los individuos del turpial amarillo deban dedicar a forrajear.

En cuanto al acicalamiento, los juveniles del turpial amarillo invirtieron un porcentaje de tiempo mayor al de los adultos. Posiblemente los juveniles estén pasando por una

etapa de crecimiento continuo de plumas y por lo tanto, debieran arreglarlas constantemente (Proctor y Lynch 1993); el día 7 de octubre de 2010 pude observar el crecimiento extensivo de plumas en un juvenil capturado en redes, que presentaba muda en el 80% de su cuerpo. El acicalamiento es una actividad muy importante para las aves y hace parte de su presupuesto diario de actividades (Cotgreave y Clayton 1994), dado que las plumas son inertes y carecen de un sistema interno que les provea nutrición y mantenimiento. Un buen cuidado de las plumas asegura que los individuos mantengan un plumaje funcional y en buen estado, que maximice la eficiencia del vuelo (Losito *et al.* 1990) que podría ser de vital importancia para los juveniles.

Los individuos del turpial amarillo, tanto adultos como juveniles, pasaron la mitad del tiempo perchados en diferentes sustratos. La percha, como actividad predominante, ha sido observada también en otras especies, como el cuervo común (*Corvus corax*; Engel y Young 1992), el sinsonte (*Mimus polyglottos*; Biedweg 1983) y el arrocero americano (*Spiza americana*; Shartz y Zimmerman 1971). En regiones templadas, las aves descansan gran parte del día cuando las condiciones de temperaturas son óptimas y los requerimientos energéticos no son muy altos (Wolf y Hainsworht 1971, Ettinger y King 1980). Se ha sugerido que percharse y descansar, o no hacer nada aparentemente productivo, es un rasgo mantenido por la selección natural, que podría aumentar el fitness de los individuos, pues la energía ahorrada cuando descansan puede ser útil en épocas de escasez de alimento o de condiciones ambientales no favorables (Verbeek 1972, Dwyer 1975, Masman *et al.* 1988); este parece ser un rasgo común en las historias de vida de las aves (Ettinger y King 1980, Biedenweg 1983).

Los altos porcentajes de percha, tanto en adultos como en juveniles, podrían estar relacionados con las condiciones de temperatura en el área de estudio, que en los días más cálidos puede llegar hasta los 38°C. Experimentalmente se ha demostrado que existe una relación inversa entre la temperatura y la tasa de ingesta de las aves (Verbeek 1972). En el verdín (*Auriparus flaviceps* Austin 1978) se observó que a medida que la temperatura ambiental aumentaba a más de 32°C, los individuos bajaban su tasa de forrajeo y aumentaban el tiempo que pasaban perchados, patrón

que se repitió en los arroceros americanos según Shartz y Zimmerman (1971). También en el estudio sobre que factores influenciaron el presupuesto de actividades de la avoceta común (*Recurvirostra avosetta*, Hötker 1999), se pudo determinar que la temperatura fue un factor determinante en el tiempo dedicado a forrajear: por cada grado centígrado más, la avoceta común disminuyó en 1% en el tiempo de forrajeo; es decir que a mayores temperaturas, menor actividad (Hötker 1999). El caso contrario fue observado en el porrón de cabeza roja (*Aythya americana*, Michot *et al.* 2005), que aumentó considerablemente el tiempo de forrajeo cuando la temperatura era baja.

Aunque en el neotrópico no hay cambios extremos de temperatura como en las zonas templadas (Thomson y Baldassarre 1991), el turpial amarillo podría estar expuesto a choques de calor y estrés fisiológico a causa de las altas temperaturas (Calder y King 1974, Ceballos 1995), lo que los obligaría a regular su temperatura corporal quedándose perchados, y de esta manera regularían su temperatura al mantener su metabolismo en un nivel basal (Begon *et al.* 2005).

5.2 Uso del sustrato

El uso del sustrato no presentó variaciones significativas entre los adultos y los juveniles del turpial amarillo, contrario a lo que se ha planteado en algunos estudios los juveniles no utilizaron diferencialmente el sustrato (Sullivan 1988). En muchos organismos, cuando los individuos juveniles se independizan deben alejarse del territorio natal y quedan relegados a ser individuos flotantes en la población, con acceso a hábitats de mala calidad. Los juveniles del turpial amarillo fueron registrados en casi todas las subzonas muestreadas, usando los mismos sustratos que los adultos, con excepción de las plantas herbáceas, que no fueron utilizadas por los juveniles durante esta investigación.

En general, los individuos del turpial amarillo forrajearon más en arbustos que en árboles, lo cual podría explicarse ya que los arbustos, además de producir una gran cantidad de frutos, también les ofrecieron a los turpiales amarillos la posibilidad de buscar insectos pequeños, arañas, hormigas y orugas, entre otros, mientras que en los

árboles solo podían buscar insectos, pues en el área de estudio no observé árboles con frutos de un tamaño adecuado, que pudieran ser consumidos por el turpial amarillo. En las plantas herbáceas también fueron observados buscando insectos, especialmente cuando era posible encontrar orugas en abundancia. Esto concuerda con las descripciones hechas del tipo hábitat usado por el turpial amarillo en Hilty y Brown (1986) y Jaramillo y Burke (1999) que lo ubican como un ave principalmente de arbustos y matorrales.

Aunque ambas clases de edad no presentaron variaciones significativas en el uso del sustrato, la altura a la que fueron registrados sí presentó variaciones. Los adultos alcanzaron alturas de hasta 40 metros, es decir, hasta el dosel de los árboles más altos encontrados en las zonas muestreadas, como se ha registrado en guías de campo (Hilty y Brown 1986, Jaramillo y Burke 1999). Por el contrario, los juveniles llegaron sólo hasta los 8 metros de altura, manteniéndose por lo general a alturas más bajas. Tal vez los juveniles eviten el dosel de los árboles, que al ser estratos más expuestos, podrían incrementar su vulnerabilidad a ser depredados, especialmente por depredadores aéreos como los mencionados anteriormente. Otra alternativa, es que sí se presente exclusión por parte de los adultos, que podrían relegar a los juveniles a los estratos más bajos del bosque.

5.3 Variaciones durante el día

Los porcentajes de tiempo de las actividades realizadas por los turpiales amarillos sí presentaron variaciones a lo largo del día, y especialmente en los adultos, debido al mayor número de observaciones, el forrajeo exhibió un patrón bimodal, con porcentajes de tiempo altos en los primeros bloques en la mañana y en los últimos bloques de la tarde. Este patrón bimodal de forrajeo, que se ha observado en otras especies, se ha explicado con base en la fisiología de la digestión de las aves. Las aves necesitan desocupar su sistema digestivo y digerir el alimento ingerido previamente, antes de ingerir más alimento (Karasov 1990), lo que produciría espacios entre cada evento de forrajeo.

Las actividades de acicalamiento y percha fueron más constantes a lo largo del día, estando presentes durante casi todos los bloques de hora. Esta ausencia de patrones en otras actividades, fue observada por Thompson y Baldassarre (1991) en cuatro especies de patos que pasaron su temporada invernal en la península de Yucatán: el pato media luna (*Anas discors*), el pato cuchara (*A. clypeata*), el pato rabuda (*A. acuta*) y el silbón americano (*A. americana*). Ellos sugirieron que las temperaturas benévolas del neotrópico tendrían una gran influencia en los patrones de actividades de los patos, que no presentaron cambios diurnos o estacionales, pero sí una gran flexibilidad. Adicionalmente, estos patos nunca experimentaron temperaturas críticas (por debajo de los 0°C) en la península de Yucatán, la temperatura de la zona redujo la demanda energética de mantener la temperatura corporal y así estas especies de patos pudieron distribuir su presupuesto de manera diferente a como lo hicieran en sus lugares de origen.

Cada especie tiene un presupuesto de tiempo en actividades adaptado al hábitat en el que se encuentra (Verner 1965, Pianka 1974), por esta razón es muy probable que lo establecido para los presupuestos de especies de zonas templadas difiera para las de zonas tropicales. En estudios de presupuesto como los expuestos anteriormente, la búsqueda de alimento y la satisfacción de las necesidades energéticas fueron los aspectos que más influencia tuvieron sobre el presupuesto de actividades, pues los individuos invertían mucho tiempo en ellas, lo que les dejaba poco tiempo para invertir en las actividades restantes.

Por el contrario, en el presente estudio, los turpiales amarillos dedicaron más tiempo a percharse, tal vez al estar adaptados a un ambiente con alta disponibilidad de alimento y sin cambios de temperatura bruscos que los obliguen a acumular energía en forma de grasa, puedan forrajear menos y dedicar más tiempo a actividades menos energéticas como percharse y acicalarse.

5.4. Influencia del porcentaje de nubosidad

Aunque en especies acuáticas como la malvasía común (*Oxyoura leucocephala*, Green *et al.* 1999) y el ganso canadiense (*Branta canadensis*, Eberhard *et al.* 1989) se encontró una relación entre los porcentajes de actividad y algunas variables ambientales como el viento, la presión barométrica y el porcentaje de nubosidad, no ocurrió lo mismo con los individuos del turpial amarillo. Los porcentajes de tiempo de cada actividad no variaron significativamente según la categoría de nubosidad, es decir, que la categoría de nubosidad no influyó en las actividades realizadas por los individuos del turpial amarillo. Posiblemente se necesitan medidas más exactas de los porcentajes de nubosidad, además de realizar observaciones mientras llueve, así como de otras variables ambientales que permitan establecer como las actividades del turpial amarillo se relacionan con los factores abióticos de su ambiente.

6. CONCLUSIONES

Aunque existen muchos estudios sobre presupuestos de tiempo en actividades para aves de zonas templadas, que han buscado explicar las variaciones que éstos presentan; es poco lo que se sabe sobre los presupuestos de tiempo en actividades de las aves neotropicales y sobre como adaptan sus presupuestos de acuerdo a las variaciones presentadas por el ambiente y por la historia de vida de las especies. Teniendo en cuenta que el Neotropico tiene más diversidad de avifauna que las zonas templadas, el conocimiento sobre como son los presupuestos de las aves neotropicales podría aportar nuevas perspectivas sobre estos temas, que puedan abarcar la gran variación en comportamiento y ecología de las aves (Stuchbury y Morton 2001).

Los presupuestos de actividades permiten identificar cómo invierten su tiempo las aves en las diferentes actividades que realizan. Estos pueden variar en un mismo individuo a lo largo de su vida, producto de las adaptaciones a los cambios en el ambiente, o entre individuos dependiendo del tipo de alimento disponible, el sexo, la edad y su sistema de apareamiento. Son tantos los factores a considerar que para realizar conclusiones más fuertes acerca de los presupuestos de actividades de adultos y juveniles del turpial amarillo, se hacen precisos estudios a largo plazo, que incluyan temporadas reproductivas y no reproductivas, además de las diferentes estaciones climáticas del bosque seco, que permitan detectar posibles variaciones entre temporadas. En este estudio además el tamaño de muestra pudo no haber sido suficientemente grande para determinar mejor las diferencias entre las clases de edad, sobre todo por la difícil detectabilidad de juveniles. Además, el turpial amarillo es una especie con una amplia distribución, que se extiende a través de diferentes tipos de hábitats (Hilty y Brown 1986, Jaramillo y Burke 1999), lo que podría verse reflejado en una amplia variación en los fenotipos de las historias de vida (Niewirowski 2001) y que podría modificar también los presupuestos de tiempo en actividades.

Son necesarios e importantes más trabajos de este tipo en el neotrópico, que incrementen el poco conocimiento existente sobre la biología general de las aves en esta zona y sus requerimientos energéticos y habitacionales (Stattersfield *et al.* 1998) que permitan entender las diversas relaciones de las especies y sus ambientes (Stuchbury y Morton 2001).

Finalmente, poder dar a conocer algunos aspectos de la historia natural del turpial amarillo es un paso más para comprender la gran diversidad de comportamientos y adaptaciones de las aves de estas zonas.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Adams, PA., Robertson, GJ., Jones IL.** 2000. Time-activity budgets of harlequin ducks molting in the Gannet Islands, Labrador. *Condor*. Vol. 102 No. 3. Pp. 703 – 708. Agriculture. 46 p.
- Alonso, JA., Alonso, JC.** 1993. Age-related differences in time budgets and parental care in wintering common cranes. *The auk*. Vol. 110. No. 1. Pp. 78 – 88.
- Álvarez-López, H.** 1999. Guía de las Aves de la Reserva Natural Laguna del Sonso. *Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC*. Santiago de Cali, Colombia. 60 pp.
- Ashkenazie, S., Uriel, S.** 1979. Time-energy budget of the semipalmated sandpiper *Calidris pusilla* at Barrow, Alaska. *Ecology*. Vol. 60. No. 4. Pp. 783-799.
- Asokan, S., Ali, AMS.** 2010. Time-activity budget of White-breasted Kingfisher *Halcyon smyrnensis* in Cauvery Delta Region, Tamil Nadu, India. *Advances in Biological Research*. Vol 4. No. 6. Pp. 288 – 291.
- Austin, JE.** 1987. Activities of postbreeding lesser scaup in southwestern Manitoba. *Wilson Bulletin*. Vol. 99. No. 3. Pp. 448 – 456.
- Avilés, J.** 2003. Time budget and habitat use of the common crane wintering in dehesas in southwestern Spain. *Canadian Journal of Zoology*. Vol 81. Pp. 1 – 6.
- Azevedo, CS., Ferraz, JB., Tinoco, HP., Young, RJ., Rodrigues, M.** 2010. Time-activity budget of greater Rheas. *Acta Ethologica*. Vol. 13. No. 2. Pp. 109 – 117.
- Begon, M., Townsend, CR., Harper, JL.** 2005, *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Wiley-Blackwell. Cuarta Edición. 752 pp.
- Betts, BJ., Jenni, DA.** 1991. Time budgets and the adaptiveness of polyandry in northern jacanas. *Wilson Bulletin*. Vol. 103. No. 4. Pp. 578 – 597.
- Bibby, CJ., Burgess, ND., Hill, DA., Mustoe, S.** 2000. *Bird census techniques*. 2 ed. Academic Press. London, United Kingdom. 302 p.
- Biedenweg, DW.** 1983. Time and energy budgets of the mockingbird (*Mimus polyglottos*) during the breeding season. *The Auk*. Vol. 100. Pp. 149 – 160.

Block, WM., Brennan, LA. 1993. The habitat concept in ornithology: Theory and applications. Pp. 35 – 91. *En: Power. DM (ed). Current Ornithology. Vol 11.* Plenum Press, New York, USA. 306 pp.

Boettcher, R., Haig, SM. 1994. Behavioral patterns and nearest neighbor distances among nonbreeding american avocets. *The Condor.* Vol. 96. Pp. 973 – 986.

Bradley, DW. 1985. The effects of visibility bias on time-budget estimates of niche breadth and overlap. *The Auk.* Vol. 102. Pp. 493 – 499.

Breitwisch, R., Merritt, R., Whitesides, GH. 1984. Why do Northern Mockingbirds feed fruit to their nestlings?. *The Condor.* Vol. 86. Pp. 281 – 287

Burt, DB. 1996. Habitat use patterns in cooperative and non-cooperative breeding birds: Testing predictions with western scrub jays. *Wilson Bulletin.* Vol. 108. No. 4. Pp. 712 – 727.

Cadena, CD., Cuervo, AM., Lanyon, SM. 2004. Phylogenetic relationships of the Red-bellied Grackle (Icteridae : *Hypopyrrhus pyrohypogaster*) inferred from mitochondrial DNA sequence data. *The Condor.* Vol. 106. No. 3. Pp. 664-670.

Cadena, CD., Devenish, C., Silva, N. 2002. First observations on the nesting behavior of the colombian Mountain-grackle (*Macroagelaius subalaris*), a probable cooperative breeder. *Ornitologia Neotropical.* Vol. 13. Pp. 301 – 305.

Caithamer, DF., Gates, RJ., Tacha, TC. 1996. A comparison of diurnal time budgets from paired interior canada geese with and without offspring. *J Field Ornithology.* Vol. 67. No. 1. Pp. 105 – 113.

Caraco, T. 1979. Time budgeting and group size: A test of theory. *Ecology.* Vol. 60. No. 3. Pp. 618-627.

Catterall, CP., Kikkawa, J., Gray, C. 1989. Inter-related age-dependent patterns of ecology and behaviour in a population of silvereys (Aves: Zosteropidae). *Journal of Animal Ecology.* Vol. 58. Pp. 557 – 570.

Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forests. *En: Seasonally Dry Tropical Forests.* Bullock, SH., Mooney, HA., Medina, E. (eds). *Cambridge University Press.* New York, USA. 472 pp.

Ceballos, G., García, A. 1994. Conserving neotropical biodiversity: The role of dry forests in Western Mexico. *Conservation Biology.* Vol. 9. No. 6. Pp. 1349 – 1356.

Cotgreave, P., Clayton, DH. 1994. Comparative analysis of time spent grooming by birds in relation to parasite load. *Behaviour.* Vol. 131. No. 3-4. Pp. 171 – 187.

Craig, RJ., Mitchell, ES., Mitchell, JE. 1988. Time and energy budgets of bald eagles wintering along the Connecticut River. *J Field Ornithology*. Vol. 59. No. 1. Pp. 22 – 32.

Darwin, CR. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. *John Murray*. United Kingdom. 502 pp.

Donnelly, RE., Sullivan, KA. 1998. Foraging proficiency and body condition of juvenile american dippers. *The Condor*. Vol. 100. Pp. 385 – 388.

Dwyer, TJ. 1975. Time budget of breeding gadwalls. *Wilson Bulletin*. Vol. 87. No. 3. Pp. 335 – 343.

Eaton, MD., Soberón, J., Peterson, T. 2008. Phylogenetic perspective on ecological niche evolution in american blackbirds (Family Icteridae). *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 94. Pp. 869 – 878.

Eberhard, L., Books, G., Anthony, R., Richard, WH. 1989. Activity budgets of canada geese during brood rearing. *The Auk*. Vol. 106. Pp. 218 – 224.

Ely, C. 1992. Time allocation by greater white-fronted geese: Influence of diet, energy reserves and predation. *The Condor*. Vol. 94. Pp. 857 – 870.

Engel, KA., Young, LS. 1992. Daily and seasonal activity patterns of common ravens in southwestern Idaho. *Wilson Bulletin*. Vol. 104. No. 3. Pp. 462 – 471.

Espino-Barros, R., Baldassare, GA. 1989. Activity and habitat use patterns of breeding caribbean flamingos in Yucatan, Mexico. *The Condor*. Vol. 91. Pp. 585 – 591.

Etter, A. 1993. Diversidad ecosistemica en Colombia hoy. *En Nuestra diversidad biótica. CEREC y Fundación Alejandro Ángel Escobar*. Pp. 43 – 61.

Ettinger, AO., King, JR. 1980. Time and energy budgets of the willow flycatcher (*Empidonax traillii*) during the breeding season. *The Auk*. Vol. 97. Pp. 533 – 546.

Fischer, DH. 1981. Winter time budgets of brown thrashers. *J. Field Ornithology*. Vol. 52. No. 4. Pp. 304 – 308.

Fraga, RM. 2005. Ecology, behavior and social organization of saffron cowled blackbirds *Xanthopsar flavus*. *Ornitología Neotropical*. Vol. 16. Pp. 15 – 29.

Fraga, RM. 2008. Phylogeny and behavioral evolution in the family Icteridae. *Ornitología Neotropical*. Vol. 19. Suppl. Pp. 61 – 71.

Fraga, RM., Di Giacomo, A. 2004. Cooperative breeding of the Yellow-rumped Marshbird (Icteridae) in Argentina and Paraguay. *The Condor*. Vol. 106. Pp. 671 – 673.

Gill, F. 2007. Ornithology. Tercera Edición. *W. H. Freeman*. New York, USA. 720 pp.

Goss-Custard, JD., Durell, S E A Le V Dit. 1987. Age-related effects in Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*. I. Foraging efficiency and interference. *Journal of Animal Ecology*. Vol. 56. No. 2. Pp. 521 – 536.

Goudie, RI., Ankney, CD. 1986. Body size, activity budgets, and diets of sea ducks wintering in Newfoundland. *Ecology*. Vol. 67. No. 6. Pp. 1475 – 1482.

Green, AJ., Fox, AD., Hughes, B., Hilton, GM. 1999. Time-activity budgets and site selection of White-headed Ducks, *Oxyura leucocephala*, at Burdur Lake, Turkey in late winter. *Bird Study*. Vol. 46. No. 1. Pp. 62-73.

Haverschmidt, FR. 1951. Notes on *Icterus nigrogularis* and *I. chrysocephalus* in Surinam. *The Wilson Bulletin*. Vol. 63, No. 1. Pp. 45 – 47.

Hilty, SL., Brown, WL. 1986. A guide to the birds of Colombia. *Princeton University Press*. New Jersey, USA. 836 p.

Hohman, WL., Rave, DP. 1990. Diurnal time-activity budgets of wintering canvasbacks in Louisiana. *Wilson Bulletin*. Vol. 102. No. 4. Pp. 645 – 65.

Hötker, H. 1999. What determines the time-activity budget of Avocets (*Recurvirostra avosetta*)?. *Journal of Ornithology*. Vol. 140. Pp. 57 – 71.

Huertas – Rodríguez, JC. 2005. Implementación de un sistema de información geográfica en la reserva natural de la sociedad civil Sanguaré, San Onofre – Colombia. Tesis de Especialización. Facultad de Ingeniería, Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia.

Instituto Alexander von Humboldt. 1998. El bosque seco tropical (Bs – T) en Colombia. *Programa de inventarios de la Biodiversidad, Grupo de Exploraciones y Monitoreo Ambiental GEMA*. 24 pp.

Jaramillo, A., Burke, P. 1999. New world blackbirds: The icterids. *Princeton University Press*, New Jersey, USA. 431 p.

Johnson, KP., Lanyon, SM. 1999. Molecular systematics of the Grackles and allies, and the effect of additional sequence (Cyt B and ND2). *The Auk*. Vol. 116. No.3. Pp. 759 – 768.

Jones, GP., Kaly, UI. 1996. Criteria for selecting marine organisms in biomonitoring

studies. Pp. 29 – 48. *En: Detecting ecological impacts: Concepts and applications in coastal habitats. Academic Press. London, United Kingdom. 401 pp.*

Karasov, WH. 1990. Digestion in birds: Chemical and physiological determinants and ecological implications. *Studies in Avian Biology*. Vol. 13 .Pp. 391 – 415.

Kiis, A. 1984. Time-budgets of transient greenshanks in danmark. *The International Wader Study Group*. Vol. 42. Pp. 23 – 24.

Krebs, CJ. 2009. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 6th ed. Benjamin Cummings. San Francisco, USA. 655 pp.

Kronfeld-Schor, N., Dayan, T. 2003. Partitioning of Time as an Ecological Resource. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Vol. 34. Pp. 153 – 181.

Lafever, DH., Lafever, KE., Catlin, DH., Rosenberg, DK. 2008. Diurnal time budget of burrowing owls in a resident population during the non-breeding season. *The Southwestern Naturalist*. Vol. 53. No. 1. Pp. 29 – 33.

Lanyon, SM., Omland, KE. 1999. A molecular phylogeny of the blackbirds (Icteridae): Five lineages revealed by cytochrome-b sequence data. *The Auk*. Vol. 116. No. 3. Pp. 629 – 639.

Levenson, H. 1979. Time and activity budget of ospreys nesting in northern California. *The Condor*. Vol. 81. Pp. 364 – 369.

Lindell, C., Bosque, C. 1999. Notes on the breeding an roosting biology of troupials (*Icterus icterus*) in Venezuela. *Ornitología Neotropical*. Vol 10. Pp 85 – 90

Litzow, MA., Piatt, JF. 2003. Variance in prey abundance influences time budgets of breeding seabirds: evidence from pigeon guillemots *Cepphus columba*. *Journal of Avian Biology*. Vol. 34 .Pp. 54 – 64.

Losito, MP., Mirarchi, RE., Baldassarre, GA. 1989. New techniques for time-activity studies of avian flocks in view-restricted habitats. *J. Field Ornithology*. Vol. 60. No. 3. Pp. 388 – 396.

Losito, MP., Mirarchi, RE., Baldassarre, GA. 1990. Summertime activity budgets of hatching-year mourning doves. *The Auk*. Vol. 107. Pp. 18 - 24

Mace, R. 1989. A comparison of great tits' (*Parus major*) use of time in different daylengths at three european sites. *Journal of Animal Ecology*. Vol. 58. No. 1. Pp. 143 – 151.

- MacLean, AAE.** 1986. Age-specific foraging ability and the evolution of deferred breeding in three species of gulls. *Wilson Bulletin*. Vol. 98. No. 2. Pp. 267 – 279.
- Maillard, O., Herrera, M.** 2007. El nido y huevos del tortolito (*Lamprosar tanagrinus*) en el noreste de Bolivia. *Kempffiana*. Vol. 3. No. 1. Pp. 25 – 27.
- Malpica-Moreno, DM., Rodríguez-A, ER.** 2003. Aves que anidan y habitan en el Jardín Botánico José Celestino Mutis. *Universidad Distrital Francisco José de Caldas*. Bogotá, Colombia. 202 pp.
- Masman, D., Daan, S., Dijkstra, C.** 1988. Time allocation in the Kestrel (*Falco tinnunculus*), and the principle of energy minimization. *Journal of Animal Ecology*. Vol. 57. No. 2. Pp. 411-432.
- Maxson, SJ. y Pace, RM III.** 1992. Time activity budgets and habitat use of ring-necked duck ducklings in northcentral Minnesota. *Wilson Bulletin*. Vol 104. No. 3. Pp. 472-484.
- Michot, TC., Woodin, MC., Adair, SE., Moser, EB.** 2006. Diurnal time-activity budgets of redheads (*Aythya americana*) wintering in seagrass beds and coastal ponds in Louisiana and Texas. *Hydrobiologia*. Vol. 567. No. 1. Pp. 113 – 128.
- Moe, B., Stølevik, E., Bech, C.** 2005. Ducklings exhibit substantial energy-saving mechanisms as a response to short-term food shortage. *Physiological and Biochemical Zoology*. Vol. 78. No. 1. Pp. 90 – 104.
- Morris, D.** 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology*. Vol. 68 No. 2. Pp. 362 – 369.
- Muñoz, MC., Fierro-Calderón, K., Rivera-Gutierrez, HF.** 2007. Las aves del campus de la universidad del Valle, una isla verde urbana en Cali, Colombia. *Ornitología Colombiana*. Vol 5. Pp. 5 - 20
- Muzaffar, SB.** 2004. Diurnal time-activity budgets in wintering ferruginous pochard *Aythya nyroca* in Tanguar Haor, Bangladesh. *Forktail*. Vol. 20. Pp. 25 – 27.
- Neumann, DR.** 2001. The Activity budget of free-ranging common dolphins (*Delphinus delphis*) in the northwestern Bay of Plenty, New Zealand. *Aquatic Mammals*. Vol. 27. No. 2. Pp. 121 – 136
- Newton, I.** 1998. Population Limitation in Birds. *Academic Press Limited*. London, United Kingdom. 597 pp.
- Niewiarowski, P.** 2001. Energy budgets, growth rates, and thermal constraints: Toward an integrative approach to the study of life-history variation. *The American Naturalist*. Vol. 157. No. 4. Pp. 421 – 433.

Ocampo, D., Estrada-Flórez, MC., Muñoz, JM., Londoño, LV., David, S., Valencia, G., Morales, PA., Garizabal, JA., Cuervo, AM. en prensa. Breeding biology of Red-bellied grackle (*Hypopyrrhus pyrohypogaster*), a threatened cooperative breeder of the colombian Andes.

Ochoa, J. M., Cuervo-Maya, A. 1998. Apuntes sobre la nidificación del Cacique Candela (*Hypopyrrhus pyrohypogaster*) en el municipio de Barbosa. *Bol. Soc. Antioqueña Ornitol.* Vol. 9. Pp. 61– 68.

Orians, GH. 1961. The ecology of blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecological Monographs.* Vol. 31. No. 3. Pp. 285 – 312.

Palmer, AG., Nordmeyer, DI., Roby, DD. 2001. Factors influencing nest attendance and time-activity budgets of peregrine falcons in interior Alaska. *Arctic.* Vol. 54. No. 2. Pp. 105 – 114.

Pietz, PJ. 1986. Daily activity patterns of south polar and brown skuas near Palmer Station, Antarctica. *The Auk.* Vol. 103. Pp. 726 – 736.

Plumpton, DL., Andersen, DE. 1997. Habitat use and time budgeting by wintering ferruginous Hawks. *The Condor.* Vol. 99. Pp. 888 – 893.

Proctor, NS., Lynch PJ. 1993. Manual of Ornithology: Avian Structure and Function. *Yale University Press.* Connecticut, USA. 352 pp.

Quinn, GP., Keough, MJ. 2008. Experimental desing and data analysis for Biologists. Séptima edición. *Cambridge University Press.* New York, USA. 537 pp.

Ralph, CJ., Geupel, GR., Pyle, P., Martin, TE., DeSante, DF., Milá, B. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany,CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of

Ratcliffe, N., Furness, R., Hamer, K. 1998. The interactive effects of age and food supply on the breeding ecology of great squash. *Journal of Animal Ecology.* Vol. 67. No. 6. Pp. 853 – 862.

Renjifo, LM., Franco-Maya, AM., Amaya-Espinel, JD., Kattan, GH., Lopez-Lanús, B (eds). 2002. Libro rojo de aves de Colombia. Serie de Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. *Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente.* Bogotá, Colombia. 562 p.

Rodway, MS. 1998. Activity patterns, diet, and feeding efficiency of Harlequin Ducks breeding in northern Labrador. *Canadian Journal of Zoology.* Vol. 76. Pp. 902 – 909.

- Schartz, RL. y Zimmerman JL.** 1971. Time and energy budget of the male dickcissel (*Spiza americana*). *The Condor*. Vol 73. Pp 65 . 76.
- Searcy, WA.** 1978. Foraging success in three age classes of glaucous-winged gulls. *The Auk*. Vol. 95. Pp. 586 – 588.
- Stattersfield, AJ., Crosby, MJ., Long, AJ., Wege, DC.** 1998. Endemic Bird Areas of the World. Priorities for Biodiversity Conservation. Bird Conservation Series No. 7. *BirdLife International*.
- Stephens, DW., Brown, JD., Ydenberg, RC.** 2007. Foraging: Ecology and Behavior. 2007. *The University of Chicago Press, Chicago*. London, United Kingdom. 576 pp.
- Stutchbury, BJM., Morton, ES.** 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. Primera edición. Academic Press. London, United Kingdom. 165 p.
- Sullivan, KA.** 1988. Ontogeny of time budgets in yellow-eyed juncos: Adaptation to ecological Constraints. *Ecology*. Vol. 69. No. 1. Pp. 118-124.
- Sullivan, KA.** 1989. Predation and Starvation: Age-Specific Mortality in Juvenile Juncos (*Junco phaeotus*). *Journal of Animal Ecology*. Vol. 58. No. 1. Pp. 275 – 286.
- Thompson, JD., Baldassare, GA.** 1991. Activity patterns of nearctic dabbling ducks wintering in Yucatan, Mexico. *The Auk*. Vol. 108. Pp. 934 – 941.
- Tome, MW.** 1991. Diurnal activity budget of female ruddy ducks breeding in Manitoba. *Wilson Bulletin*. Vol. 103. No. 2. Pp. 183 – 189.
- Torres-Fallas, S.** 2010. Descripción del nido y de los huevos de *Icterus prothemelas* (bolsero capuchinegro/black-cowled oriole), Aves: Icteridae, Tapanti, Costa Rica. *Zeledonia*. Vol. 14. No. 1. Pp. 28 – 30.
- Utter, J., LeFebvre, E.** 1973. Daily energy expenditure of purple martins (*Progne subis*) during the breeding season: Estimates using D2O(18) and time budget methods. *Ecology*. Vol. 54. No. 3. Pp. 597 – 604.
- Verbeek, NAM.** 1972. Daily and annual time budget of the yellow- billed magpie. *The Auk*. Vol. 89. Pp. 567 – 582.
- Verner, J.** 1965. Time budget of the male long-billed marsh wren during the breeding season. *The Condor*. Vol. 67. Pp. 125 – 139
- Vitz, AC., Rodewald, AD.** 2007. Vegetative and fruit resources as determinants of habitat use by mature-forest birds during the postbreeding period. *The Auk*. Vol. 124. No. 2. Pp. 494 – 507.

- Voříšek P., Klvaňová A., Wotton S., Gregory R. D. (eds).** 2008. A best practice guide for wild bird monitoring schemes. Primera edición. *European Bird Census Council*. 150 pp.
- Wakeley, JS.** 1978. Activity budgets, energy expenditures, and energy intakes of nesting ferruginous Hawks. *The Auk*. Vol. 95. Pp. 667 – 676.
- Weathers, W., Sullivan, KA.** 1989. Juvenile foraging proficiency, parental effort, and avian reproductive success. *Ecological Monographs*. Vol. 59. No. 3. Pp. 223 – 246.
- White, AF., Heath, JP., Gisborne, B.** 2006. Seasonal timing of bald eagle attendance and influence on activity budgets of glaucous-winged gulls in Barkley Sound, British Columbia. *Waterbirds*. Vol. 29. No. 4. Pp. 497 – 500.
- Wikelski, M., Ricklefs, RE.** 2001. The physiology of life histories. *TRENDS in Ecology & Evolution*. Vol. 16. No 9. Pp. 479 – 481.
- Wolf, L., Hainsworth FR.** 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. *Ecology*. Vol 52, No. 6. Pp. 980 – 988
- Wolf, L., Hainsworth, F., Gill, F.** 1975. Foraging efficiencies and time budgets in nectar-feeding birds. *Ecology*. Vol. 56. No. 1. Pp. 117-128
- Zador, SG., Piati, JF.** 1999. Time budgets of common murrelets at a declining and increasing colony in Alaska. *The Condor*. Vol. 101. Pp. 149 – 152.
- Zar, JH.** 2010. Biostatistical analysis. Quinta edición. *Pearson Prentice Hall*. New Jersey, USA. 944 pp.
- Zicus, MC., y Hennes, SK.** 1993. Diurnal time budgets of breeding Common Goldeneyes. *Wilson Bulletin*. Vol. 105. No. 4. Pp. 680 – 685.