



Saltator maximus
David Ocampo ©

**COMPARACIÓN DE LA DEPREDACIÓN DE NIDOS DE AVES EN ISLAS Y BORDE
DEL RIO USANDO UNA APROXIMACIÓN EXPERIMENTAL**

DAVID OCAMPO RINCÓN

TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO

Asesor principal

GUSTAVO A. LONDOÑO

Ph.D candidate - Department of Zoology

University of Florida

Asesora enlace

VIVIAN P. PÁEZ. Ph.D.

Profesora Instituto de Biología

Universidad de Antioquia

UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Medellín, Colombia

Julio 2011

*La dedico a mi familia
a Maria
y al Hypopyrrhus*

AGRADECIMIENTOS

Son varias las personas a las que me gustaría agradecer que de una u otra forma contribuyeron en las diferentes etapas de mi trabajo de grado. Primero a Gustavo A. Londoño asesor principal de la investigación y amigo, por su apoyo y ayuda durante la elaboración de la idea, el trabajo en campo, el análisis de los datos y la elaboración del manuscrito, gracias por todas sus enseñanzas y por la confianza. En la toma de datos en campo recibí valiosa ayuda de varios amigos: Elkin Tenorio, Camilo Flórez, Adam Carter, Maria Camila Estrada, Santiago David, Giovanni Valencia, Alex Nina, Rachel Hannauer, Manuel Sánchez, Julio C. Bermudéz, Mario Loaiza, Jameson Brennan, Sarah Thorton, gracias por su compañía, las charlas y por aguantarse la ropa mojada mientras revisábamos las islas. Además, durante el análisis y escritura, me ayudaron mucho los comentarios y colaboraciones de Juan L. Parra, Kathryn Clark, Víctor Martínez, Jaime Garizábal, Johana M., Amparo Vallejo y Walter Weber.

El trabajo lo pude realizar enmarcado dentro del proyecto de Doctorado de mi asesor y gracias a su financiación de la Universidad de Florida y otras organizaciones, también quiero agradecer el apoyo económico de el Centro de Investigación CIEN-FCEN (CODI) - Universidad de Antioquia. Finalmente a Daniel Blanco por permitirnos realizar la investigación en la estación biológica “The Cock of the Rock”.

Quiero además agradecerle a muchas personas que durante mi proceso de formación tuvieron que ver con lo aprendido: Vivian P. Páez, Ricardo Callejas, Sandra Pérez, Marta Wolff, Felipe Blanco, gracias por las clases y el acompañamiento. A mis hermanos biólogos Maria, Jenny, Giovanni, Laura L., Paula, Laura G., Jaime y Santiago con los que sigo aprendiendo a querer y estudiar las aves, gracias por compartir sus conocimientos, por las charlas y las experiencias. También a los que siempre han estado ahí para orientarme en el estudio de las aves y la biología: Andrés Cuervo, Gustavo Suárez, Gabriel Colorado, Diego Calderón, Paulo Pulgarín, Juliana Cardona. También quiero agradecer a Silvia por su gran trabajo y paciencia.

...finalmente a mis padres y mi hermano con quienes conocí la biología desde temprana edad, a Maria por todo su amor y compañía, a todos los compas por estar ahí...

INDICE

1. RESUMEN	3
2. INTRODUCCIÓN	4
3. ÁREA DE ESTUDIO	7
4. METODOLOGÍA	8
4.1 Toma de datos	8
4.1.1 Nidos naturales	8
4.1.2 Nidos artificiales	8
4.2 Análisis de datos	10
5. RESULTADOS	13
5.1 Nidos naturales	14
5.1 Nidos artificiales	16
6. DISCUSIÓN	23
6.1. Nidos naturales y artificiales	23
6.2. Pros y contras del uso de nidos artificiales	25
6.3. Historias de vida	26
6.4. Conservación	27
7. BIBLIOGRAFÍA	28

ANEXOS.

LISTA DE FIGURAS

	Pg.
Figura 1. Ubicación del Valle del Kcosñipata (a) y foto del valle y río Kcosñipata (b) en la zona de amortiguación del Parque Natural del Manu, Perú.	7
Figura 2. Tipos de nidos de aves que anidan en los ambientes ribereños que utilicé para los experimentos: (a) simple en el suelo; (b) en copa; y (c) en Domo (<i>modificado de</i> Simon & Pacheco (2005)).	9
Figura 3. Nidos artificiales con huevos de plastilina ubicados en islas y zonas de borde del río: (a) simple en el suelo; (b) copa; y (c) domo.	10
Figura 4. Islas en el río Kcosñipata; (a) foto satelital de las islas; (b) foto de isla (flecha izq.) y borde de río (flecha der.) con vegetación dominada por Caña brava (<i>Gynerium sagittatum</i> , Poaceae) y pequeños arbustos; y (c) una de las islas que muestra el aislamiento por el río que se encontraba turbio y por encima de su nivel normal (dic. 2009).	13
Figura 5. Modelos predictivos de las TSD a través de toda la temporada reproductiva en los nidos naturales. Variación de la TSD en el periodo de incubación (línea oscura) y periodo completo (incubación y polluelos; línea clara).	16
Figura 6. Tipos de marcas registradas en los huevos de plastilina en los nidos artificiales. (a) (b) marcas de mamíferos (incisivos de roedor) o marsupiales pequeños; (c) marcas de pico de aves.	19
Figura 7. Modelos predictivos de las TSD a través de un periodo de exposición de los nidos artificiales de 20 días, simulando el periodo de incubación promedio encontrado en las aves que anidan en el área de estudio. Variación de la TSD en: (a) islas; (b) borde; (c) total área de estudio; y (d) sobreposición de los tres modelos anteriores.	20
Figura 8. Éxito reproductivo del total de área de estudio, las islas y los bordes con base en las TSD obtenidas mediante el programa MARK en los nidos artificiales. En cuadrados grises utilizando los modelos con el supuesto de que la TSD es constante y en círculos negros los modelos que predicen variaciones en la TSD de los nidos a lo largo del periodo de incubación.	21
Figura 9. Análisis de correspondencias múltiples que mostró, mediante vectores, la correlación entre las modalidades de las variables categóricas (tipo de hábitat / tipo de nido / tipo de marca / resultado) de los nidos artificiales.	22

LISTA DE TABLAS

	Pg.
Tabla 1.	15
Número de nidos naturales depredados (%) y TSD para cada uno de los dos ambientes y en total para toda la zona de estudio discriminando por tipo de nido. El Δ AIC es la diferencia del QAIC de cada modelo y el modelo con el menor QAIC. (a) Análisis durante solo el periodo de incubación, en la temporada reproductiva de 171 días; y (b) análisis teniendo en cuenta el periodo de polluelos, en la temporada reproductiva de 191 días.	
Tabla 2.	17
Número de nidos artificiales depredados (%) y TSD para cada uno de los dos ambientes y en total para toda la zona de estudio discriminando por tipo de nido. El Δ AIC es la diferencia del QAIC de cada modelo y el modelo con el menor QAIC.	
Tabla 3.	19
Número de nidos artificiales depredados (%) por los diferentes tipos de depredadores, para cada uno de los dos ambientes y los tres tipos de nidos usados. En esta tabla los n corresponden al total de nidos depredados.	

LISTA DE ANEXOS

(Ubicados al final del trabajo)

Anexo 1.

Matriz de supervivencia diaria de 70 nidos artificiales; (*i*) día en que se encontró el nido; (*j*) último día en que se revisó el nido y se encontraba activo; (*k*) día en que se encuentra el nido depredado, o para nidos exitosos último día del periodo de incubación en el que eclosionan los huevos; (R) resultado del nido 0 exitoso / 1 depredado; (H) número de nidos con esta misma historia; las siguientes son las covariables incluidas en el los diferentes modelos generados: (1) ubicación 1 isla / 0 borde; (2) - (3) Tipo de nido 1 - 0 copa / 0 - 1 domo / 0 - 0 simple; (4) altura del nido sobre el suelo 0 sobre el suelo (nidos simples) / 1 a aprox. 1,30 m sobre el suelo (nidos en copa y domo); y (5) tamaño de isla 0 pequeña ($724 \pm 124 \text{ m}^2$, $n = 4$) / 1 grande (2034 m^2 , $n = 1$).

Anexo 2.

Lista de especies que hacen uso de los hábitats creados por los ríos: (R/M) especies residentes / migratorias; de hábitos (A) acuáticos, (T) Terrestres *siempre asociados a fuentes de agua; (IR) indicios reproductivos encontrados en la zona, nidos viejos activos o comportamiento reproductivo como transporte de material de nido o de alimento; (IR I/B) indicios reproductivos en isla / borde de Bosque sobre las márgenes de los río; (TN) tipo de nido registrado en la zona y de las especies registradas (Hilty & Brown 1986; G. Londoño *com. pers.*); Hábitat en el cual fue registrado (R) río, (Q) quebrada, (B) interior de bosque, (ZA) zona abierta como orillas de carretera o con muy poca vegetación diferente lejos de las zonas del río. Nomenclatura y orden taxonómico propuesto por "South American Classification Committee" (SACC) (Remsen *et al.* 2011).

Anexo 3.

Éxito reproductivo de los nidos artificiales en el área de estudio y cada uno de los ambientes evaluados (islas/borde) en 19 días de exposición correspondientes a un periodo de incubación, con base en las TSD obtenidas mediante el programa MARK. Contrasto los dos éxitos reproductivos obtenidos para cada tratamiento usando dos modelos uno que asume TSD constantes y otro que permite ver la variabilidad de las TSD cada día.

1. RESUMEN

La depredación de nidos es uno de los principales factores que moldean las estrategias reproductivas de las aves. Debido a esto, selección debería favorecer aves que aniden en lugares en donde la depredación sea menor. Uno de estos lugares son las islas, que carecen de una gran diversidad de depredadores. Por esta razón decidí estudiar la depredación de nidos a lo largo del río Kcosñipata a 1550m en el PNN Manu-Perú, en donde hay islas y zonas del borde del río con vegetación similar. Para evaluar las tasas diarias de supervivencia (TSD) y tipos de depredadores en los dos tipos de zonas, monitoreé nidos naturales y nidos artificiales de 9 especies y analicé los datos en el programa MARK. La depredación en nidos naturales fue del 57%, de los 45 nidos encontrados en borde 30 fueron depredados y presentaron TSD de $0,975\pm 0,004$, mientras que en islas solo 7 nidos de los 20 nidos fueron depredados y presentaron TSD de $0,989\pm 0,004$. La depredación fue aumentando a lo largo de la temporada reproductiva. Por otra parte, la depredación de los nidos artificiales fue del 49% ($n = 70$), de los nidos en borde ($n = 35$) 22 fueron depredados y presentaron TSD de $0,944\pm 0,012$, mientras que en islas ($n = 35$) solo 12 nidos de fueron depredados y presentaron TSD de $0,989\pm 0,004$. Las TSD de los nidos fueron aumentando a medida que transcurrió el periodo de incubación. Los nidos sobre la vegetación, en copa y domo, fueron los que presentaron mayor depredación, mientras que los nidos simples sobre el suelo fueron los menos depredados, siempre en mayor proporción en bordes que en islas. Estas diferencias están explicadas por los tipos de depredadores que se encuentran en cada ambiente producto del aislamiento, las islas fueron barreras para mamíferos pequeños, marsupiales y serpientes, mientras que las aves depredaron nidos tanto en islas como en bordes de río. Por consiguiente las islas estarían siendo usadas como refugios para anidar, en donde el éxito reproductivo sería mayor por el aislamiento de depredadores terrestre. Encontramos que el uso de nidos artificiales fue muy útil para determinar los niveles de depredación y los tipos de depredadores a los que está expuesta la comunidad de aves en ambos ambientes. Detectar como pequeñas variaciones en las tasas de depredación, influyen en la supervivencia de los nidos de las aves, podría ser un primer paso para reconocer posibles variaciones en la dinámica de las poblaciones a escalas mayores, lo que permitirá generar estrategias de conservación efectivas, que tengan en cuenta la incidencia de las diversas condiciones ambientales en el éxito reproductivo.

Palabras clave: *aislamiento, MARK, nidos-artificiales, tasas diarias de depredación, depredadores de nidos.*

2. INTRODUCCIÓN

La mayoría de las aves muere durante el periodo de anidación (Skutch 1985, Ricklefs 1969, Martin 1992) en el que se ha identificado que la depredación es una de las principales causas de pérdida de las nidadas (Martin 1995, Martin & Menge 2000). Como una estrategia adaptativa, escoger determinado lugar para localizar el nido puede jugar un papel importante en la depredación (Boag 1987, Martin 1998, Martin 2001, Lloyd & Martin, 2004, Fontaine & Martin 2006a). Seleccionar lugares para anidar con coberturas vegetales determinadas o diferentes grados de aislamiento para reducir acceso a depredadores, podrían ser una respuesta a la presión ejercida por los diferentes depredadores, particularmente alta en áreas tropicales (Skutch 1985, Martin 1993a, 1993b, Lloyd *et al.* 2005, Tewksbury *et al.* 2006, Miller *et al.* 2007). Características particulares de aislamiento y cobertura vegetal se pueden encontrar en islas (Remsen & Parker 1983), las cuales proveen un resguardo a las aves contra muchos depredadores (Willms & Crawford 1989, Lokemoen & Woodward 1992, Zoellick *et al.* 2004). Por esta razón nuestro objetivo fue evaluar las diferencias en las tasas diarias de supervivencia y los tipos de depredadores de nidos entre las islas de un río y el borde del río con una vegetación similar.

Las islas proveen ambientes favorables para la radiación adaptativa y establecimiento de especies, que colonizan gradualmente aprovechando las oportunidades ecológicas disponibles (Gill 2007, Jørgensen *et al.* 2007). Esto ha sido estudiado en muchas islas oceánicas a través de la historia, pero poca es la información que se tiene sobre islas continentales, por lo cual me voy a enfocar solo en estas últimas. La anidación en diferentes tipos de islas se ha estudiado en lagos (Lokemoen & Woodward 1992, Willms & Crawford 1989) y ríos (Zoellick *et al.* 2004), en donde encontraron que las visitas de depredadores terrestres decrecen cuando aumenta el aislamiento. En áreas Neotropicales se han desarrollado estudios comparativos sobre la depredación de nidos en islas en Panamá (Loiselle & Hoppes 1983, Sieving 1992) con zonas del continente, en las que han encontrado diferencias marcadas en el éxito reproductivo y en los tipos de depredadores. La mayoría de estas islas continentales se localizan en grandes cuerpos de agua, los cuales crean una barrera de aislamiento evidente con el continente, pero en las islas localizadas en pequeños cuerpos de agua,

como en pequeños ríos Andinos (D. Ocampo *obs. pers.*) en donde la distancia entre el continente y la isla es de unos pocos metros, el cauce del río puede no ser una barrera de aislamiento importante.

El aislamiento creado por los cuerpos de agua reduce la comunidad de depredadores que pueden tener acceso a los nidos de las aves. Cuerpos de agua limitan el movimiento de depredadores terrestres (e.g., mamíferos y reptiles; Zoellick et al. 2004, Weatherhead & Blouin-Demers 2004) a islas, pero depredadores aéreos de los nidos como otras aves, no deberían verse limitados por estos. Otro factor importante en la estrategia reproductiva de cada especie, que es el resultado de su historias de vida, son los comportamientos reproductivos reflejados en las diferentes arquitecturas de los nidos que construye y los diferentes materiales utilizados, como una adaptación a los diferentes ambientes de anidación (Hansell 2000). Si bien, los diferentes tipos de nidos y sus ubicaciones son estrategias propias de cada especie que ha persistido exitosamente (Hansell 2000, Gill 2007), se ha encontrado que existen diferencias en los porcentajes de depredación entre los tipos de nidos (Oniki, 1979, Martin 1987, Major & Kendal 1996, Pangau-Adam *et al.* 2006), dada por las diferencias en la detección por parte de los tipos de depredadores que conforman la comunidad en un ambiente determinado (Skutch 1985, Sieving 1992). A pesar de que la distancia entre las islas y el borde del río Kcosñipata no son mayores a los 14 m, mi hipótesis es que esta distancia provee cierto grado de aislamiento contra algunos depredadores del borde de bosque. Si es así, predigo que existirán diferencias entre las tasas de supervivencia diaria y los tipos de depredadores entre ambos ambientes, por consiguiente las islas estarían siendo usadas como refugios para anidar, en donde el éxito reproductivo sería mayor. Adicionalmente, probaré la hipótesis de que variaciones específicas entre especies en el diseño de sus nidos y sus ubicación, determina diferencias interespecíficas en la vulnerabilidad de los nidos a los diferentes tipos de depredadores en las islas y los bordes del río.

Para evaluar si existe diferencia en la supervivencia diaria entre los individuos que anidan en las islas o en los bordes de río y sus tipos de nidos, realice dos aproximaciones, una experimental con nidos artificiales y otra con nidos naturales. En este estudio desarrollé un experimento con nidos artificiales localizados en las islas y en el borde del río. Los nidos artificiales han sido una herramienta, ampliamente utilizada, para entender patrones de depredación (Martin 1987, Sieving 1992, Major & Kendal

1996, Marini & Melo 1998, Davison & Bollinger 2000, Schmidt *et al.* 2001, Pärt & Wretenberg 2002, Villard & Pärt 2003, Batáry *et al.* 2004, Burken *et al.* 2004, Faaborg 2004, Moore & Robinson 2004, Weatherhead & Blouin-Demers 2004, Lloyd 2006, Pangau-Adam *et al.* 2006). Estudios comparativos, han ayudado a entender la presión ejercida por depredadores sobre los nidos (Loiselle & Hoppes 1983, Vander Haegen & Degraaf 1996, Pärt & Wretenberg 2002, Villard & Part 2003, Moore & Robinson 2004) y los tipos de depredadores a los que están expuestas las comunidades de aves (Lloyd 2006, Marini & Melo 1998, Martin 1987, Schmidt *et al.* 2001, Weatherhead & Blouin-Demers 2004). Con este tipo de aproximaciones, evaluaré diferencias en las tasas diarias de depredación y los tipos de depredadores a los cuales están expuestos los nidos en las islas y en los bordes del bosque.



3. ÁREA DE ESTUDIO

Realice el estudio en la estación biológica “The Cock of the Rock” ($13^{\circ} 0.39' 19.40''$ S - $71^{\circ} 3.29' 48.50''$ W), ubicada en la zona de amortiguación de el Parque Natural del Manu, al sureste de Perú entre los departamentos de Cusco y Madre de Dios. El PN Manu con un área de 1'881.200 ha. hace parte del Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SINANPE) del Perú, además fue declarado en 1977 por la UNESCO como reserva de la biosfera (Franke *et al.* 2005, Patterson *et al.* 2006a, 2006b). Se extienden desde la Puna hasta las tierras bajas amazónicas, presentando uno de los lugares más ricos en avifauna en el mundo con más de 1000 especies registradas (Walker *et al.* 2006). La estación de muestreo se encuentra en la parte baja del Valle del Kcosñipata (Fig. 1) a 1450 m, en bosque nublado Andino que presenta un dosel promedio de 25 m de altura. La temperatura media anual es de 18.3°C (min-máx. = 12.1 a 26.6°C) (Londoño 2009) y la precipitación de 521 mm con temporada de fuertes lluvias desde noviembre hasta abril y periodo seco entre mayo y agosto (Ocampo & Londoño 2011).

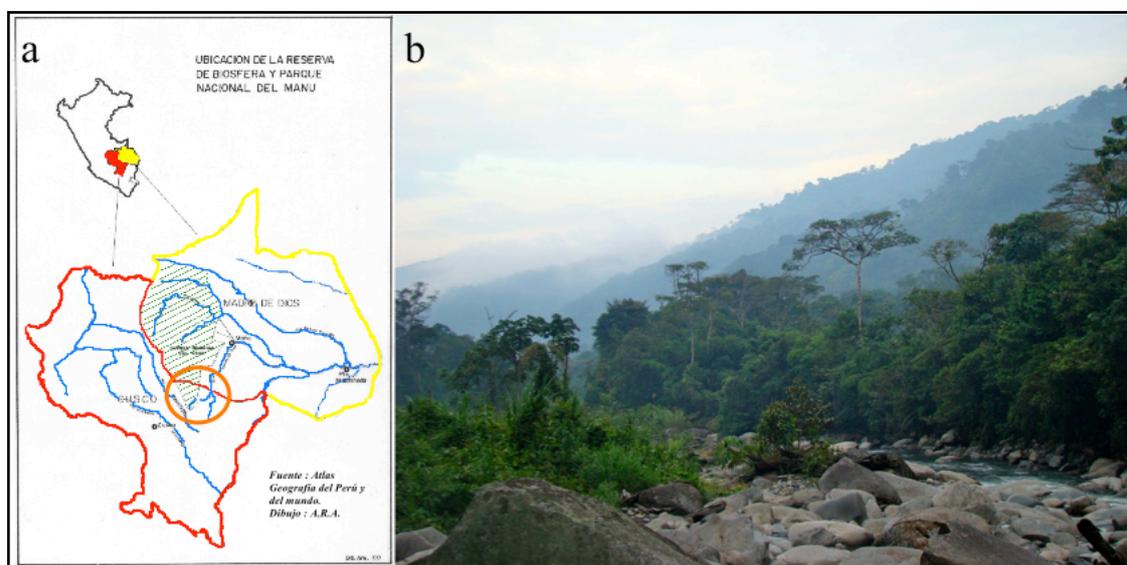


Figura 1. Ubicación del Valle del Kcosñipata (a) y foto del valle y río Kcosñipata (b) en la zona de amortiguación del Parque Natural del Manu, Perú.

4. METODOLOGÍA

4.1 Toma de datos

En éste estudio utilicé cinco islas localizadas en 3 km a lo largo del río Kcosñipata que cruza la zona de estudio. Medí el área de las islas utilizando una cuerda de 3 m y una brújula, con las que tracé el perímetro de las islas para luego graficarlo con vectores y realizar los cálculos en el software HighDesing 1.8. Con la misma cuerda, medí las distancias de aislamiento de cada isla al borde y determiné la profundidad del río en estas zonas. Adicionalmente, describí las islas y las zonas de borde del río que presentaban iguales características de cobertura vegetal.

4.1.1 Nidos naturales.—Entre julio y diciembre de 2008 y 2009, época en que ocurre el pico de actividad reproductiva en el área de estudio (G. Londoño *com. pers.*), realice búsquedas exhaustivas de nidos en las islas y en las zonas de borde del río utilizando la metodología propuesta por Martin & Geupel (1993). En los nidos encontrados tomé temperatura de incubación mediante dos sensores térmicos. Uno de los sensores fue colocado debajo de los huevos para tomar datos de ritmos de incubación y microclima del nido, el segundo fue atado a la pared externa del nido para tomar datos de temperatura ambiental. Ambos sensores se conectaron a un U-12 HOBO data-logger (Onset Computer Corporation, <http://www.onsetcomp.com>) que fue programado para tomar temperaturas cada minuto. Adicionalmente, realicé observaciones para coleccionar información sobre cuidado parental durante la incubación y el cuidado de los polluelos, e instale cámaras trampa en algunos nidos para determinar los tipos de depredadores que los visitaban. Toda esta información de actividad reproductiva de los nidos me permitió determinar nidos exitosos o depredados y recolectar información importante sobre historia natural de las especies que anidan en estos ambientes creados por el río.

4.1.2 Nidos artificiales.— A lo largo del tramo del río, ubique 70 (35 islas - 35 borde) nidos artificiales construidos con nidos viejos de la temporada reproductiva anterior que conservaban sus materiales en buen estado. Diseñe los tres tipos de nidos con bases en los nidos encontrados de las especies que anidan tanto en las islas como en

el borde: simple en el suelo (S) (Fig. 2a) y nidos ubicados sobre la vegetación a 1,5 m de altura en forma de copa (C) (Fig. 2b) y domo (D) (Fig. 2c). En ellos coloque dos huevos de plastilina (no tóxica) (Batáry *et al.* 2004) de color rosa con manchas marrones, para simular la coloración de los huevos naturales en nidos S y en C, y de color blancos en los nidos con forma de D en donde los huevos no eran visibles; estos huevos conservan las marcas hechas por los depredadores. Utilice dos huevo por nido, debido a que fue el tamaño de puesta que identifique para las especies que anidan en las islas y el bordes del río. Sus medidas estuvieron basadas en las medidas aproximadas de los huevos de las especies anidando en la zona en cada tipo de nido, así, los huevos de nidos simples midieron 27 x 21 mm, en copa 20 x 15 mm y en domo 17 x 13 mm.

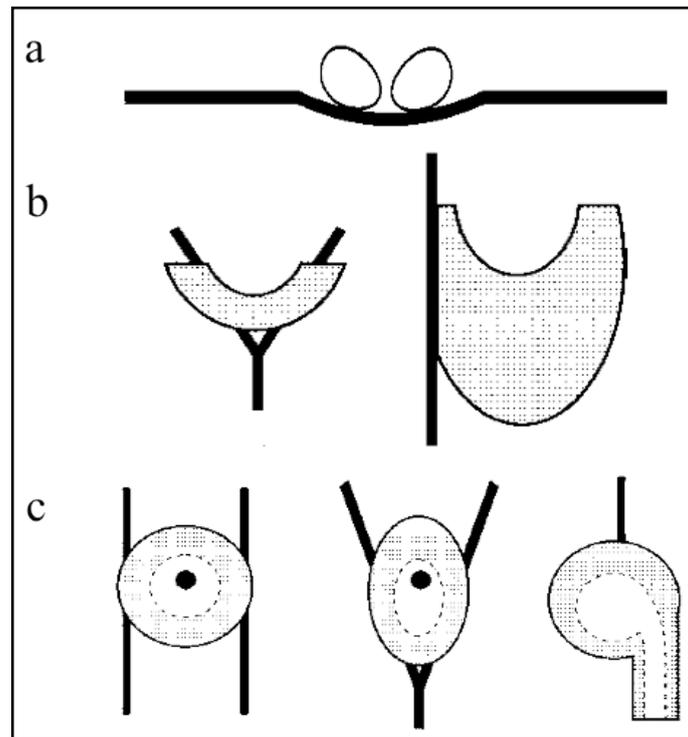


Figura 2. Tipos de nidos de aves que anidan en los ambientes ribereños que utilicé para los experimentos: (a) simple en el suelo; (b) en copa; y (c) en Domo (*modificado de* Simon & Pacheco (2005)).

Ubique los nidos de manera espacial y vertical (Fig.3) de forma aleatoria y proporcional a la abundancia natural (coloqué el número máximo para cada tipo de nido reportado para cada isla y borde de río) en las zonas utilizadas por las aves para la

construcción de sus nidos, identificadas gracias a observaciones previas durante dos temporadas reproductivas anteriores. Después de la instalación de los nidos artificiales el 3 de octubre del 2009, revisé los nidos cada tres días (día 3, 6, 9, 12, 15, 19) durante 19 días de exposición, basado en el periodo promedio de incubación de las aves que anidan en las islas (19 ± 4 días, $n = 8$ spp.), luego de los cuales fueron removidos el 22 de octubre. Durante cada visita anoté para cada nido si seguía activo (ninguna marca) o si había sido depredado (presentaba alguna marca / no se encontraban uno de los huevos (depredación parcial) o los dos huevos (depredación total)). Para determinar los tipos de depredadores describí y clasifiqué las marcas en: pico (marcas de ave, confirmadas por pruebas con juvenil de *Psarocolius atrovirens*), colmillo (mamífero pequeño o marsupial, posteriormente confirmados con ayuda de especialista (V. Martínez com. pers.)) y desconocida (marcas indeterminadas o perdidas de huevos parcial o total); y previo registro fotográfico retiraba el nido del experimento.



Figura 3. Nidos artificiales con huevos de plastilina ubicados en islas y zonas de borde del río: (a) simple en el suelo; (b) copa; y (c) domo.

4.2 Análisis de datos

Para estimar los patrones de incubación, que permiten determinar los ritmos de actividad de los nidos naturales y el éxito o el momentos de depredación en los nidos naturales, cuantifiqué la duración y el número de eventos de fluctuación de la

temperatura, producidos por las salidas de adulto a forrajear (periodos fríos) y su retorno al nido a incubar (periodos cálidos). Para esto, seguí la metodología sugerida por Cooper & Miles (2005) que consiste en convertir las temperaturas leídas por los U-12 HOBO data-logger (Onset Computer Corporation, <http://www.onsetcomp.com>) en un archivo de texto, el cual es transformado a un archivo de sonido utilizando el software Rhythm. Adicionalmente, Rhythm crea un algoritmo que detecta todos los intervalos en los que la temperatura fluctúa para estimar en número y duración de los viajes dentro y fuera del nido, y el porcentaje del tiempo que el adulto gasta incubando los huevos (Londoño *et al.*, 2008). Finalmente todo es analizado y visualizado mediante el software Raven Pro 1.3 (Cornell Lab of Ornithology).

Mediante el programa MARK (White & Burnham 1999) que utiliza una generalización del estimador de análisis de máxima verosimilitud de Bart and Robson (1982) construí modelos de supervivencia de nidos para determinar las Tasas de Supervivencia Diaria (TSD) de los nidos naturales y artificiales, es decir la probabilidad de que un nido sobreviva un día. Este programa usa cinco piezas de información claves para cada nido (Anexo 1): (1) el día en que se encontró el nido (i); (2) el último día en que se revisó el nido y se encontraba activo (j); (3) el día en que se encuentra el nido depredado, o para nidos exitosos último día del periodo de incubación (k); (4) resultado del nido, es decir si fue exitoso = 0 o depredado = 1 (R); y (5) el número de nidos con esta misma historia (H). Adicionalmente, integre a la matriz cinco covariables para evaluar su influencia en la TSD: (1) la ubicación del nido, isla = 1 o borde = 0; (2) - (3) el tipo de nido copa = 1 - 0, domo = 0 - 1 y simple = 0 - 0; (4) la altura del nido, sobre el suelo para nidos simples = 0 y a 1,50 m sobre el suelo para nidos en copa y domo = 1; y (5) el tamaño de la isla en el que se encontraba el nido pequeña = 0 y grande = 1. En nidos naturales además, realice los mismos cálculos de TSD teniendo en cuenta el periodo de polluelos.

MARK utiliza cinco supuestos al correr los modelos: (1) se puede saber correctamente la edad de los huevos cuando se encuentra en nido; (2) los nidos depredados se determinan correctamente; (3) al encontrar un nido y revisarlo subsecuentemente no influye en su supervivencia; (4) las pérdidas de nidadas son independientes; y (5) hay homogeneidad en la tasa de supervivencia diaria de los nidos (Dinsmore *et al.* 2002).

Construí un modelo para predecir los cambios en las TSD a lo largo del periodo de incubación en toda la zona de estudio y por cada tipo de hábitat (Isla/Borde) para los nidos artificiales, y para los nidos naturales un modelo para predecir variaciones en las TSD a través de la temporada reproductiva, esto permite eliminar el supuesto de que la depredación es constante durante todo el periodo de incubación (Jehle *et al.* 2004). Cada uno de los modelos de TSD presentan un 95% de intervalo de confianza y su soporte es rigurosamente evaluados usando el modelo de selección de el Criterio de Información de Akaike (AIC *en ingles*) (Akaike 1973). Con base en las TSD en los en nidos artificiales, en donde el tamaño de muestra y la información recolectada lo permitía, cuantifique el éxito reproductivo total durante todo el periodo de incubación (19 días) en el total del área de estudio, las islas y los bordes, y realicé comparaciones entre el éxito reproductivo obtenido utilizando TSD constantes y TSD variables a lo largo de los días de exposición.

Adicionalmente, construí tablas de contingencias con una prueba chi-cuadrado para establecer dependencia entre porcentajes de depredación y el tipo de hábitat, depredación en los diferentes tipos de nidos, y los tipos de marca entre hábitats y entre tipos de nidos. Finalmente, para generar un modelo predictivo que muestre la relación de dependencia entre las modalidades de las variables categóricas (tipo de hábitat / tipo de nido / tipo de marca / resultado) realicé un análisis de correspondencias múltiples.

5. RESULTADOS

Las islas tienen un área promedio (\pm DS) de $986 \pm 595 \text{ m}^2$ ($n = 5$), por sus diferencias en tamaño cuatro de ellas pueden ser clasificadas como islas pequeñas $724 \pm 124 \text{ m}^2$ y una como isla grande (2034 m^2) (Fig. 4a). Las islas están separadas del borde del río por unos pocos metros de distancia ($7,25 \pm 4,40 \text{ m}$; $n = 10$) en donde la profundidad fue de $76 \pm 31 \text{ cm}$ ($n = 10$). Estos ambientes creados por el río son zonas rocosas y arenosas en las que la vegetación está dominada por Caña brava (*Gynerium sagittatum*, Poaceae) con pequeños arbustos y árboles dispersos de no más de 5 m de altura (Fig. 4b, c).

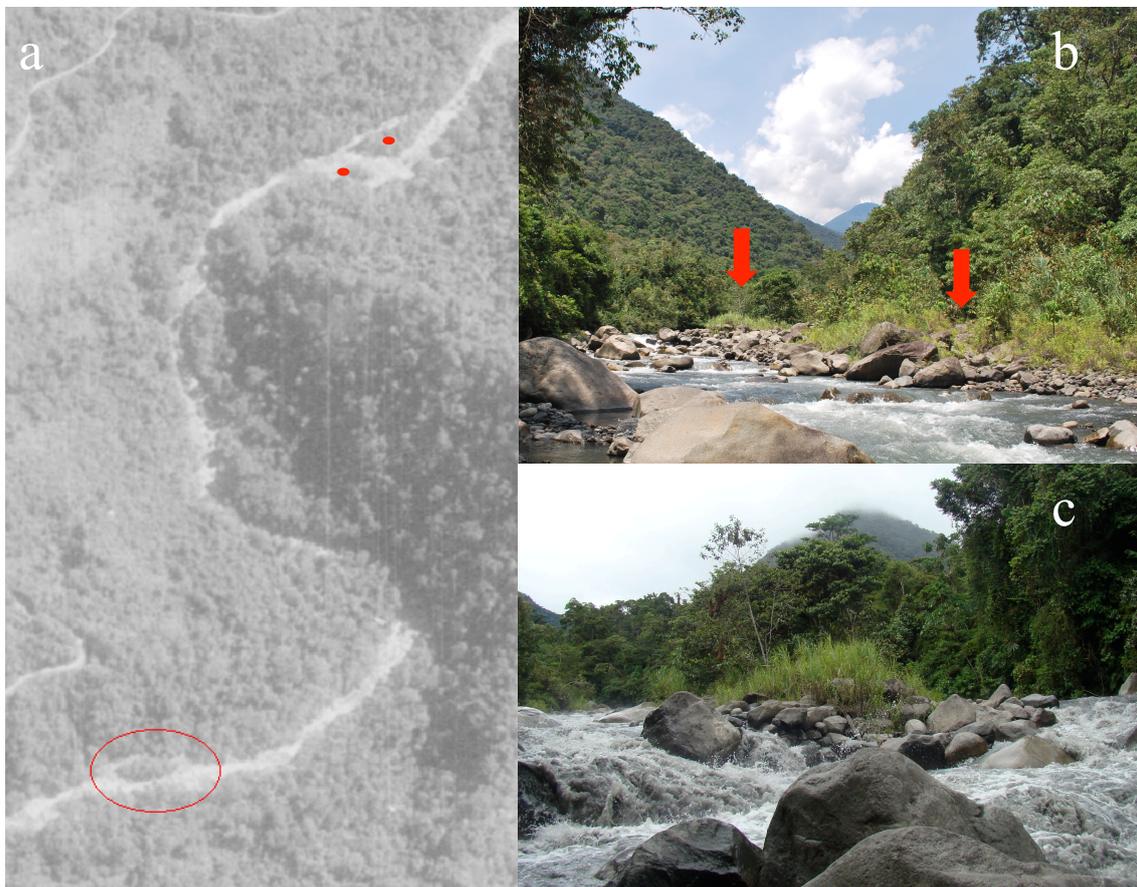


Figura 4. Islas en el río Kcosñipata; (a) foto satelital de las islas; (b) foto de isla (flecha izq.) y borde de río (flecha der.) con vegetación dominada por Caña brava (*Gynerium sagittatum*, Poaceae) y pequeños arbustos; y (c) una de las islas que muestra el aislamiento por el río que se encontraba turbio y por encima de su nivel normal (dic. 2009).

Registré en el área de estudio 36 especies que utilizan estos ambientes (Anexo 2), 5 de las cuales fueron observadas exclusivamente en ellos. Encontré que 29 (82%) de las especies utilizan estos ambientes creados por el río para anidar, incluyendo también especies que anidan en zonas de quebradas con barrancos, en donde algunas construyen nidos en cavidades. De estas, solo 15 especies se reproducen exclusivamente en islas y en los bordes del río.

5.1 Nidos naturales

Depredación.—Encontré 137 nidos pertenecientes a 12 especies de los cuales, debido a abandono de los nidos o a que se desconocían algunos datos claves, solo utilicé para los análisis 65 nidos pertenecientes a 9 especies (Anexo 2). Durante el periodo de incubación el 18% de los nidos fueron depredados con una TSD (\pm EE) total de $0,988 \pm 0,003$ (Tabla 1a). Por tipo de ubicación, la depredación en las islas fue del 15% con TSD de $0,990 \pm 0,005$ y en el borde de 20% con TSD de $0,987 \pm 0,004$. Los tipos de nido también tuvieron diferencias en los porcentajes de depredación, los nidos simples no fueron depredados en ninguno de los casos (TSD de $1,0 \pm 0,0$) mientras que en los nidos en copa y domo hubo depredaciones del 20% y 30% con TSD de $0,987 \pm 0,004$ y $0,977 \pm 0,013$ respectivamente. Para todos los tipos de nidos en las islas se encontré menor depredación (Tabla 1a). Al hacer el análisis teniendo en cuenta el periodo de polluelos (Tabla 1b) encontré que la depredación de nidos aumento en un 39% (57% depredación total) producto de la depredación de nidos con polluelos en islas y bordes. Los nidos simples en el suelo continuaron siendo los menos detectados (depredación del 22% y TSD de $0,993 \pm 0,012$), mientras que los más depredados fueron los nidos en domo que presentaron 80% de depredación y una TSD de $0,963 \pm 0,012$. En todos los casos las islas presentaron mayores TSD (*ver* Tabla 1b).

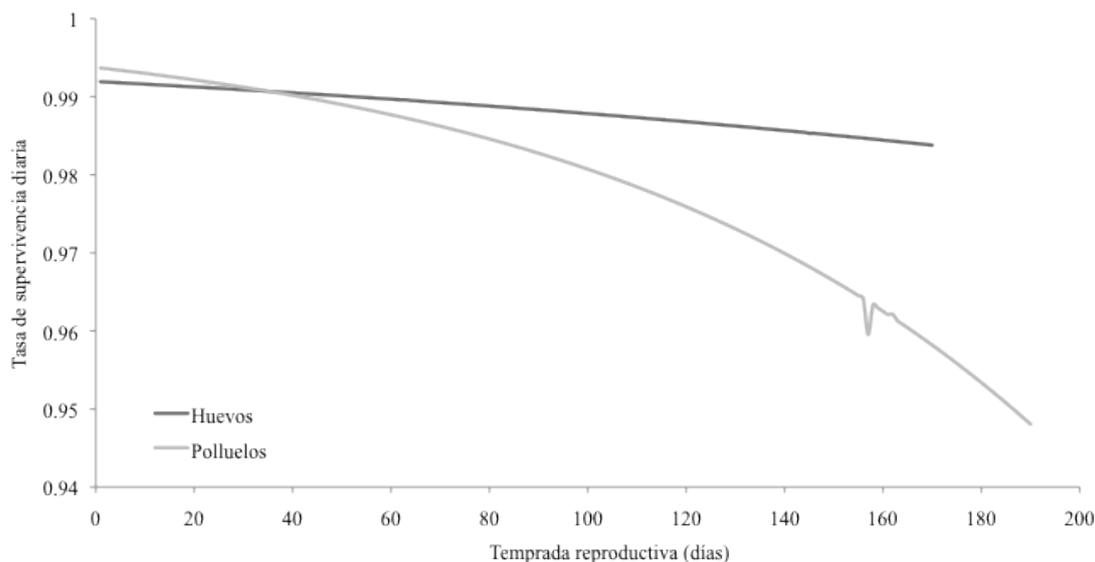


Figura 5. Modelos predictivos de las TSD a través de toda la temporada reproductiva en los nidos naturales. Variación de la TSD en el periodo de incubación (línea oscura) y periodo completo (incubación y polluelos; línea clara).

Depredadores.—Durante mis recorridos por las islas identifiqué un evento de depredación por un ave (*Psarocolius atrovirens*) de un nido, además de la presencia de otros posibles depredadores: AVES Mochileros (*Psarocolius angustifrons*), Carriquies (*Cyanocorax yncas*), (MAMIFEROS, siguiendo a Pacheco *et al.* (1993)) Ratones (*cf. Oreoryzomys sp.*), Nutrias (*Lontra longicaudis*), Cusumbos (*Nasua nasua*), Mono cariblanco (*Cebus apella*), Marsupiales (*Marmosa sp.*) único depredador fotografiado con cámara trampa, perros y varias SERPIENTES (G. Londoño *datos no publicados*).

5.2 Nidos artificiales

Depredación.—El 49% de los nidos utilizados en el experimento fueron depredados, con una TSD (\pm EE) total de $0,963 \pm 0,006$ (Tabla 2). La pérdida de nidadas fue dependiente del tipo de ubicación ($P = 0,017$), en las islas fue de 34% mientras que en el borde fue de 63%, lo que se vio reflejado en sus diferentes TSD (islas = $0,977 \pm 0,007$; borde = $0,944 \pm 0,012$). Existen también diferencias al analizar las pérdidas de las nidadas entre tipos de nidos ($P = 0,042$), encontré que los nidos con menor depredación (25%) y mayor TSD ($0,984 \pm 0,007$) fueron los simples en el suelo, mientras que los nidos en domo y copa presentaron mayores tasas de depredación (50%

y 63%) y menores TSD ($0,953 \pm 0,015$ y $0,952 \pm 0,011$, respectivamente). Este patrón de diferencias entre porcentajes de depredación y TSD para cada tipo de nido se mantuvo cuando analizamos los datos por tipo de ubicación (*ver* Tabla 2).

Tabla 2. Número de nidos artificiales depredados (%) y TSD para cada uno de los dos ambientes y en total para toda la zona de estudio discriminando por tipo de nido. El Δ AIC es la diferencia del QAIC de cada modelo y el modelo con el menor QAIC.

Tipo de Nido	ISLA				BORDE				TOTAL			
	<i>n</i>	Depred.	TSD \pm EE	Δ AIC	<i>n</i>	Depred.	TSD \pm EE	Δ AIC	<i>n</i>	Depred.	TSD \pm EE	Δ AIC
Domo	9	4 (44)	0,969 \pm 0,012	5,15	9	5 (56)	0,924 \pm 0,026	5,15	18	9 (50)	0,953 \pm 0,015	10,07
Copa	16	7 (44)	0,971 \pm 0,009	5,15	16	13 (81)	0,928 \pm 0,018	5,15	32	20 (63)	0,952 \pm 0,011	10,07
Simple	10	1 (10)	0,990 \pm 0,005	5,15	10	4 (40)	0,976 \pm 0,011	5,15	20	5 (25)	0,984 \pm 0,007	10,07
Total	35	12 (34)	0,977 \pm 0,007	8,02	35	22 (63)	0,944 \pm 0,012	8,02	70	34 (49)	0,963 \pm 0,006	12,48

En un análisis adicional para determinar las TSD entre el sustrato vertical sobre el cual eran construidos, encontré mayor TSD en nidos en donde los huevos eran puestos sobre el suelo ($0,984 \pm 0,007$; Δ AIC = 8,05) en comparación con nidos sobre la vegetación a 1,5 m de altura ($0,953 \pm 0,009$; Δ AIC = 8,05) que corresponden a copas y domos. Al hacer este mismo análisis diferenciando por tipo de ubicación encontré TSD en islas de $0,990 \pm 0,005$ (Δ AIC = 3,15) en los nidos sobre el suelo y de $0,970 \pm 0,009$ (Δ AIC = 3,15) para nidos en la vegetación, y en los bordes TSD para $0,976 \pm 0,011$ (Δ AIC = 3,15) nidos en el suelo y de $0,927 \pm 0,016$ (Δ AIC = 3,15) en nidos sobre la vegetación.

Al evaluarla por tamaño de isla encontramos mayores TSD para nidos construidos en islas pequeñas ($n = 4$) ($0,990 \pm 0,007$; AIC = 197,72) comparado con las TSD de nidos en la isla grande ($n = 1$) que presentó $0,936 \pm 0,015$ (AIC = 197,72). Estos últimos tres modelos en los que se unificaban algunas categorías de variables (e.g. altura de nidos, tamaño de isla) fueron los que presentaron un mayor soporte (Δ AIC = 0).

Depredadores.—En la depredación de ambos tipos de ubicaciones también encontré dependencia con los tipos de depredadores presentes ($P = 0,026$) (Tabla 3) con base en los tipos de marcas registradas (Fig. 6). Del total de nidos depredados en las islas (12) el 67% fueron por aves, 33% por depredador desconocido, que incluyen dos nidos de la isla grande en los que desaparecieron los huevos (50%), y no se presentó ninguna marca de colmillos. En el borde de los 22 nidos depredados el 41% fue depredado por aves, 23% presentaron marcas de colmillos de mamíferos o marsupiales pequeños, y el 36% fueron depredados por depredadores desconocidos, de los cuales desaparecieron los huevos en el 50%. Al analizarlo por tipo de nido, también encontré dependencia con los tipos de marcas presentes ($P = 0,025$), de los 9 nidos en domo depredados el 45% fue por aves, el 22% por mamíferos o marsupiales pequeños y el 33% por depredadores desconocidos; los nidos en copa depredados (20) también presentaron mayor porcentaje de depredación por aves (60%) seguido por los depredadores desconocidos (25%) y nidos depredados con marcas de colmillos (15%). Los cinco nidos simples depredados, solo presentaron marcas de aves (20%) y depredadores desconocidos (80%). Cuando discriminé por ubicación, encontré que en las islas las aves depredaron el 75% y 71% de los nidos en domo y copa respectivamente, y ningún nido sobre el suelo. La depredación por marcas desconocidas fue de 25% y 29% en nidos de domo y copa, respectivamente, y la causa de la depredación del único nido sobre el suelo de las islas, mientras que marcas de colmillos no fueron encontradas en ninguno de los nidos sobre las islas. En el borde la aves depredaron nidos en domo (45%), copa (60%) y simples (20%), los depredadores desconocidos depredaron el 33% de los nidos en domo, el 25% de los nidos en copa y el 80% de los nidos simples; en este hábitat si encontré depredación de nidos en domo (22%) y copa (15%) por parte de mamíferos o marsupiales (*ver* Tabla 3).

Tabla 3. Número de nidos artificiales depredados (%) por los diferentes tipos de depredadores, para cada uno de los dos ambientes y los tres tipos de nidos usados. En esta tabla el *n* corresponden al total de nidos depredados.

Tipo de Nido	ISLA				BORDE				TOTAL			
	<i>n</i>	Pico	Colm	Desc	<i>n</i>	Pico	Colm	Desc	<i>n</i>	Pico	Colm	Desc
Domo	4	3(75)	0(0)	1(25)	5	1(20)	2(40)	2(40)	9	4(45)	2(22)	3(33)
Copa	7	5(71)	0(0)	2(29)	13	7(54)	3(23)	3(23)	20	12(60)	3(15)	5(25)
Simple	1	0(0)	0(0)	1(100)	4	1(25)	0(0)	3(75)	5	1(20)	0(0)	4(80)
Total	12	8(67)	0(0)	4(33)	22	9(41)	5(23)	8(36)	34	17(53)	5(22)	12(35)



Figura 6. Tipos de marcas registradas en los huevos de plastilina en los nidos artificiales. (a) (b) marcas de mamíferos (incisivos de roedor) o marsupiales pequeños; (c) marcas de pico de aves.

Las TSD aumentaron a medida que transcurren los días hasta alcanzar máximas TSD los últimos días del periodo de incubación ($\Delta AIC = 10,23$). En islas comenzaron desde $0,960 \pm 88,1$ en los primeros días y aumentaron gradualmente a una tasa de $0,0016$ por día, hasta llegar a una TSD máxima de $0,979 \pm 90,3$ (Fig. 7a). Sin embargo, durante el día 5 del periodo la TSD descendió a $0,907 \pm 78,8$. En los bordes, las TSD fueron menores y comenzaron desde $0,912 \pm 78,9$. Estas también fueron aumentando a un tasa de $0,0021$ por día, hasta alcanzar TSD de $0,962 \pm 123,0$ en los últimos días, aunque los picos más altos los presentaron en la mitad del periodo de incubación (días 7 – 9) en donde la TSD máxima fue de $0,967 \pm 72,0$ (Fig. 7b). Cuando analizamos las TSD en el total del área de estudio (Fig. 7c) encontramos una dispersión de puntos homogénea que se alinean sobre una curva de tendencia que va aumentando gradualmente. En la Fig. 6d podemos observar como todos los puntos de TSD (excepto el día 5) de las islas se encuentran por encima de la curva de tendencia general y los puntos del borde están por debajo o encima pero muy cercanos a la línea (días 7, 8, 9 mayor TSD).

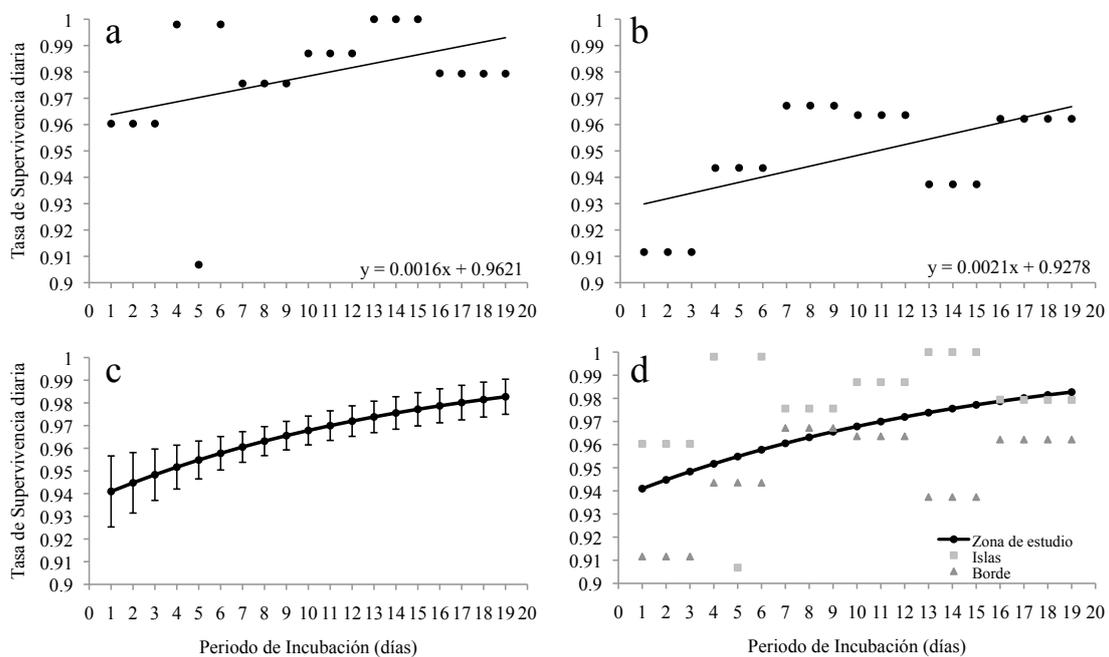


Figura 7. Modelos predictivos de las TSD a través de un periodo de exposición de los nidos artificiales de 20 días, simulando el periodo de incubación promedio encontrado en las aves que anidan en el área de estudio. Variación de la TSD en: (a) islas; (b) borde; (c) total área de estudio; y (d) sobreposición de los tres modelos anteriores.

El éxito reproductivo (Fig. 8) (Anexo 3) en el área de estudio total fue de 51% utilizando una TSD constante, de 52% utilizando la TSD del modelo que evalúa variaciones entre los días, así mismo, el éxito reproductivo en las islas fue de 66% y 67% y en los bordes de 35% y 38% respectivamente.

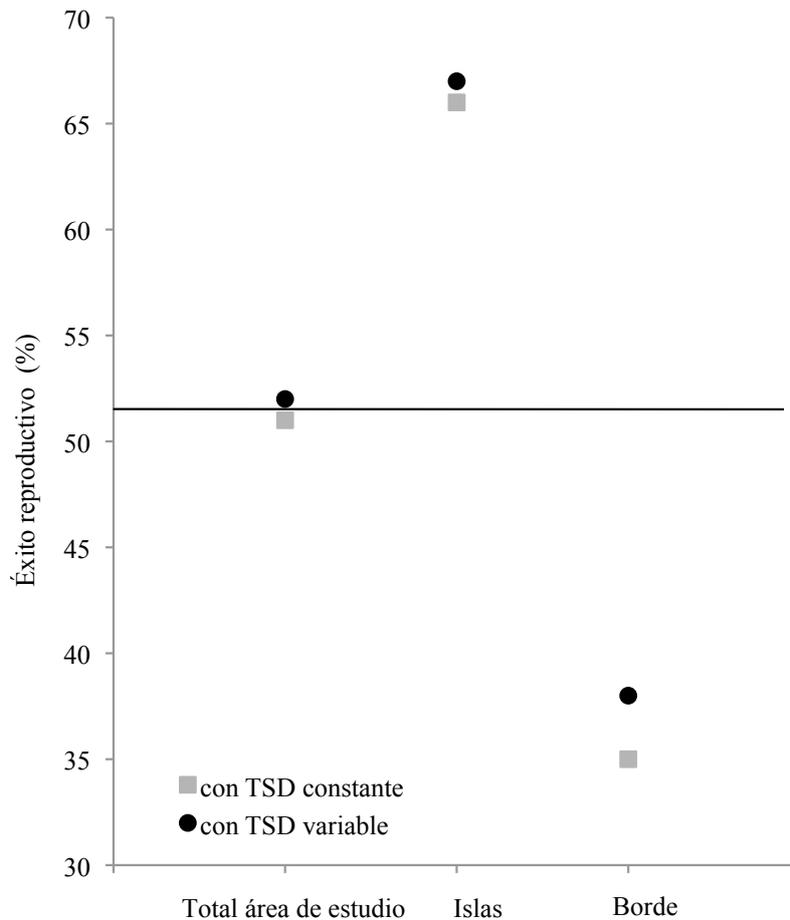


Figura 8. Éxito reproductivo del total de área de estudio, las islas y los bordes con base en las TSD obtenidas mediante el programa MARK en los nidos artificiales. En cuadrados grises utilizando los modelos con el supuesto de que la TSD es constante y en círculos negros los modelos que predicen variaciones en la TSD de los nidos a lo largo del periodo de incubación.

El análisis de correspondencias múltiples mostró una relación entre variables que explica en dos dimensiones el 68,4% de la variabilidad (Fig. 9). Se observan dos grupos de puntos diferenciables, en los que se ubican nidos exitosos y nidos depredados en lados opuestos. En este análisis, que también soporta las asociaciones encontradas en

análisis anteriores, los nidos exitosos mostraron mayor relación con las islas y los nidos simples, mientras que los nidos depredados se correlacionaron con la ubicación en borde de los ríos, los nidos en domo y copa, y los diferentes tipos de marcas presentes en los huevos de plastilina.

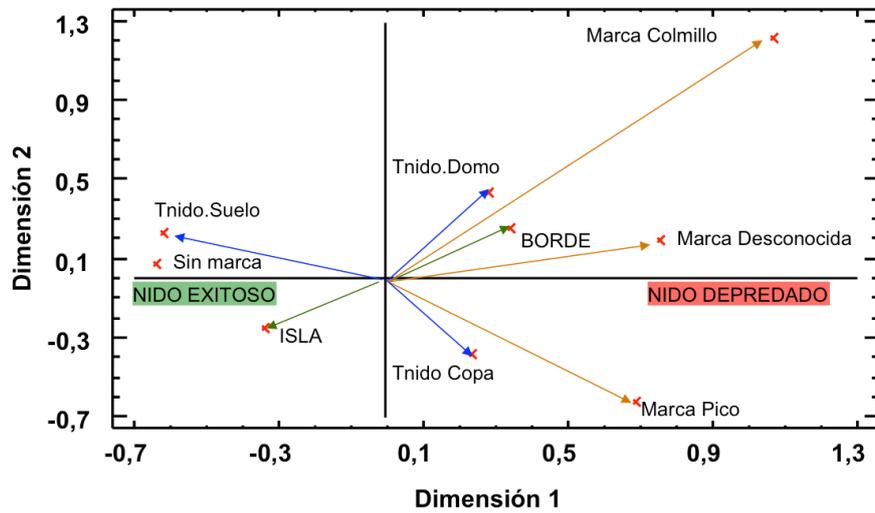


Figura 9. Análisis de correspondencias múltiples que mostró, mediante vectores, la correlación entre las modalidades de las variables categóricas (tipo de hábitat / tipo de nido / tipo de marca / resultado).

6. DISCUSIÓN

A pesar de la corta distancia entre el borde del río y las islas en el río Kcosñipata, las islas ofrecen sitios seguros de anidación de aves en donde las tasas de depredación son menores, debido al aislamiento de depredadores terrestres. El éxito reproductivo de los nidos en el área de estudio fue similares al reportado por Martin *et al.* (2006) en aves de bosques Venezolanos, y alto si lo comparamos con las tasas de mortalidad de nidos de aves en el Neotrópico (Skutch 1966, Ricklefs 1969), influenciado por al altas tasas de supervivencia en islas.

6.1. Nidos naturales y artificiales

Las diferencias en depredación entre ambientes y tipos de nidos puede ser explicada en términos de tipos de depredadores. En ambos ambientes los nidos en copa y domo sobre la vegetación fueron más depredados que los nidos simples sobre el suelo, similar a lo encontrado por Martin (1993a), y contrario a lo que se esperaría (Ricklefs 1969, Loiselle and Hoppes 1983, Pangau-Adam *et al.* 2006) pues han encontrado que la depredación se incrementa a medida que los nidos están más cerca del suelo (Martin 1993b). Sin embargo, esto podría ser explicado por qué las islas aíslan depredadores terrestres como pequeños mamíferos y marsupiales, que son los principales depredadores de huevos en diversos hábitats (Schmidt *et al.* 2001, Hausmann *et al.* 2005). Las islas también aislaron a los depredadores que dejaron marcas desconocidas, como la desaparición de huevos, que ha sido atribuida a serpientes (Marini & Melo 1998) las mayores depredadoras de nidos en el Neotrópico (Skutch 1985). Para ellas la ubicación del nido sobre la vegetación no es un obstáculo (Skutch 1985) lo que explicaría la desaparición de huevos en los nidos en copa y domo que se encontraban sobre la vegetación. Estas marca sobre islas solo fueron encontradas en la isla grande (Anexo 2), que presentó menores TSD que las islas pequeñas, esto se ha explicado a gran escala en islas oceánicas debido a que una mayor área favorecer el establecimiento de diferentes grupos (e.g. mamíferos, reptiles; Begon 2006, Jørgensen *et al.* 2007) que son posibles depredadores de nidos. En este caso encontré, que si bien todas estas islas son de áreas pequeñas, las islas más grandes pueden estar favoreciendo la colonización

de depredadores de nidos que no se encuentran en las islas pequeñas. Por otro lado, las aves fueron las principales depredadoras de nidos, causando gran parte de la pérdida de nidadas tanto en islas como en el borde del río. Lo que mostró, como se había predicho, que estas pequeñas distancias de aislamiento no son barrera para depredadores aéreos. Sin embargo, estos resultados pueden estar influenciados por la habilidad visual de las aves para encontrar nidos artificiales, lo que puede sobreestimar sus eventos de depredación sobre nidos naturales (Willebrand & Marcstrom 1988).

En estos ambientes las TSD variaron entre los días de exposición, aumentando en todos los caso a medida que transcurría el periodo de incubación. Esto era de esperarse, debido a que la supervivencia es alta en nidos viejos durante el periodo de incubación pues la mayoría de los nidos en sitios riesgosos son detectados rápidamente por los depredadores (Klett & Johnson 1982). Además, la probabilidad de detección de los nidos es cada vez menor, debido a la disminución gradual de la densidad de nidos activos (Lloyd 2006). Sin embargo, se hace difícil contrastar los niveles detectabilidad obtenidos en los nidos artificiales con nidos naturales, pues no se cuenta con la actividad parental en el nido que podría hacerlos más visibles debido a el movimiento constante en el área (Martin *et al.* 2000, Conway and Martin 2000a, 2000b, Ghalambor and Martin 2001, Fontaine *et al.* 2007) o por el contrario reducir las tasas de depredación, al realizar comportamientos de defensa o distracción (Klett & Johnson 1982). Las diferencias mínimas que encontré entre nidos artificiales y naturales muestran mayor supervivencia en nidos naturales durante el periodo de incubación que luego se nivelan con las de los nidos artificiales al incluir la mortalidad de nidos producto de la depredación en el periodo de polluelos. Esto hace que las TSD durante la temporada reproductiva disminuyan drásticamente, posiblemente por la detección visual de depredadores (e.g. aves, Gill 2007) de la actividad parental durante la alimentación a polluelos. Estas variaciones pueden estar relacionadas además con que los depredadores cada vez están más expuestos a la comunidad de aves anidando a lo largo de la temporada, lo que podría aumentar sus capacidades de detección de los nidos. Esto, sumado a que se encontró mayor densidad de aves anidando después de septiembre (G. Londoño *com. pers.*).

6.2. Pros y contras del uso de nidos artificiales

El uso de nidos artificiales se ha vuelto una metodología muy usada para poner a prueba muchas hipótesis ecológicas y comportamentales de la teoría de la depredación (Major & Kendal 1996) debido a que son fácilmente manipulables y permiten tener ciertas condiciones controladas. Sin embargo, las aproximaciones con nidos artificiales deben ser tomadas con precaución cuando se van a concluir resultados sobre nidos naturales. Varios estudios han demostrado que el uso de esta metodología es solo una primera aproximación (Martin 1987, Willebrand & Marcstrom 1988, Sieving 1992, Davison & Bollinger 2000, Lindell 2000, Pärt & Wretenberg 2002, Roper 2003, Burken *et al.* 2004, Hilton *et al.* 2004, Faaborg 2004, Moore & Robinson 2004) y que la respuesta de los depredadores ante los nidos artificiales no siempre es comparable con la de los nidos naturales. Sin embargo, como demostré en este estudio pueden ser una valiosa herramienta para medir variaciones en tasas de depredación asociadas a características de huevos, nidos, hábitats, ubicaciones, densidades de nidos y temporadas, además de ser de gran ayuda identificando depredadores y los factores que influyen su actividad (Major & Kendal 1996).

Las diferencias que existen entre las tasas de depredación de nidos naturales y artificiales están directamente relacionadas con la percepción que tengan de ellos los depredadores (Major & Kendal 1996). El modo en que los tipos de depredadores detecten sus presas (e.g. vista, olfato) puede ejercer también diferencias. Willebrand & Marcstrom (1988) encontraron que en su área de estudio los nidos artificiales eran más depredados por aves, mientras que el principal depredador de los nidos naturales eran mamíferos. Otro factor que podría haber afectado los resultados de mi experimento fue el uso de huevos de plastilina, que podrían hacer más detectables a los nidos para depredadores que los identifiquen por el olfato. Sin embargo, poniendo cuidado a los detalles de elaboración de los nidos, huevos y ubicaciones, así como a periodos de exposición y revisión de los nidos, la información que arrojan estos tipo de experimentos, idealmente acompañada de estudios con nidos naturales, es sin duda una de las mejores metodología para estudiar la depredación de nidos en aves (Major & Kendal 1996).

6.3. *Historias de vida*

Diferencias tan marcadas a nivel poblacional en el éxito reproductivo de especies de aves, a una escala espacial tan pequeña, evidencia la fuerte incidencia de la depredación de nidos a la hora de escoger un territorio para anidar (Boag 1987, Lloyd and Martin 2004), así, la competencia por escoger territorios favorables (Martin 1988a, Martin 1998) en estas zonas estaría dirigida a escoger islas pequeñas en el río para construir sus nidos.

Estos ambientes creados por los ríos como islas y bordes, están siendo utilizados por varias especies que en algunos casos son exclusivas de estos hábitats en nuestra zona de estudio, caso similar al registrado en la Amazonía en donde el 15% de la avifauna no acuática se encuentra restringida a estos hábitats (Remsen & Parker 1983). Estudios en el Congo (África) han encontrado que 12 especies (5,6%) del total de especies registradas en tierra firme utilizan exclusivamente estos hábitats. (W.C 1933, Chapin 1932, 1939, 1953, 1954 *en* Remsen & Parker 1983) y en sistemas de agua aun más grandes en zonas templadas en el río Mississippi, el 2,1% de la avifauna esta restringida a ríos (*ver discusión* Remsen & Parker 1983).

Escoger estos tipos de ambientes podría estar influyendo en los comportamientos reproductivos adoptados por los individuos que anidan en ellos (Ocampo & Londoño 2011). Al reducir el riesgo de depredación en las islas, las aves podrían modificar sus comportamientos de incubación (e.g. realizando más viajes fuera del nido y de menores duraciones) ya que se ha encontrado una relación directa entre la reducción de la actividad en el nido y el riesgo de detección (Martin *et al.* 2000, Conway and Martin 2000b, Ghalambor and Martin 2001, Fontaine & Martin 2006b, Fontaine *et al.* 2007). La temperatura ambiental también está influyendo en los patrones de actividad reproductiva de las aves (Rahn and Ar 1974, White and Kinney 1974, Zerba and Morton 1983, Morton and Pereyra 1985, Conway and Martin 2000a, Reid *et al.*), lo que podría verse reflejado en diferencias en los ritmos de incubación de estas aves, en comparación con las aves que anidan en el borde o interior de bosque en donde la temperatura es menor a la de las islas (G. Londoño *datos no publicados*).

6.4. Conservación

Ecólogos han identificado desde hace tiempo que los ecosistemas en islas son más vulnerables que los ecosistemas continentales. Producto del aislamiento, se crean unas dinámicas propias que las hacen muy vulnerables, por ejemplo, a especies invasoras como mamíferos y serpientes (Loiselle & Hopper 1983, Savidge 1987, Sieving 1992, Sodhi & Ehrlinch 2010). Esto puede no ser ajeno a las islas de los ríos, en donde las áreas son pequeñas, y la dinámica de formación y desaparición mucho más rápida, lo que hace que la comunidad de aves dependientes de estos hábitats se enfrenten a otro tipo de presiones. Alteraciones en los patrones de nivel del agua en los ríos, producto de las crecidas durante la temporada lluviosa en los Andes (Gentry & López 1980), pueden destruir estos hábitats y potencialmente exterminar 64 especies de aves amazónicas especialistas en hábitats creados por el río (Remsen & Parker 1983, Rosenberg 1990). En el área de estudio, por ejemplo, el 5 de marzo de 2010, tres meses después de terminar mi investigación, una fuerte crecida de río ($>1,7$ m; K. Clark *datos no publicados*) desapareció todas las islas y zonas del borde del río muestreadas; pero, al bajar el nivel de agua, y producto de los movimientos de rocas y arena, nuevas islas surgen y en ellas las primeras sucesiones vegetales proveerán ambientes que nuevamente serán usados por las aves.

Este y otros estudios han demostrado la importancia biológica de la depredación de nidos y la influencia del sitio de anidación en el riesgo de depredación, lo que muestra la influencia de los componentes del hábitat que pueden ser críticos para el mantenimiento de las poblaciones (Martin 1993, Kolbe & Jazen 2002). La conservación de especies depende del conociendo de su biología reproductiva y de preservar hábitat con características que garanticen la productividad de anidación y la supervivencia (Martin 1993) y que ejerza los mayores efectos sobre el reclutamiento poblacional en periodos cortos (Martin 1992). Sin embargo, aun es poco lo que sabemos para la mayoría de las especies acerca de sus necesidades de hábitat, reproducción y supervivencia. Detectar como pequeñas variaciones en las tasas de depredación, influyen en la supervivencia de los nidos de las aves, podría ser un primer paso para reconocer posibles variaciones en la dinámica de las poblaciones a escalas mayores, lo que permitirá generar estrategias de conservación efectivas, que tengan en cuenta la incidencia de las diversas condiciones ambientales en el éxito reproductivo.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Akaike, H.** 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Pages 267–281 *en* Dinsmore, S. J., G. C. White & F. L. Knopf. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83(12): 3476-3488
- Bart, J., & D. S. Robson.** 1982. Estimating survivorship when the subjects are visited periodically. *Ecology* 63(4):1078–1090
- Batáry, P., H. Winkler & A. Báldi.** 2004. Experiments with artificial nests on predation in reed habitats. *Journal of Ornithology* 145: 59-63
- Begon, M., C. R. Townsend & J. L. Harper.** 2006. *ECOLOGY From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing Ltd. Pg. 633
- Boag, P. T.** 1987. Effects of nestling diet on growth and adult size of Zebra Finches (*Poephila guttata*). *The Auk* 104:155-166
- Burke, D. M., K. Elliott, L. Moore, W. Dunford, E. Nol, J. Phillips, S. Holmes & K. Freemark.** 2004. Patterns of Nest Predation on Artificial and Natural Nests in Forests. *Conservation Biology* 18 (2): 381-388
- Conway, C. & T. E. Martin.** 2000a. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behavioral Ecology* 11(21): 178-188
- _____. 2000b. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54(2): 670-685
- Cooper, C. B. & H. Miles.** 2005. New software for quantifying incubation behavior from time-series recordings. *Journal Field of Ornithology* 76: 352-356
- Davison, W.B. & E. Bollinger.** 2000. Predation rates on real and artificial nests of grassland birds. *The Auk* 117(1): 147-153
- Dinsmore, S. J., G. C. White & F. L. Knopf.** 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83(12): 3476-3488
- Faaborg, J.** 2004. Truly Artificial Nest Studies. *Conservation Biology* 18(2): 369-370
- Fontaine, J. & T. E. Martin.** 2006a. Habitat Selection Responses of Parents to Offspring Predation Risk: An Experimental Test. *The American Naturalist* 168(6): 811-818
- Fontaine, J. J. & T. E. Martin.** 2006b. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9: 428-434

- Fontaine, J. J., M. Martel, H. M. Markland, A. M. Niklison, K. Decker & T. E. Martin.** 2007. Testing ecological and behavioral correlates of nest predation. *Oikos* 116: 1887-1894
- Franke, I., J. Mattos, L. Salinas, C. Mendoza & S. Zambrano.** 2005. Áreas Importantes para la Conservación de las Aves en Perú. BirdLife International y Conservation International. Áreas Importantes para la Conservación de las Aves en los Andes Tropicales: Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. Quito, Ecuador: BirdLife International Serie de Conservación de BirdLife 14: 607-608
- Gentry, A. H. & J. P. Lopez.** 1980 Deforestation and increased flooding of the Upper Amazon *Science* 210. 1354-1356 *en* Rensen, J. V. JR. & T. A. Parker, III. 1983. Contribution of river-created habitats to Amazonian bird species richness. *Biotropica* 15: 223-231
- Ghalambor, C. & T. E. Martin.** 2001. Fecundity-Survival Trade-Offs and Parental Risk-Taking in Birds. *Science* 292: 494-497
- Gill, F. B.** 2007. The biodiversity of birds: biogeography. Cap. 1. Ornithology. Third Edition. W. H. Freeman and Company. New York, New York. Pg. 21
- Hansell, M.** 2000. Birds nest and construction behaviour. Cambridge University Press. New York Pg. 273
- Hausmann, F., C. P. Catterall & S. D. Piper.** 2005. Effects of edge habitat and nest characteristics on depredation of artificial nests in fragmented Australian tropical rainforest. *Biodiversity and Conservation* 14:2331-2345
- Hilton, G. M., M. H. Hansell, G. D. Ruxton, J. M. Reid, P. Monaghan.** 2004. Using artificial nest to test importance of nesting material and nest shelter for incubation energetic. *The Auk* 121(3): 777-787
- Jehle, G., A. A. Yackel Adams, J. A. Savidge & S. K. Skagen.** 2004. Nest survival estimator: a review of alternatives to the Mayfield estimator. *The Condor* 106: 472-484.
- Jørgensen, S. E., S. Bastianoni, F. Müller, B. C. Patten, B. D. Fath, J. C. Marques, S. N. Nielsen, E. Tiezzi, R. E. Ulanowicz .** 2007. A New Ecology Systems Perspective. Linacre House, Jordan Hill, Oxford, UK. Pg 273
- Klett, A. T. & D. H. Johnson.** 1982. Variability in nest survival rates and implications to nesting Studies. *The Auk* 99: 77-87
- Kolbe, J. J. & F. J. Janzen.** 2002. Impacto of nest-site selection on nest success and nest temperature in natural and disturbed habitats. *Ecology* 83(1): 269-281
- Lindell, C.** 2000. Egg type influences predation rates in artificial nest experiment. *Journal of Field Ornithology* 71(1):16-21

- Loiselle, B. A. & G. W. Hoppes.** 1983. Nest Predation in Insular and Mainland Lowland Rainforest in Panama. *The Condor* 85(1): 93-95
- Lokemoen, J. T. & R. O. Woodward.** 1992. Nesting waterfowl and water birds on natural islands in the Dakotas and Montana. *Wildlife Society Bulletin* 20: 163-171
- Lloyd, J. & T. E. Martin.** 2004. Nest-site preference and maternal effects on offspring growth. *Behavioral Ecology* 15 (5): 816-823
- Lloyd, P, T. E. Martin, R. Redmond, M. Hart, U. Langner, R. Bassar.** 2005. Assessing the influence of spatial scale on the relationship between avian nesting success and forest fragmentation. *Scaling and Uncertainty Analysis in Ecology: Methods and Applications* 259-273
- Lloyd, P.** 2006. Density-dependent nest predation: a field test. *Journal of Ecology* 44: 293-295
- Londoño, G. A.** 2008. Effects of temperature and food on incubation behavior of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Animal behaviour* 76: 669-677
- Londoño, G. A.** 2009. Eggs, Nests, and Incubation Behavior of the Moustached Wren (*Thryothorus genibarbis*) in Manu National Park. *The Wilson Journal of Ornithology* 121(3):623–627
- Major, R.E. & C. E. Kendal.** 1996. The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: a review of methods and conclusions. *Ibis* 138:298-307
- Marini, M. K & C. Melo.** 1998. Predators of quail eggs, and the evidence of the remains: implications for nest predation studies. *The Condor* 100:395-399
- Martin, T. E.** 1987. Artificial nest experiments: effects of nest appearance and type of predator. *The Condor* 89: 925-928
- _____. 1988a. Processes organizing open-nesting bird assemblages: competition or nest predation. *Evolutionary Ecology* 2: 37-50
- _____. 1988b. Habitat and area effects on forest bird assemblages: Is Nest predation an Influence?. *Ecology* 69(1):74-84
- _____. 1992. Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? Pg. 455-473 *en* J. M. Hagan and D. W. Johnston, eds. *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Land Birds*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- _____. 1993a. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogma. *The American Naturalist* 141(6)
- _____. 1993b. Nest Predation and Nest Sites. *BioScience* 43(8): 523-532.

- _____. 1995. Avian life history evolution in relation to nest site, nest predation, and food. *Ecological Monographs* 65(1): 101-127
- _____. 1998. Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive?. *Ecology* 79(2): 656-670
- _____. 2001. Abiotic vs. biotic influences on habitat selection of coexisting species: climate change impacts?. *Ecology* 82(1): 175-188
- Martin TE, Guepel GR.** 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. *Journal of Field Ornithology* 64: 507-519
- Martin, T. E. J. Scott & C. Menge.** 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 26: 2287-2293
- Martin, T. E., R. D. Bassar, S. K. Bassar, J. J. Fontaine, P. Lloyd, H. Mathewson, A. Niklison, and A. Chalfoun.** 2006. Life history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution* 60: 390-398
- Miller, D., J. B. Grand, T. F. Fondell & R. M. Anthony.** 2007. Optimizing nest survival and female survival: consequences of nest site selection for Canada Geese. *The Condor* 109: 769-780
- Moore, R. P. & W. D. Robinson.** 2004. Artificial bird nests, external validity, and bias in ecological field studies. *Ecology* 85(6):1562-1567
- Morton, M. L. & M. E. Pereyra.** 1985. The regulation of egg temperature and attentiveness patterns in the dusky flycatcher (*Empidonax oberholseri*). *The Auk* 102: 25-37
- Ocampo, D. & G. A. Londoño.** 2011. Nesting of the Fulvous-breasted Flatbill (*Rhynchocyclus fulvipectus*) in Southeastern Perú. *The Wilson Journal of Ornithology* 123(3) (*en prensa*).
- Oniki, Y.** 1979. Is nesting success of bird slow in the tropics?. *Biotropica* 11: 60-69
- Pacheco, V., B. D. Patterson, J. L. Patton, L. H. Emmons, S. Solari & C. F. Ascorra.** 1933. List of mammal species known to occur in Manu Biosphere Reserve, Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Serie A Zoología* 44:1-12
- Pangau-Adam, M. Z., M. Waltert & M. Muhlenberg.** 2006. Nest predation risk on ground and shrub nests in forest margin areas of Sulawesi, Indonesia. *Biodiversity and Conservation* 15: 414-415
- Pärt, T. & J. Wretenberg.** 2002. Do artificial nests reveal relative nest predation risk for real nests. *Journal Of Avian Biology* 33: 39-46

- Patterson, B. D., D. F. Stotz & S. Solari.** 2006a. Biological surveys and inventories in Manu, pp. 3–12 *en* Patterson, B. D., D. F. Stotz, and S. Solari, eds., Mammals and Birds of the Manu Biosphere Reserve, Peru. Fieldiana: Zoology, n.s., No. 110
-
- _____ . 2006b. Biological Surveys and Inventories in Manu. Fieldiana Zoology Number 110: 3-12
- Rahn, H. & A. Ar.** 1974. The avian egg: incubation time and water loss. *The Condor* 76:147-152
- Reid, J.M., P. Monaghan & G. D. Ruxton.** 2000. Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 37-41
- Remsen, J. V. JR. & T. A. Parker, III.** 1983. Contribution of river-created habitats to Amazonian bird species richness. *Biotropica* 15: 223-231
- Remsen, J. V., Jr., C. D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, J. Pérez-Emán, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz, and K. J. Zimmer.** 2011. Version [17-may]. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>
- Ricklefs, R. E.** 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1-48
- Roper, J.** 2003. Nest-sites influence nest predation differently at natural and experimental nest. *Ornitología Neotropical* 14: 1-14
- Rosenberg, G. H.** 1990. Habitat specialization and foraging behavior by birds of Amazonian river islands in northeastern Peru. *The Condor* 92(1): 421-443
- Savidge, J. A.** 1987. Extinction of an Island Forest Avifauna by an Introduced Snake. *Ecology* 68(3): 660-668
- Schmidt, K. A., J. R. Goheen, R. Naumann, R. S. Ostfeld, E. M. Schaubert & A. Berkowitz.** 2001. Experimental Removal of Strong and Weak Predators: Mice and Chipmunks Preying on Songbird Nests. *Ecology* 82(10): 2927-2936
- Sieving, K. E.** 1992. Nest predation and differential insular extinction among selected forest birds of Central Panama. *Ecology* 73(6): 2310- 2328
- Simon, J. E. & S. Pacheco.** 2005. On the standardization of nest descriptions of Neotropical birds. *Revista Brasileira de Ornitologia* 13:143-154
- Skutch, A. F.** 1966. A breeding bird census and nesting success in Central America. *Ibis* 108:1-16

- _____. 1985. Clutch Size, Nesting Success, and Predation on Nests of Neotropical Birds, Reviewed. *Ornithological Monographs*, No. 36, Neotropical Ornithology 575-594
- Sodhi, N. S. & P. Ehrlich.** 2010. *Conservation Biology for All*. Oxford University Press.
- Tewksbury, J.J., L. Garner, S. Garner, J. D. Lloyd, V. Saab, T. E. Martin.** 2006. Tests Of Landscape Influence: Nest Predation And Brood Parasitism In Fragmented Ecosystems. *Ecology* 87(3): 759-768
- Vander Haegen, W. M. & R. Degraaf.** 1996. Predation on Artificial Nests in Forested Riparian Buffer Strips. *The Journal of Wildlife Management* 60(3): 542-550
- Villard, M. & T. Pärt.** 2003. Don't Put All Your Eggs in Real Nests: a Sequel to Faaborg. *Conservation Biology* 18(2): 371-372
- W.C.** 1933. Chapin's 'Birds of the Belgian Congo. *The Auk* 50(2)
- Walker, B., D. F. Stotz, T. Pequenô & J. W. Fitzpatrick.** 2006. Birds of the Manu Biosphere Reserve Pg. 23–49 *en* Patterson, B. D., D. F. Stotz, and S. Solari, eds., *Mammals and Birds of the Manu Biosphere Reserve, Peru*. Fieldiana: Zoology, n.s., No. 110
- Weatherhead, P. J. & G. Blouin-Demers.** 2004. Understanding avian nest predation: why ornithologists should study snakes. *Journal Of Avian Biology* 35: 185-190
- White, F. N. & J. L. Kinney.** 1974. Avian incubation. *Science* 186
- White, G. C. & K. P. Burnham.** 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120-138
- Willebrand, T. & V. Marcstrom.** 1988. On the danger of using dummy nests to study predation. *Auk* 105: 378-379
- Willms, M. A. & R. D. Crawford.** 1989. Use of earthen islands by nesting ducks in North Dakota. *Journal of Wildlife Management* 53: 411-417
- Zerba, E. & M. L. Morton.** 1983. Dynamics of incubation in mountain White-Crowned Sparrows. *The Condor* 85: 1-11
- Zoellick, B. W., H.M. Ulmschneider, B. S. Cade & A. W. Stanley.** 2004. Isolation of snake river island and mammalian predation of waterfowl nest. *Journal of Wildlife Management* 68(3):650-662

Anexo 1. Matriz de supervivencia diaria de 70 nidos artificiales; (*i*) día en que se encontró el nido; (*j*) último día en que se revisó el nido y se encontraba activo; (*k*) día en que se encuentra el nido depredado, o para nidos exitosos último día del periodo de incubación en el que eclosionan los huevos; (R) resultado del nido 0 exitoso / 1 depredado; (H) número de nidos con esta misma historia; las siguientes son las covariables incluidas en los diferentes modelos generados: (1) ubicación 1 isla / 0 borde; (2) (3) Tipo de nido 1 0 copa / 0 1 domo / 0 0 simple; (4) altura del nido sobre el suelo 0 sobre el suelo (nidos simples) / 1 a aprox. 1,30 m sobre el suelo (nidos en copa y domo); y (5) tamaño de isla 0 pequeña ($724 \pm 124 \text{ m}^2$, $n = 4$) / 1 grande (2034 m^2 , $n = 1$).

MATRIZ DE SUPERVIVENCIA DE NIDOS										
	<i>i</i>	<i>j</i>	<i>k</i>	R	H	1	2	3	4	5
Nest survival group=1;										
/*1*/	1	20	20	0	1	1	1	0	1	0;
/*2*/	1	20	20	0	1	1	0	1	1	0;
/*3*/	1	20	20	0	1	1	0	1	1	0;
/*4*/	1	20	20	0	1	1	1	0	1	0;
/*5*/	1	20	20	0	1	1	0	0	0	0;
/*6*/	1	13	16	1	1	0	1	0	1	0;
/*7*/	1	4	7	1	1	0	0	1	1	0;
/*8*/	1	20	20	0	1	0	1	0	1	0;
/*9*/	1	16	20	1	1	0	0	1	1	0;
/*10*/	1	13	16	1	1	0	0	0	0	0;
/*11*/	1	20	20	0	1	1	0	1	1	0;
/*12*/	1	20	20	0	1	1	1	0	1	0;
/*13*/	1	20	20	0	1	1	1	0	1	0;
/*14*/	1	20	20	0	1	1	0	0	0	0;
/*15*/	1	20	20	0	1	1	0	0	0	0;
/*16*/	1	16	20	1	1	1	0	1	1	0;
/*17*/	1	20	20	0	1	0	0	1	1	0;
/*18*/	1	1	4	1	1	0	0	0	0	0;
/*19*/	1	20	20	0	1	0	1	0	1	0;
/*20*/	1	20	20	0	1	0	0	0	0	0;
/*21*/	1	20	20	0	1	0	0	1	1	0;
/*22*/	1	20	20	0	1	0	1	0	1	0;
/*23*/	1	20	20	0	1	1	0	0	0	0;
/*24*/	1	10	13	1	1	1	1	0	1	0;
/*25*/	1	1	4	1	1	1	0	1	1	0;
/*26*/	1	20	20	0	1	1	0	0	0	0;
/*27*/	1	20	20	0	1	1	1	0	1	0;
/*28*/	1	4	7	1	1	1	1	0	1	0;
/*29*/	1	20	20	0	1	1	0	1	1	0;
/*30*/	1	20	20	0	1	1	1	0	1	0;
/*31*/	1	16	20	1	1	0	1	0	1	0;
/*32*/	1	7	10	1	1	0	0	1	1	0;
/*33*/	1	20	20	0	1	0	0	0	0	0;
/*34*/	1	13	16	1	1	0	1	0	1	0;
/*35*/	1	20	20	1	1	0	0	1	1	0;
/*36*/	1	1	4	0	1	0	1	0	1	0;

/*37*/	1	1	4	1	1	0	0	0	0	0;
/*38*/	1	1	4	1	1	0	1	0	1	0;
/*39*/	1	4	7	1	1	1	1	0	1	1;
/*40*/	1	4	7	1	1	1	1	0	1	1;
/*41*/	1	20	20	0	1	1	0	0	0	1;
/*42*/	1	16	20	1	1	1	0	1	1	1;
/*43*/	1	7	10	1	1	1	1	0	1	1;
/*44*/	1	1	4	1	1	1	0	1	1	1;
/*45*/	1	20	20	0	1	1	1	0	1	1;
/*46*/	1	20	20	0	1	1	0	0	0	1;
/*47*/	1	1	4	1	1	1	1	0	1	1;
/*48*/	1	1	4	1	1	1	0	0	0	1;
/*49*/	1	7	10	1	1	1	1	0	1	1;
/*50*/	1	20	20	0	1	1	0	0	0	1;
/*51*/	1	4	7	1	1	0	1	0	1	0;
/*52*/	1	20	20	0	1	0	0	0	0	0;
/*53*/	1	1	4	1	1	0	1	0	1	0;
/*54*/	1	20	20	0	1	0	0	0	0	0;
/*55*/	1	10	13	1	1	0	1	0	1	0;
/*56*/	1	4	7	1	1	0	0	0	0	0;
/*57*/	1	10	13	1	1	0	1	0	1	0;
/*58*/	1	20	20	0	1	0	0	0	0	0;
/*59*/	1	7	10	1	1	0	1	0	1	0;
/*60*/	1	1	4	1	1	0	0	1	1	0;
/*61*/	1	1	4	1	1	0	1	0	1	0;
/*62*/	1	4	7	1	1	0	0	1	1	0;
/*63*/	1	20	20	0	1	1	1	0	1	0;
/*64*/	1	20	20	0	1	1	0	0	0	0;
/*65*/	1	20	20	0	1	1	0	1	1	0;
/*66*/	1	20	20	0	1	1	1	0	1	0;
/*67*/	1	1	4	1	1	0	1	0	1	0;
/*68*/	1	1	4	1	1	0	0	1	1	0;
/*69*/	1	20	20	0	1	0	0	0	0	0;
/*70*/	1	20	20	0	1	0	1	0	1	0;

Anexo 2. Lista de especies que hacen uso de los hábitats creados por los ríos: (R/M) especies residentes / migratorias; de hábitos (A) acuáticos, (T) Terrestres *siempre asociados a fuentes de agua; (IR) indicios reproductivos encontrados en la zona, nidos viejos activos o comportamiento reproductivo como transporte de material de nido o de alimento; (IR I/B) indicios reproductivos en isla / borde de Bosque sobre las márgenes de los río, *especies usadas para los análisis de TSD; (TN) tipo de nido registrado en la zona y de las especies registradas (Hilty & Brown 1986; G. Londoño com. pers.); Hábitat en el cual fue registrado (R) río, (Q) quebrada, (B) interior de bosque, (ZA) zona abierta como orillas de carretera o con muy poca vegetación diferente lejos de las zonas del río. Nomenclatura y orden taxonómico propuesto por “South American Classification Committee” (SACC) (Remsen *et al.* 2011).

#	ESPECIES	R/M	Habito	IR	IR I/B	TN	Habitat
1	<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	R	A			C	R
2	<i>Eurypyga helias</i>	R	A			C	R
3	<i>Tringa solitaria</i>	M	A			C	R
4	<i>Hydropsalis climacocerca</i>	R	T	x	x*	S	R
5	<i>Doryfera ludovicae</i>	R	T	x		C	Q/B
6	<i>Chrysuronia oenone cf.</i>	R	T	x		C	R/B
7	<i>Lochmias nematura</i>	R	T	x		Cv	Q/B
8	<i>Elaenia albiceps</i>	R	T	x	x*	C	R
9	<i>Serpophaga cinerea</i>	R	T*	x	x*	C	R
10	<i>Mionectes striaticollis</i>	R	T	x		D	Q/B
11	<i>Rhynchocyclus fulvipectus</i>	R	T	x		D	Q/B
12	<i>Sayornis nigricans</i>	R	T*	x	x	C	R
13	<i>Myiozetetes similis</i>	R	T	x	x	D	R
14	<i>Myiodynastes chrysocephalus</i>	R	T	x		C	R/ZA
15	<i>Rupicola peruvianus</i>	R	T	x		C	Q/B
16	<i>Cephalopterus ornatus</i>	R	T	x		C	R/Q/B
17	<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	R	T			Cv	R/ZA
18	<i>Pheugopedius genibarbis</i>	R	T	x	x*	D	R/B
19	<i>Cyphorhinus thoracicus</i>	R	T	x		Cv	Q/B
20	<i>Cinclus leucocephalus</i>	R	T*	x		D	R/Q
21	<i>Myadestes ralloides</i>	R	T	x		D	Q/B
22	<i>Turdus ignobilis</i>	R	T	x		D	Q/B
23	<i>Cissopis leverianus</i>	R	T			C	R/B
24	<i>Ramphocelus carbo</i>	R	T	x	x*	C	R/B
25	<i>Thraupis episcopus</i>	R	T	x	x	C	R/B
26	<i>Tangara cyanicollis</i>	R	T	x	x	C	R/B
27	<i>Coereba flaveola</i>	R	T	x	x*	D	R/B/ZA
28	<i>Saltator maximus</i>	R	T	x	x*	C	R/B/ZA
29	<i>Ammodramus aurifrons</i>	R	T	x	x*	D	R/ZA
30	<i>Sporophila castaneiventris</i>	R	T			C	R/ZA
31	<i>Chlorospingus parvirostris</i>	R	T	x	x	C	R/B
32	<i>Chlorospingus flavigularis</i>	R	T	x	x*	C	R/B
33	<i>Parkesia noveboracensis</i>	M	T*			C	R/Q
34	<i>Psarocolius angustifrons</i>	R	T	x	x	M	R/Q/B
35	<i>Psarocolius atrovirens</i>	R	T	x	x	M	R/Q/B
36	<i>Euphonia xanthogaster</i>	R	T	x		D	R/B

Anexo 3. Éxito reproductivo de los nidos artificiales en el área de estudio y cada uno de los ambientes evaluados (islas/borde) en 19 días de exposición correspondientes a un periodo de incubación, con base en las TSD obtenidas mediante el programa MARK. Contrasto los dos éxitos reproductivos obtenidos para cada tratamiento usando dos modelos uno que asume TSD constantes y otro que permite ver la variabilidad de las TSD cada día.

Día de exposición	Área de estudio				Isla				Borde			
	%	TSDconst.	%	TSDincost.	%	TSDconst.	%	TSDincost.	%	TSDconst.	%	TSDincost.
1	100	0,963	100	0,941	100	0,977	100	0,96	100	0,944	100	0,912
2	96	0,963	94	0,945	98	0,977	96	0,96	94	0,944	91	0,912
3	93	0,963	89	0,948	95	0,977	92	0,96	89	0,944	83	0,912
4	89	0,963	84	0,952	93	0,977	88	0,998	84	0,944	76	0,944
5	86	0,963	80	0,955	91	0,977	88	0,907	79	0,944	72	0,944
6	83	0,963	77	0,958	89	0,977	80	0,998	75	0,944	68	0,944
7	80	0,963	73	0,961	87	0,977	80	0,976	71	0,944	64	0,967
8	77	0,963	71	0,963	85	0,977	78	0,976	67	0,944	62	0,967
9	74	0,963	68	0,966	83	0,977	76	0,976	63	0,944	60	0,967
10	71	0,963	66	0,968	81	0,977	74	0,987	60	0,944	58	0,964
11	69	0,963	64	0,97	79	0,977	73	0,987	56	0,944	56	0,964
12	66	0,963	62	0,972	77	0,977	72	0,987	53	0,944	54	0,964
13	64	0,963	60	0,974	76	0,977	71	1	50	0,944	52	0,937
14	61	0,963	58	0,976	74	0,977	71	1	47	0,944	48	0,938
15	59	0,963	57	0,977	72	0,977	71	1	45	0,944	45	0,937
16	57	0,963	56	0,979	71	0,977	71	0,979	42	0,944	43	0,962
17	55	0,963	54	0,98	69	0,977	70	0,979	40	0,944	41	0,962
18	53	0,963	53	0,981	67	0,977	68	0,979	38	0,944	39	0,962
19	51	0,963	52	0,983	66	0,977	67	0,979	35	0,944	38	0,962