

ISSN: 0719-7853

# REVISTA CHILENA DE ORNITOLOGIA

VOLUMEN 25 NÚMERO 2 - DICIEMBRE DE 2019

PUBLICADA POR LA UNIÓN DE ORNITÓLOGOS DE CHILE

[aveschile.cl](http://aveschile.cl)



## ESTRUCTURA TRÓFICA Y PARTICIÓN DE NICHOS DE LA COMUNIDAD DE AVES DE UN BOSQUE TROPICAL CUBANO

### Trophic structure and niche partitioning in a Cuban tropical forest bird community

ONAYLIS TRIAY LIMONTA<sup>1,2</sup>, GERARDO G. HECHAVARRÍA GARCÍA<sup>3</sup>, IRINA LORES CABRERA<sup>4</sup> & JAIME E. JIMÉNEZ<sup>2,5,6</sup>

<sup>1</sup>Estudiante de Doctorado. Programa de Doctorado en Ciencias, Mención Conservación y Manejo de Recursos Naturales, Universidad de Los Lagos, Chile.

<sup>2</sup>Doctorado en Ciencias, Universidad de Los Lagos, Centro i~mar, Puerto Montt, Chile.

<sup>3</sup>Especialista en Conservación, Sociedad Cubana de Zoología, Cuba.

<sup>4</sup>Sociedad Cubana de Zoología, Cuba.

<sup>5</sup>Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile.

<sup>6</sup>Department of Biological Sciences y Advanced Environmental Research Institute, University of North Texas, Denton, EE.UU.

Correspondencia: Jaime E. Jiménez, jaime.jimenez@unt.edu

**RESUMEN.-** Como parte de los estudios de la comunidad aviar de la Reserva Ecológica Loma del Gato-Monte Líbano, Santiago de Cuba, analizamos las conductas de forrajeo de las aves de este bosque tropical y sus variaciones espacio-temporales. Se detectó un total de 23 gremios tróficos, distribuidos de la siguiente forma: 13 gremios durante el invierno, y 10 en el verano, lo que confirma una elevada complejidad de interacciones en esta comunidad boscosa tropical, resultado de las diversas formas de uso del hábitat que hacen las aves. El gremio con la mayor riqueza de especies para el invierno fue el de los “insectívoros de follaje”, con 11 entidades biológicas, mientras que para la migración estival fueron las “insectívoras de follaje por espiguelo”. En ambos casos, las diferentes especies y sexos involucrados hicieron una partición fina del uso de los estratos arbóreo y arbustivo, fundamentalmente mediante la maniobra de espiguelo. La complejidad gremial también resulta de la diversidad de maniobras de captura de presas, así como por el uso diferencial de los estratos y sustratos disponibles. Esta alta diversidad de estrategias se asoció a las grandes variaciones morfológicas y conductuales que permiten la ocupación de los diferentes microhábitats por parte de las aves locales.

**Palabras clave:** bosque tropical, gremios tróficos, heterogeneidad espacio-temporal, insectívoras de follaje, maniobras de forrajeo, migrantes/residentes.

**ABSTRACT.-** As part of studies focused on the avian community of the Loma del Gato-Monte Líbano Ecological Reserve, Santiago de Cuba, we conducted an analysis of the foraging behavior of the birds inhabiting this tropical forest and their spatio-temporal variations. We detected the presence of 13 foraging guilds for the winter resident birds and 10 guilds for the summer residents, which confirm the high complexity of interactions in this tropical forest community that results from the diversity of resources used by these birds. Eleven foliage insectivorous birds represented the richest guild during the winter, whereas in the summer it was the gleaning insectivorous birds. In both cases, the different species and sexes finely partitioned the arboreal and shrubby strata, chiefly through gleaning maneuvers. The guild's complexity also resulted from the diversity of maneuvers of prey capture, as well as from the diversity in the use of different strata and substrates. This high diversity was associated to the different morphological and behavioral variations that allows the use of different microhabitats by the birds.

**KEYWORDS:** tropical forest, trophic guilds, spatiotemporal heterogeneity, leaf-feeding insectivores, foraging maneuvers, migrant/residents.

*Manuscrito recibido el 02 de enero de 2019, aceptado el 08 de abril de 2019.*

## INTRODUCCIÓN

En las investigaciones ornitológicas, las comunidades de aves han sido frecuentemente divididas en grupos de especies que usan recursos de una manera similar, llamados gremios (Root 1967). Inicialmente los estudios de gremios fueron principalmente descriptivos y comparativos (Noon & Block 1990). Se definía el uso de un número pequeño de categorías ecológicas que permitiesen, sobre la base de observaciones hechas en el campo, asignar a las especies (*i.e.*, poblaciones) a una de estas categorías. Así, cuando el enfoque era dietario, se agrupaban a las especies en insectívoras, frugívoras, nectarívoras, etc. según de qué se alimentaran. Implícito en la definición de los gremios estaba la noción de competencia entre aquellas especies que comparten un recurso común, que es escaso (Blondel 2003). Igualmente, existía la noción que las comunidades de especies se “repartían” los recursos del ambiente a lo largo de ejes del nicho como resultado de las interacciones ecológicas y procesos de selección. Esto resultaría en una estructura comunitaria regular y ordenada de acuerdo a su pertenencia a determinados gremios, como, por ejemplo, las distintas aves que se alimentan de insectos, algunas lo hacen de individuos pequeños y otras de los grandes; algunas de estas se alimentan en el suelo, en el follaje o en el medio aéreo (Holmes & Sherry 2001).

Desde el punto de vista de la conservación de las aves de bosque, resulta importante delimitar el uso de los recursos por parte de los diferentes ensambles de aves, desde las migratorias durante su estadía en los trópicos y su inserción en las comunidades residentes, con las cuales deben competir exitosamente por el uso de los recursos disponibles (Latta & Wunderle 1998, Sánchez *et al.* 2003, Hechavarría 2004). A pesar que algunos de estos patrones se han estudiado parcialmente en la avifauna del Caribe insular (Wunderle & Latta 1996), aún persisten interrogantes tales como 1) ¿Usan en el Caribe las aves migratorias provenientes del continente norteamericano los mismos recursos que las residentes? 2) ¿Qué sucede con los recursos utilizados por las aves migratorias durante sus periodos de ausencia? 3) ¿Resulta esta ausencia de aves migratorias en la expansión del nicho de las especies a lo largo del eje trófico y/o en cambios en los patrones de forrajeo de las aves residentes?

En la mayoría de los trabajos que abordan patrones de forrajeo de las aves migratorias del Caribe, inicialmente fueron tomados de trabajos basados en sus áreas reproductivas en Norteamérica, sin reconsiderar las diferencias que pudieran existir en las conductas de estas mismas aves en las condiciones tropicales (Kirkconnell *et al.* 1992, Sánchez *et al.* 2003, Hechavarría & Domínguez 2010, Hechavarría *et al.* 2011a, b). Las clasificaciones de especies de acuerdo al uso de estratos, sustratos y

maniobras de forrajeo, se definían *a priori* y a partir de información disponible en la literatura de estas aves en sus sitios de cría en Norteamérica u otras partes del continente. Luego, las similitudes existentes en el forrajeo y su consecuente agrupación en gremios se deducía sólo de manera cualitativa (Alfonso *et al.* 1988, Kirkconnell *et al.* 1992, González *et al.* 1994). Poder definir cuantitativamente los gremios de las aves que invernan en los bosques tropicales, requiere coleccionar esta información *in situ*, ya que es esperable que las conductas de las aves difieran de aquellas en sus áreas de reproducción, ya que los recursos y el contexto son muy diferentes (Hechavarría 2004).

Varios trabajos han analizado cuantitativamente la estructura gremial de las comunidades de aves en bosques tropicales en términos de las conductas de forrajeo y del uso del espacio (Holmes *et al.* 1979, Holmes & Recher 1986, Latta & Wunderle 1998, Acosta Alonso 2016). Más escasas han sido estas investigaciones en Cuba (Acosta & Berovides 1984, Acosta *et al.* 1988, Alfonso *et al.* 1988, Kirkconnell *et al.* 1992, González *et al.* 1994, Acosta 2002, Sánchez *et al.* 2004).

Los intentos iniciales en la determinación de los gremios *a posteriori*, a partir de datos cuantitativos tomados en el campo en comunidades aviares cubanas, se limitaron a calcular sólo la frecuencia de aparición de las aves en los diferentes estratos y sustratos del microhábitat, pero sin un posterior análisis estadístico para delimitar la distribución gremial (Arredondo *et al.* 1991, González 1997). No obstante algunos estudios posteriores se enfocaron en determinar cuantitativamente los gremios tróficos de una comunidad aviar en ecosistemas forestales cubanos (Hechavarría 2004, Hechavarría & Domínguez 2010), el estudio de la conducta trófica de las aves cubanas sigue siendo un tema muy poco abordado en la ornitología en Cuba.

En virtud de lo anterior, el objetivo de esta investigación fue caracterizar las conductas tróficas y el uso del microhábitat de las aves presentes en el bosque tropical de la Reserva Ecológica Loma del Gato-Monte Líbano (RE en lo sucesivo), en Santiago de Cuba. Además, determinaremos la composición de los gremios tróficos y sus dinámicas espacio-temporales a nivel del uso del microhábitat, contrastando las estructuras de la comunidad aviar durante el verano y el invierno. Es importante señalar que, como en muchos otros ecosistemas naturales del Caribe, la RE sufrió el 25 de octubre del 2012 los embates del huracán Sandy, que, con categoría III y vientos máximos sostenidos de 185 km/h, impactó el área, causando daños de consideración en su cobertura boscosa y algunos daños en la fauna acompañante. Este hecho claramente repercutió en los resultados obtenidos sólo unos

meses después, y probablemente en algunos de los patrones conductuales de las aves detectados en el presente estudio, los que podrían apartarse un poco de la norma.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

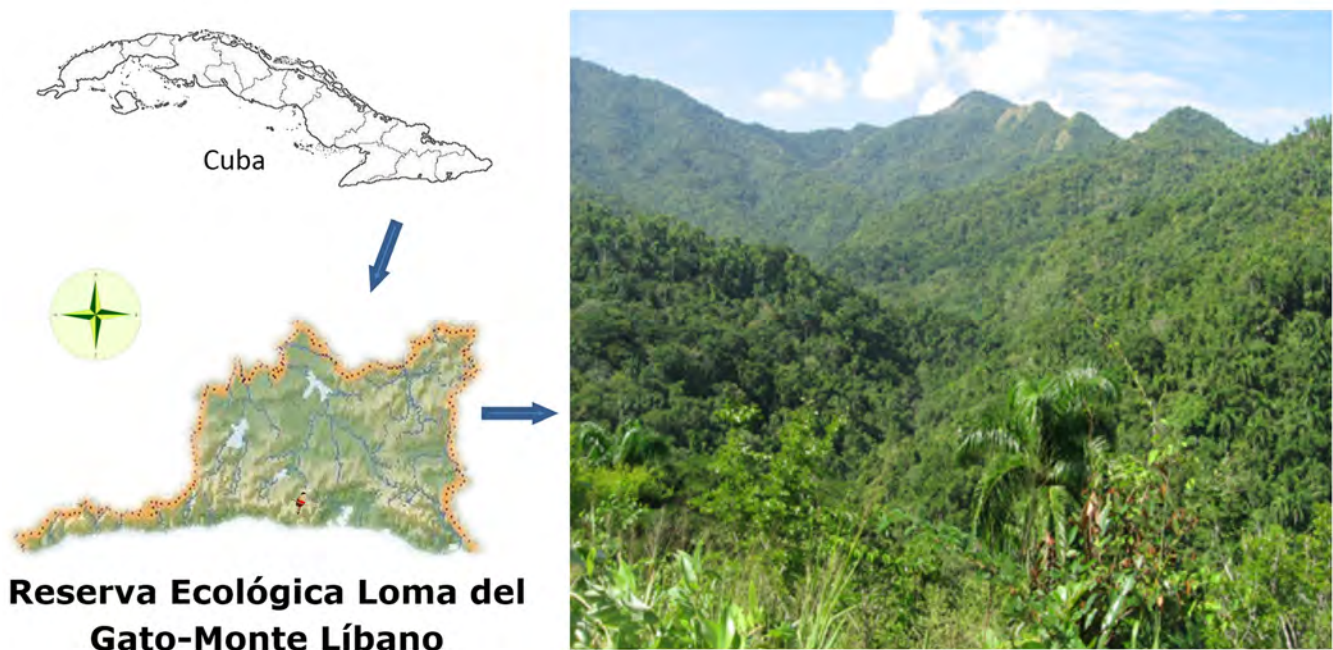
Históricamente la Reserva Ecológica Loma del Gato-Monte Líbano ha sido considerada no sólo como una de las mayores áreas protegidas de la provincia de Santiago de Cuba, sino que de las más importantes de la región oriental del país en cuanto a la gran biodiversidad que alberga y a su alto remanente original (Hechavarría 2013). La RE se encuentra a 34 km al oeste de la ciudad de Santiago de Cuba, en la parte este de la Sierra del Turquino, formando parte del macizo montañoso Sierra Maestra (Fig. 1). Durante muchos años esta área ha tenido un bajo uso humano, limitado a la extracción de frutos para el consumo de la escasa población circundante.

Limita al norte con el poblado de Hongolosongo y al sur con la playa de Caletón Blanco. Fue establecida en 1985 por ser uno de los más importantes centros de diversidad biológica y por su alto grado de conservación de la provincia Santiago de Cuba y del grupo orográfico de la Sierra Maestra (Reyes 1999). Esto ha permitido la conservación de un alto porcentaje de especies endémicas y una alta riqueza de especies en casi todos los grupos de organismos (Hechavarría *et al.* 2011b). Tiene una ex-

tensión de 1.563 ha y su topografía es montañosa, con elevaciones que sobrepasan los 1.100 msnm. En las alturas máximas la temperatura media del aire es de 18,4 °C (Potrony *et al.* 1994), con mínimas medias de 15,7 °C y máximas medias de 22,4 °C (Reyes 1999). El clima es de montaña y está sujeto a variaciones altitudinales (Samek & Travieso 1968). El promedio anual de precipitaciones es de 1.220 mm, siendo los meses de mayo a octubre los de mayores lluvias (Montenegro 1991). La RE presenta un buen grado de conservación de su vegetación, teniendo como formaciones vegetales predominantes el bosque semidecídulo mesófilo, el bosque siempreverde mesófilo y la pluviselva de montaña (Hechavarría 2013).

### Monitoreo de las aves

Para cuantificar la actividad de alimentación de las aves se realizaron 56 salidas al campo, a razón de 8 días/mes entre noviembre de 2012 y mayo de 2013. Las visitas se realizaron cada 25-30 días en casi todos los casos y por todo el día. Aunque no se completa un ciclo anual, la información obtenida en la presente investigación es importante, porque refleja la parte del ciclo cuando arriba la mayor parte de las aves migratorias invernales, procedentes de Norteamérica (septiembre-noviembre, aunque algunas especies arriban más temprano, en agosto), y hasta el regreso de estas a sus áreas de cría en Norteamérica (marzo-mayo). Solo se colectaron datos en los días calmos, con poco viento y sin precipitaciones ni neblina,



**Figura 1.** Ubicación de la Reserva Ecológica Loma del Gato-Monte Líbano en el contexto nacional, en la provincia de Santiago de Cuba, en la región provincia oriental del país.

entre la salida del sol hasta las 10:00. Las observaciones fueron registradas por tres observadores familiarizados con el área y con las aves, usando binoculares 12 x 50.

A pesar de la existencia de senderos utilizados para el escaso tránsito de personas por el área, los recorridos realizados para evaluar el uso del espacio por parte de las aves, fueron realizados al azar, aunque cubriendo la mayor área posible, registrando la conducta de alimentación de todas las aves observadas. Debido a que la mayoría (en el área se realizó el marcaje de aves con anillos plásticos de colores desde enero hasta mayo del 2010, y en este estudio se observaron algunos de los individuos que fueron marcados) de las aves no estaban marcadas, los recorridos fueron espacialmente separados por una distancia de 1 km entre ellos y minimizando repetir observaciones sobre el mismo individuo en el día, para reducir la autocorrelación de los datos (Wagner 1981). El tiempo máximo de registro de un ave fue acotado en 5 min, aunque en la práctica casi siempre fue menor a 2 min.

Cada vez que un individuo fue observado realizando una maniobra de forrajeo, en una planilla se anotaron las siguientes variables: especie, sexo, hora del día, maniobra de forrajeo utilizada, estrato a partir del cual ésta tenía lugar (arbóreo, arbustivo, herbáceo o suelo) y sustrato sobre el que la realizaba (tronco, rama, ramita, hoja, flor, fruto). Las ramitas eran aquellas con un diámetro <5 cm, mientras que las ramas tenían un diámetro mayor. Este se pudo estimar en relación al tamaño del ave. Se consideró como sustrato flor cuando el ave se encontraba posada sobre una inflorescencia o una flor de gran tamaño; lo mismo para el sustrato fruto.

Siguiendo a Holmes *et al.* (1979) se definieron cuatro tipos de conductas de forrajeo: (1) espiguelo (*glean*, en inglés), colecta de una presa desde un sustrato por un ave posada o saltando, (2) revoloteo (*hover*), captura de una presa posada por un ave volando, (3) persecución (*hawk*), captura de una presa voladora por un ave volando, y (4) perforación (*probe/drill*), cuando un ave penetra su pico en un sustrato en busca de presas. En el presente estudio las modificaciones realizadas consistieron en el aumento de las combinaciones de los estratos de forrajeo (estrato arbóreo, estrato arbustivo, estrato herbáceo y estrato suelo) y los sustratos de forrajeo (liana o trepadora, epífita, tela de araña, tronco, rama, ramita, hoja, flor, fruto, rama seca caída, tronco seco caído y suelo), con las maniobras de forrajeo. En total se acumuló un total de 2.988 registros, distribuidos en 1.535 para la etapa invernal y 1.454 para la migración de verano, en 56 días y 448 h de observación.

#### Análisis estadísticos

Los registros fueron ordenados en dos matrices tem-

porales de 33 especies versus 36 conductas de forrajeo. Una fue para los datos de noviembre a febrero (residencia invernal) y la otra para los de marzo a mayo (migración estival), para poder comparar ambos periodos. Los porcentajes de los datos originales fueron transformados a logaritmos (base 10) para homogeneizarlos. Las variables de forrajeo se ordenaron en cuatro estratos de forrajeo, 12 sustratos de forrajeo y 20 combinaciones de maniobras de forrajeo en los diferentes sustratos. Siguiendo a Hechavarría (2004) fue posible separar por sexos a individuos de *Dendroica caerulescens* y de *Setophaga ruticilla*, para evaluar la existencia o no de una segregación sexual.

Con las matrices obtenidas se realizó un análisis de conglomerados para cada etapa, agrupando las especies de acuerdo al uso que hacen del hábitat. Esto permitió la conformación de gremios tróficos para cada una de las etapas abordadas, entendiendo como “gremios” al conjunto de especies y/o sexos que hacen un uso similar del hábitat, en cuanto al sustrato que utilizan en conjunto con la maniobra de forrajeo utilizada. Dichos gremios se determinaron comparándolos con los resultados presentados por Kirkconnell *et al.* (1992), basados en observaciones personales y datos tomados de la literatura, para demostrar las variaciones que existen cuando se clasifican *a posteriori*, luego del análisis de las variables que describen a las maniobras de forrajeo y a la dieta. Posteriormente, para definir qué variables tenían una mayor incidencia en el agrupamiento específico se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Para la rotación de los factores se utilizó el método Equamax, combinación del método Varimax que simplifica los factores y del método Quartimax que simplifica las variables (Pardo & Ruíz 2002). Para determinar la posible existencia de segregación sexual en el uso del hábitat por parte de las dos especies dimórficas se empleó la prueba de rangos con signos de Wilcoxon (Siegel & Castellan 1988). Todos los análisis se realizaron en el programa SPSS versión 12.

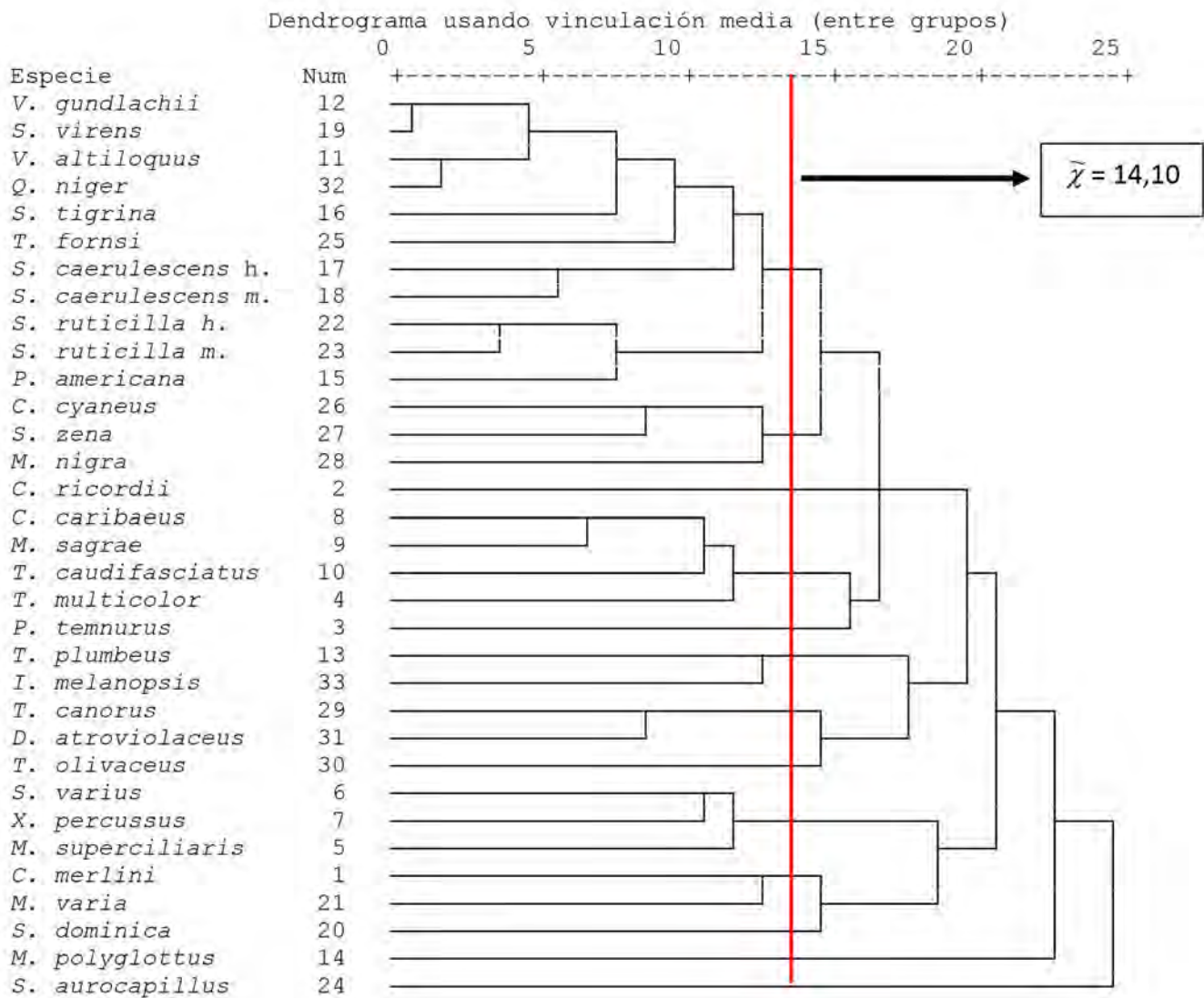
## RESULTADOS

### Residencia invernal. Análisis de Conglomerados

El dendrograma de agrupamiento de las 33 entidades biológicas implicadas (29 especies y dos de ellas separadas por sexo), permitió establecer 13 gremios tróficos, de los cuales seis resultaron ser monoespecíficos (Fig. 2).

En orden descendente, los gremios determinados fueron:

*Gremio 1*: Compuesto por un total de 11 entidades biológicas (siete especies, dos de las cuales estaban segregadas por sexo): *Vireo gundlachii*, *V. altiloquus*, *Setophaga virens*, *S. tigrina*, *S. caerulescens* ambos sexos, *S. ruticilla* también los dos sexos, *Parula americana*,



**Figura 2.** Agrupación de los gremios de aves durante la etapa invernal en base a sus conductas de alimentación y uso del ambiente en estratos y sustratos. Los nombres para las especies aparecen descritos en el Apéndice 1. La línea vertical roja marca la distancia euclidiana media entre todas las especies, tomada como criterio de agrupamiento.

*Quiscalus niger* y *Teretistris fornsi*. Este gremio lo llamamos “Insectívoros de follaje por espiguelo”, ya que todos sus miembros presentaron altos usos del follaje de los estratos arbóreos y arbustivos, con conductas de espiguelo.

**Gremio 2:** Integrado por *Cyanerpes cyaneus*, *Spindalis zena* y *Melopyrrha nigra*. Las tres especies mostraron importantes incursiones en flores, con maniobras de espiguelo desde las flores y frutos o desde ramitas. Este gremio, lo llamamos de “Nectarívoros-Frugívoros”.

**Gremio 3:** Este gremio es el de los “Nectarívoros” y a él pertenece *Chlorostilbon ricordii*, con altas contribuciones de revoloteo en los estratos arbóreo, arbustivo y hierba, e incluso en lianas y epifitas. Esta especie posee una elevada plasticidad ecológica, ya que incursiona con

igual éxito en todos los estratos. Igualmente, según los datos obtenidos, es una especie cleoptoparásita que roba artrópodos caídos en las telas de arañas.

**Gremio 4:** Está conformado por tres especies de la familia Tyrannidae, *Contopus caribaeus*, *Myiarchus sagrae* y *Tyrannus caudifasciatus*, además de *Todus multicolor* exclusivo representante de la familia Todidae, endémica del Caribe insular. Este gremio lo denominamos de “Insectívoros de percha”, por tratarse de especies que realizaban la maniobra de persecución, persiguiendo a una presa voladora desde una rama, ramita o percha, con revoloteo en hoja.

**Gremio 5:** Este gremio estuvo representado por *Priotelus temnurus*, el cual es clasificado como “Insectívoros-

Frugívoros de percha”, debido a que utilizaba el estrato arbóreo y los sustratos rama, ramita, flor y fruto, realizando las maniobras de espiguelo en ramas, ramitas y frutos y el revoloteo en hojas, en busca de artrópodos que detectaba casi inmóvil desde su percha.

*Gremio 6:* Agrupó a *Turdus plumbeus* y a *Icterus melanopsis*, especies que se clasifican como “Insectívoros-Frugívoros de follaje por espiguelo”, por incursionar en los estratos arbóreo, arbustivo y suelo, desde el sustrato rama, ramita, flor, fruto y suelo.

*Gremio 7:* Este gremio incluyó a *Dives atrovioleaceus* junto a *Tiaris canorus*. Se denomina de “Insectívoros-granívoros de suelo y follaje por espiguelo”, debido a que estas dos especies presentan conductas similares en el uso de los estratos arbóreo y suelo, en los sustratos ramita, fruto y suelo, mediante maniobras de espiguelo.

*Gremio 8:* Se denomina “Granívoros de suelo y follaje por espiguelo”, al que sólo pertenece *Tiaris olivaceus*, que por su posición en el dendrograma podría incluirse en el gremio 7, pero que se segrega de este debido a que incursiona además en el estrato herbáceo, realizando las maniobras de revoloteo en hierbas y helechos.

*Gremio 9:* Representado por aves “Insectívoras de ramas y troncos por perforación”, integrado por tres especies de la familia Picidae, el endémico genérico *Xiphidiopicus percussus*, el residente permanente *Melanerpes superciliaris* y el residente invernal *Sphyrapicus varius*. Estas aves perforaban ramas y troncos, y la última además hacía espiguelo en frutos.

*Gremio 10:* Este gremio agrupó a *Coccyzus merlini* y a *Mniotilta varia*. Se denomina de “Insectívoros-depredadores de tronco y ramas por espiguelo”, ya que incursionaron por los sustratos tronco, rama y ramita, usando exclusivamente la maniobra de espiguelo.

*Gremio 11:* Integrado por *Setophaga dominica* y denominado “Insectívoros de suelo y follaje por espiguelo”. Se trata de una especie que habitualmente incursionaba en el estrato arbóreo, aunque periódicamente también visitaba el suelo, utilizando los sustratos, tronco, rama y ramita. Esta especie presentó un marcado uso de las ramas secas caídas, siempre mediante la maniobra de espiguelo. Este es un recurso que durante la etapa de estudio se encontraba en abundancia, y por consiguiente con una abundante fauna de artrópodos detritívoros.

*Gremio 12:* Este es un gremio atípico para un área boscosa como la estudiada. Lo denominamos “Insectívoros de follaje por revoloteo”, integrado solamente por *Mimus polyglottos*, un ave de espacios abiertos.

*Gremio 13:* *Seiurus aurocapillus* fue el único integrante del gremio de los “Insectívoros de suelo por espiguelo”. Esta ave se alimentaba exclusivamente en el suelo entre las hierbas y en los sustratos rama, ramita, ramas

secas caídas, troncos secos caídos, y suelo, mediante maniobras de espiguelo en rama, tronco, suelo, y revoloteo en hojas, ramas y ramitas.

### Residencia invernal. Análisis de Componentes Principales

El Análisis de Componentes Principales permitió no solo corroborar los resultados del dendrograma de agrupamiento, sino que además permitió determinar cuáles variables tuvieron mayor incidencia en el agrupamiento específico. Los resultados de invierno de las conductas de las aves usando ACP corroboró la alta sobreposición existente entre las aves insectívoras de follaje, las que en diferentes combinaciones hicieron uso de los estratos, sustratos y maniobras de forrajeo utilizando los recursos disponibles en el área (Fig. 3).

Los primeros tres componentes del ACP sólo absorbieron el 39,3 % de la varianza total acumulada. El primer componente explicó sólo el 15,5 % de la varianza, siendo las variables que más aportaron, el estrato suelo, el sustrato suelo y el revoloteo en el suelo, mientras que el segundo lo hizo en un 12,8 %, representado por el sustrato tronco, el revoloteo en suelo y la perforación en rama. El tercer componente capturó el 11,0 % de la varianza, siendo las variables más importantes el revoloteo en rama y en ramita, así como el uso de sustrato troncos secos caídos.

### Residencia de verano. Análisis de Conglomerados

El dendrograma de agrupamiento de las 29 especies más las 4 combinaciones de especie y sexo durante la etapa de verano permitió establecer 10 gremios tróficos (Fig. 4), de los cuales sólo dos resultaron ser monoespecíficos.

*Gremio 1:* Formado por tres especies típicas del estrato suelo, *Columbina passerina*, *Seiurus aurocapillus* y *Geothlypis trichas*. Se agruparon en el gremio de los “Insectívoros-Granívoros de suelo por espiguelo”. Todas estas aves sólo realizaron la maniobra de espiguelo en el suelo, aunque *Geothlypis* también usó los troncos secos caídos en el suelo.

*Gremio 2:* *Turdus plumbeus*, *Tiaris canorus* y *Tiaris olivaceus* se reagrupan en el gremio de los “Insectívoros-Granívoros del estrato arbóreo y el suelo por espiguelo”. Estas especies estaban presentes en los estratos arbóreo y suelo, usando los sustratos ramita y suelo, con maniobras de espiguelo en hojas y en suelo. *Tiaris olivaceus* además se alimentaba en hierbas y helechos.

*Gremio 3:* Este gremio agrupó a las dos especies más comunes de la familia Picidae, a *Xiphidiopicus percussus* y a *Melanerpes superciliaris*, definido como el gremio de “Insectívoros de ramas y troncos por perforación”.

*Gremio 4:* Este gremio correspondió a las “Insectí-

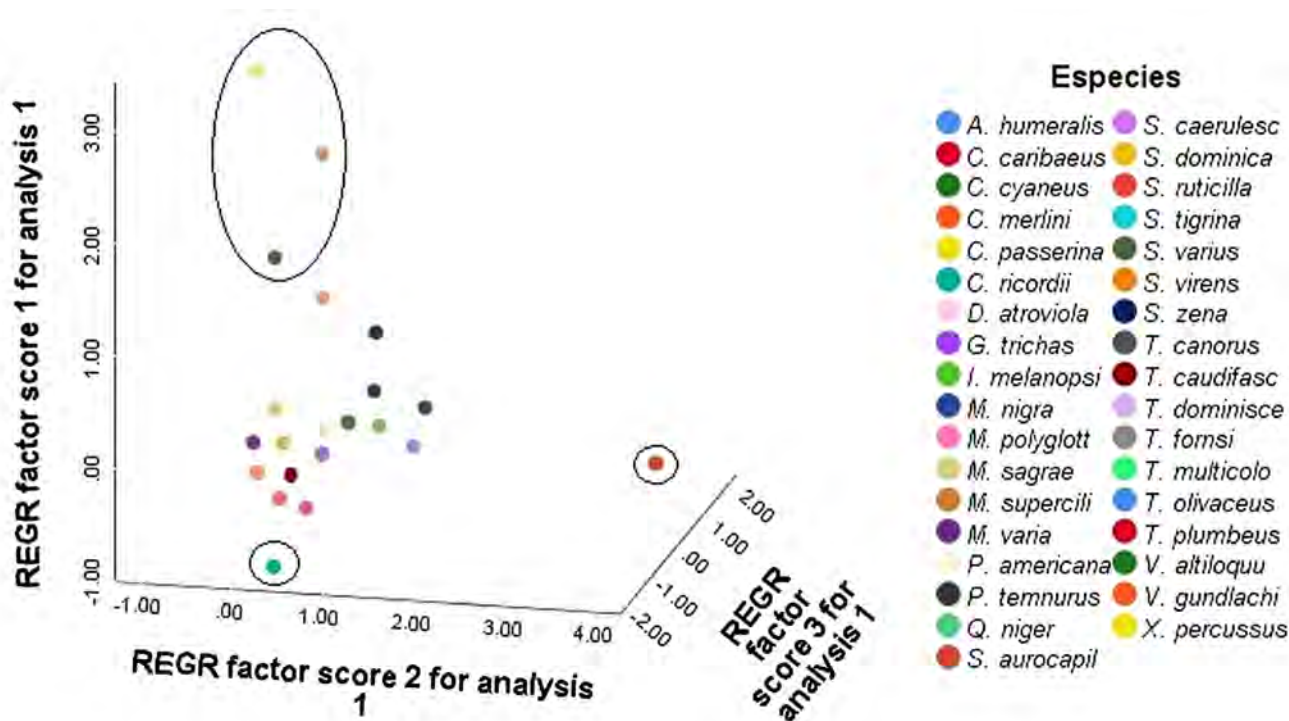


Figura 3. Representación de la agrupación de las aves de la RE durante la estación invernal en base a los tres primeros componentes principales. Los polígonos indican los gremios mejor definidos. Los nombres para las especies aparecen descritos en el Apéndice 1.

voras de percha”, que incluyó a los Tyrannidae *Contopus caribaeus*, *Myiarchus sagrae*, *Tyrannus caudifasciatus*, al migratorio estival y a *Todus multicolor*. Estas especies realizaron principalmente persecución combinada con revoloteo en diferentes sustratos. *Tyrannus caudifasciatus* se subdividió en un sub-gremio aparte debido a su exclusiva incursión en el estrato arbóreo, mientras que *T. multicolor* se separó por su mayor revoloteo en diferentes sustratos, incluyendo el sustrato flor.

**Gremio 5:** Ambos sexos de *Setophaga caeruleascens* aparecieron formando el gremio de las “Insectívoras de tronco, ramas y follaje por espiguelo”, las que usaron la mayoría de los estratos y sustratos.

**Gremio 6:** El gremio de las “Insectívoras-Frugívoras de follaje y suelo por espiguelo” lo integraron dos *Icteridae*, *Quiscalus niger* y *Dives atrovioleaceus*. Ambas especies usaron los estratos arbóreo, arbustivo y suelo, tanto en troncos como en ramas y ramitas, hojas, troncos secos caídos, suelo, flores y frutos.

**Gremio 7:** El de las “Insectívoras de follaje por espiguelo y revoloteo” fue el gremio más complejo de la estación de verano, con seis especies además de ambos sexos de una séptima especie. En él se agruparon *Coccyzus merlini*, *Setophaga dominica*, *Teretristis fornsi*, *Vireo gundlachii*, *Vireo altiloquus*, *Icterus melanopsis* y

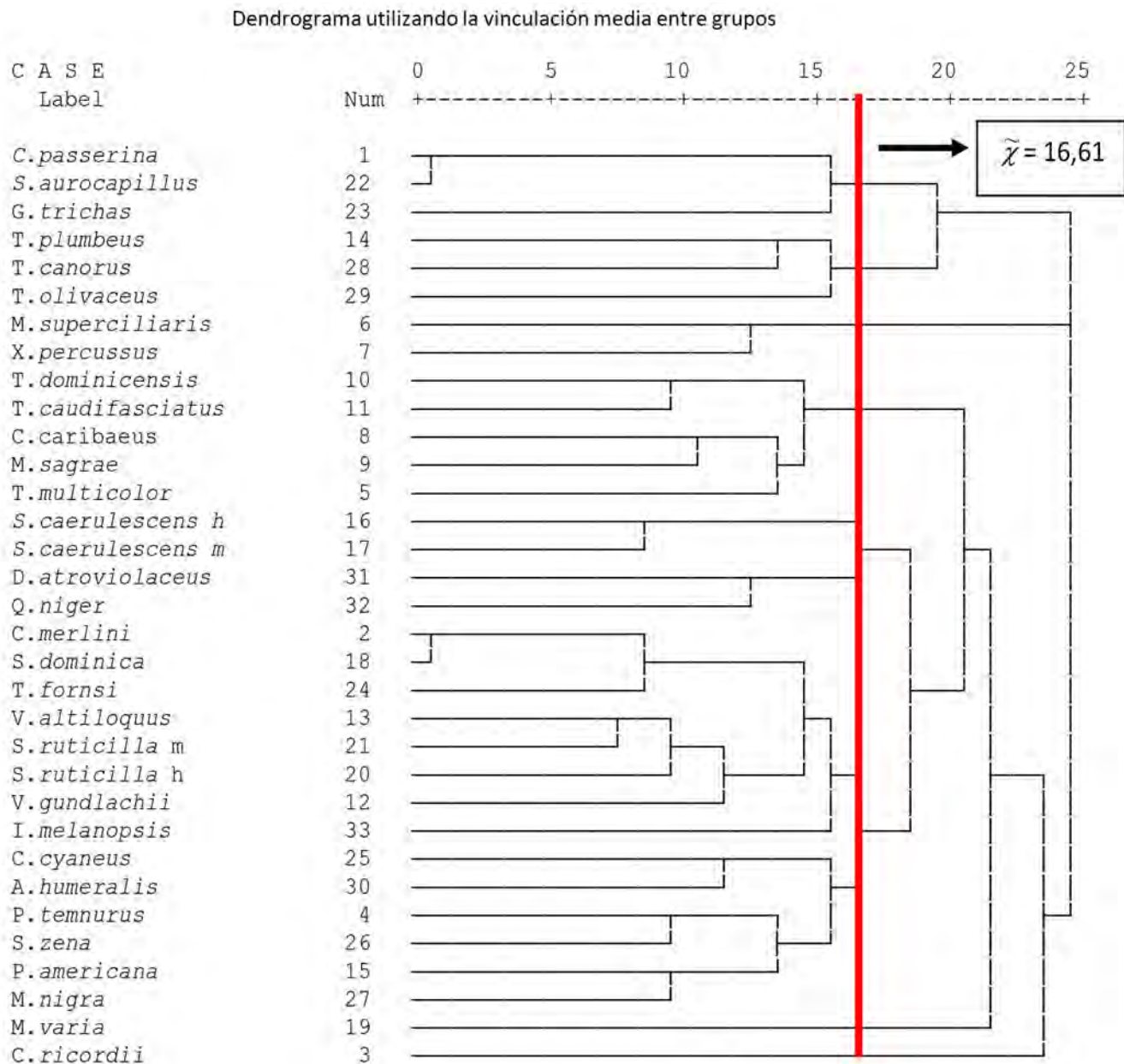
ambos sexos de *Setophaga ruticilla*. Todas presentaron conductas de espiguelo en ramas, ramitas, hojas y suelo. Este gremio se subdividió en dos grupos, el primero con *Coccyzus merlini*, *Setophaga dominica*, *Teretristis fornsi* e *Icterus melanopsis* que usó exclusivamente el espiguelo y el segundo integrado por las dos especies de *Vireo* y ambos sexos de *Setophaga ruticilla*, que además del espiguelo también revolotearon en diferentes sustratos y estratos.

**Gremio 8:** Al gremio de las “Insectívoras-Frugívoras de follaje por espiguelo” pertenecen *Cyanerpes cyaneus*, *Agelaius humeralis*, *Priotelus temnurus*, *Spindalis zena*, *Parula americana* y *Melopyrrha nigra*. Estas utilizaron el estrato arbóreo en los sustratos rama y ramita, con actividades de espiguelo en hojas, ramas, flores y frutos.

**Gremio 9:** *Mniotilta varia* perteneció a las “Insectívoras de ramas y troncos por espiguelo”. Esta especie usó el estrato arbóreo, y los sustratos tronco y ramita, con maniobras de espiguelo en ramas y tronco.

**Gremio 10:** El gremio de las “Nectarívoras” incluyó a *Chlorostilbon ricordii*. Esta ave usó todos los estratos, realizando la maniobra de revoloteo en los sustratos flor y visitó hojas, ramas, ramitas y telas de araña en busca de artrópodos.





**Figura 4.** Agrupación de los gremios de aves durante el verano en base a sus conductas de alimentación y uso del ambiente en estratos y sustratos. La línea vertical marca la distancia euclidiana media entre todas las especies, tomada como criterio de agrupamiento. Los nombres para las especies aparecen descritos en el Apéndice 1.

### Residencia de verano. Análisis de Componentes Principales

Los tres primeros componentes del ACP capturaron sólo el 42,9 % de la varianza total de las conductas de las aves durante el verano (Fig. 5). El primer componente, definido por el sustrato ramita, revoloteo en ramas y el estrato arbustivo, incluyó el 16,3 % de la varianza, mientras que el segundo, representando el estrato arbóreo, el sustrato rama y el espiguelo en frutos explicó el 14,5 % de la varianza. El tercer componente aportó el 12,2 % de la

varianza, representado por el espiguelo en hojas, en suelo y en el sustrato ramitas.

### DISCUSIÓN

#### Residencia invernal

Los sexos de las dos especies de parúlidos (*Setophaga caerulescens* y *S. ruticilla*), fueron separados en el análisis, debido a que diferentes autores afirman que en formaciones boscosas estas dos especies presentan una

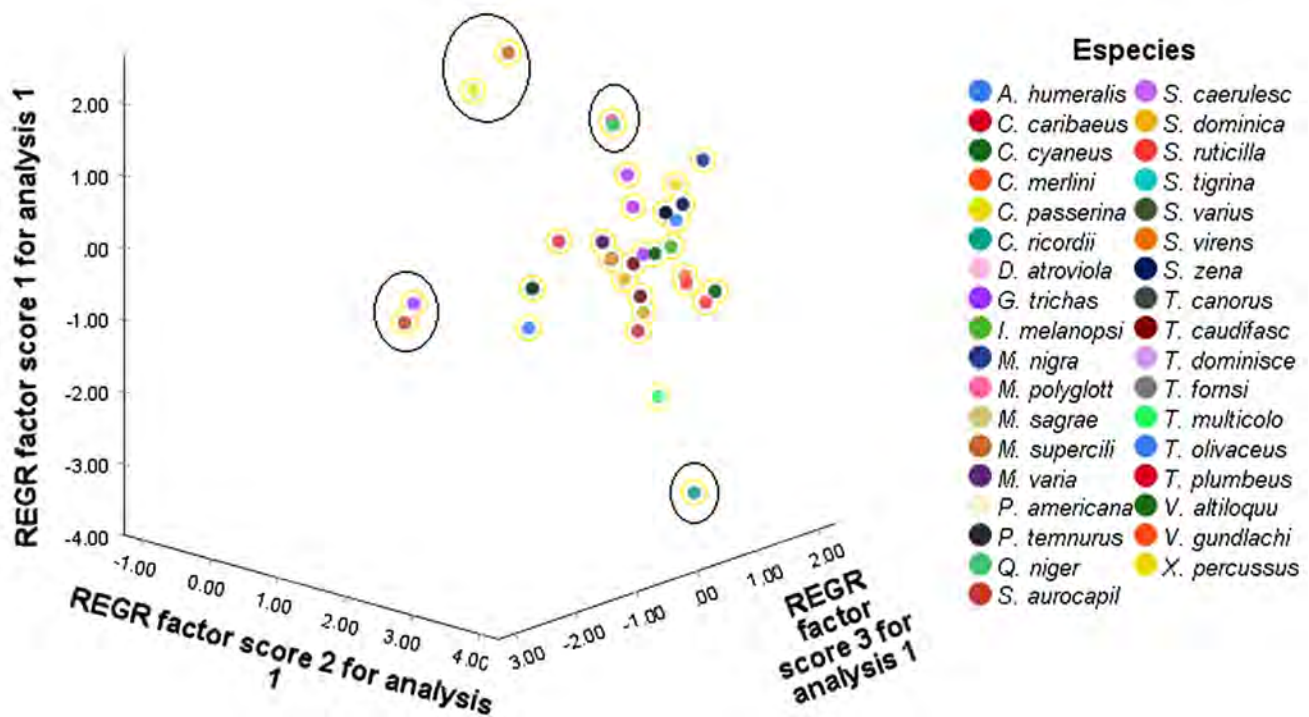


Figura 5. Representación de la agrupación de las aves del RE durante la estación de verano en base a los tres primeros componentes principales. Los polígonos indican los gremios mejor definidos. Los nombres para las especies aparecen descritos en el Apéndice 1.

aparente segregación sexual en cuanto al uso diferenciado de los pisos de vegetación y posibles diferencias en cuanto al empleo de diferentes combinaciones de forrajeo por estratos y sustratos (Wunderle 1992, Hechavarría 2004, Hechavarría *et al.* 2011b). Sin embargo, en este estudio ambas especies quedaron agrupadas en el mismo gremio, lo cual parece responder al hecho de que ambos sexos de las dos especies presentan, al menos en el área de estudio, una amplia gama de maniobras similares que incluyeron desde el espiguelo hasta el revoloteo en los diferentes sustratos y que en el caso de *Setophaga ruticilla* incluyeron también la persecución. Ninguna de las dos especies se segregó sexualmente de manera apreciable por sus maniobras de forrajeo. *Setophaga ruticilla* es uno de los parúlidos que mayor cantidad de conductas de forrajeo utiliza en ambos sexos, con maniobras de espiguelo en troncos, ramas, ramitas y hojas y revoloteo en los mismos sustratos, utilizando además el revoloteo en suelo y la persecución. Robinson & Holmes (1982) afirman que esta especie utiliza la maniobra de revoloteo y persecución, que implica la persecución de una presa espantada con anterioridad. Las observaciones realizadas parecen confirmar este planteamiento, ya que esta ave en el área se movió entre el follaje, abriendo y cerrando la cola y las alas como un abanico, lo que podría servir para espantar a sus posibles presas. Es importante recalcar las impor-

tantes contribuciones que presentan ambos sexos de estas especies en las ramas secas caídas, particularmente por el aumento de este sustrato de forrajeo después del huracán Sandy.

En el caso de *Cyanerpes cyaneus*, casi de manera exclusiva incursionó en el sustrato flor, lo que la convierte en un ave nectarívora por espiguelo, aunque eso no excluye que en dichas incursiones esta ave también consuma a los artrópodos presentes en las flores. Esto sólo podría ser determinado mediante estudios más detallados de la dieta de esta especie. Los ecosistemas forestales cubanos, a diferencia de los de los bosques templados, se caracterizan por una elevada disponibilidad de recursos florales y frutales durante todo el ciclo anual, y, sin embargo, las comunidades nectarívoras y frugívoras que las conforman son bastante simples, integradas sólo por unos pocos miembros, si se comparan con los ecosistemas continentales (Hechavarría 2004). Esto podría deberse a una gran abundancia de otros recursos más nutritivos tales como los insectos.

Para un ave como *Spindalis zena* descrita como frugívora, estar dentro del gremio de las insectívoras demuestra que es capaz de utilizar diferentes recursos para su alimentación. Según diferentes autores (ver en Hechavarría *et al.* 2011b), aún las aves netamente frugívoras consumen artrópodos para complementar sus respectivas

dietas y adquirir nutrientes que sólo provienen de una dieta animal. Por otra parte, el espiguelo en hojas pudiera indicar que las aves están consumiendo pequeños brotes o retoños de hojas, aspecto también reportado en la bibliografía (ver en Hechavarría 2004) y que se pone de manifiesto particularmente en áreas donde los recursos frutales escasean, como sucedió en el área de estudio durante los meses que siguieron al huracán Sandy.

Igualmente, dentro de este gremio, la especie *Melopyrrha nigra* se separó en un subgrupo aparte, por sus mayores contribuciones en el estrato arbustivo, tal y como hace en otras formaciones vegetales del país (Hechavarría et al. 2011 b), pero incursionaba también en el sustrato suelo, actividad típica de esta especie, y que se observó en el mes siguiente al huracán, como consecuencia de la actividad oportunista de esta ave, que utilizó los frutos caídos en el suelo después del huracán como consecuencia de los vientos. Es importante destacar la actividad de espiguelo en flor de esta ave, la cual morfológicamente no está adaptada para libar el néctar de las flores y que, sin embargo, utilizó este recurso fácilmente colectable, pero sólo como “robo de néctar”. Este fenómeno de robo de néctar no es nuevo en el Neotrópico y ha sido documentado para otros dos embercizados de Centroamérica. *Diglossa plumbea* compite con tres especies de colibríes (Colwell 1973) en bosques lluviosos de Costa Rica y con el picaflor acanelado *D. baritula* en bosques altos de México (Del Coro 2001).

El gremio 3 es monoespecífico y la especie que lo conforma pone de manifiesto el fenómeno del cleptoparasitismo. Según reportan Hechavarría & Domínguez (2010), el consumo de artrópodos por *C. ricordii* puede oscilar entre 5,4-11,2 % del total de sus presas. Sin embargo, ante la falta de otros recursos, como lo ocurrido durante el mes de noviembre del 2012 luego del impacto del huracán Sandy, esta conducta depredadora de artrópodos se elevó hasta un 33,3 %, lo que prueba el alto oportunismo de esta ave y su capacidad para adaptarse a los cambios ambientales, por muy drásticos que estos sean. En el área de estudio, *C. ricordii* fue observado robando los insectos caídos en las telas de la araña parda del Mediterráneo (*Cyrothpora citricola*), que se encuentra bien distribuida en esa región geográfica. Se cuestiona en la literatura si esta pequeña ave sólo roba las presas caídas en las telas de arañas, o también depreda sobre las arañas, como ha sido documentado por Alayón (1980). Los resultados obtenidos confirman esto último, pues en tres telas visitadas con estas características, las arañas no fueron encontradas luego de que el ave las visitara, suponiéndose que las pudo haber depredado. Esta conducta fue detectada durante el mes de noviembre, o sea, apenas un mes después del paso del huracán Sandy, cuando casi

no existían recursos florales; ya que sólo tres especies de plantas fueron detectadas con flores en el área y *C. ricordii* parecía estar supliendo la falta de flores con alimentos de origen animal (Hechavarría & Domínguez 2010).

Las especies integrantes del gremio 4 se alimentaron fundamentalmente de insectos, a diferencia de los resultados obtenidos por Hechavarría (2004), donde todos los integrantes de este gremio consumieron, además, aunque en menor cuantía, frutos. Nuestros resultados no coinciden completamente con los reportados por Kirkconnell et al. (1992), que separaron a *Myiarchus sagrae* y a *Todus multicolor* en un gremio diferenciado, al cual denominaron “Insectívoros de percha con vuelo colgado”. Según estos autores estas dos especies se diferencian de *Contopus caribaeus* y *Tyrannus caudifasciatus* en que capturan a sus presas a partir de una percha, matándolas luego mediante picoteos rápidos sobre el sustrato y la mayoría de las veces, efectuando un vuelo rápido o estacionario. Según el agrupamiento adoptado en este trabajo, la conducta de *Myiarchus sagrae* y *Todus multicolor* se denominaría de “revoloteo”.

Al comparar lo obtenido en el gremio 5 con otros estudios se detecta que dichos resultados coinciden parcialmente con los de Almeida (2005), ya que, en dicha investigación *Priotelus temnurus* presentó altas contribuciones en la maniobra de persecución, aunque quedó separado de los miembros de la familia Tyrannidae. En nuestra área esta especie también fue observada persiguiendo insectos desde su percha con un vuelo errático e irregular, descendiendo incluso a ras de suelo tras estos. Kirkconnell et al. (1992) clasificaron a esta ave sobre la base de sus observaciones y datos bibliográficos como “Insectívoro-Frugívoro de percha”, señalando que complementa su dieta con flores. Sin embargo, Hechavarría (2004) señala que al parecer lo que hace esta especie es capturar insectos situados en el interior de las flores, ya que en repetidas ocasiones fue observada visitándolas durante 3-4 s, pero no las utilizaba para su consumo. Aún queda por establecer si esta especie es otra de las aves cubanas que roba el néctar.

En el caso de *Icterus melanopsis*, este es considerado por Kirkconnell et al. (1992) como “Insectívoro-Frugívoro de follaje por espiguelo”, lo que coincide con los resultados de esta investigación, mientras que *Turdus plumbeus* fue descrito por los mismos autores como “Insectívoro-Frugívoro revolvero de suelo”, lo que difiere de nuestros resultados, aunque si coincide con lo reportado por Hechavarría & Pérez (1999), Hechavarría (2004) y Almeida (2005), quienes plantean que esta especie utiliza exitosamente todos los sustratos, demostrando su alta plasticidad ecológica.

La especie *Tiaris olivaceus*, que conforma al gremio

8, podría formar parte del gremio anterior, como ocurrió en el estudio de Almeida (2005). Tanto en el citado estudio como en la presente investigación, *T. olivaceus* fue observado realizando la maniobra de revoloteo. Sin embargo, aquí difirió en el sustrato en donde lo realiza, de ahí su separación. Nuestros resultados no coinciden con los obtenidos por Kirkconnell *et al.* (1992), quienes clasificaron a las dos especies de *Tiaris* en el mismo gremio, "Granívoros de suelo y follaje", denominación que pudiera utilizarse para este gremio, a pesar de que estos autores argumentan que se alimentaban fundamentalmente de granos obtenidos en el suelo, diferente a lo observado en el presente estudio.

En cuanto a *Sphyrapicus varius*, este quedó separado de las otras dos especies en un subgrupo debido a su consumo de frutos. Otros autores han demostrado el consumo de frutos por diferentes especies de carpinteros, conducta con la cual al parecer satisfacen sus necesidades básicas de energía mediante el consumo de alimento de origen vegetal (Kirkconnell *et al.* 1992, Hechavarría 2004).

En el estudio de los gremios tróficos de la avifauna cubana Kirkconnell *et al.* (1992), definen a *C. merlini* como depredador de insectos y pequeños vertebrados. Efectivamente, el uso de esta ave de los estratos tronco, rama y ramita, unido a sus características morfológicas, le permiten no solo consumir pequeños insectos, sino además capturar pequeños anfibios y reptiles. Hechavarría (2004) integró a *Setophaga dominica* al gremio denominado "Insectívoros de follaje por espiguelo" junto con otras cuatro especies (*Parula americana*, *Coccyzus merlini*, *Setophaga tigrina* y *Setophaga virens*) porque realizaban casi exclusivamente la maniobra de espiguelo en el follaje. Mientras que Almeida (2005) agrupó a esta misma especie con otras siete especies que son catalogadas como "Insectívoros de follaje por espiguelo", pero que se subdividió en cuatro subgrupos.

Consideramos necesario analizar los posibles motivos que llevaron a la detección de *Mimus polyglottos* en un hábitat boscoso, donde es muy poco frecuente su avistamiento. Esta es un ave de espacios más abiertos. Debido al huracán Sandy, se crearon espacios abiertos dentro del bosque por la caída de árboles de gran tamaño y por la pérdida de follaje. Esto posibilitó que algunos individuos de *Mimus polyglottos* hicieran uso de estos parches abiertos para alimentarse. Otra hipótesis es que dichos individuos, durante el paso del huracán en los días finales del mes de octubre, hayan sido movidos fuera de su hábitat típico por la fuerza de los vientos y además quedaran desorientados espacialmente.

La especie *Seiurus aurocapillus* fue clasificada como "Insectívora de suelo por espiguelo", ya que se alimentaba casi exclusivamente en el sustrato suelo, entre las hier-

bas y troncos secos caídos, mediante la maniobra de espiguelo. Este resultado no coincide totalmente con los obtenidos por Salazar (2010), que agrupa a esta ave junto a *Columbina passerina* y *Tiaris olivaceus*, catalogándolos como "Insectívoros-granívoros de suelo por espiguelo". Es cierto que estas tres especies son típicas habitantes de los sustratos bajos y casi permanentemente incursionan en el suelo en busca de alimentos. Sin embargo, si las otras dos especies tienen la típica morfología de aves granívoras con pico fuerte y romo, *Seiurus aurocapillus* es una típica ave insectívora, adaptada a buscar presas móviles utilizando otras técnicas.

### Residencia de verano

Con respecto al gremio constituido por *Columbina passerina*, *Seiurus aurocapillus*, y *Geothlypis trichas* Kirkconnell *et al.* (1992) citan a la primera especie como un habitante de bosques abiertos, pero esta especie siempre ha estado presente en el área, aunque en pequeños números y siempre en los claros de bosque. Aunque las tres especies son habitantes del suelo, morfológicamente se subdividen en dos especies primariamente insectívoras (*S. aurocapillus* y *G. trichas*) y otra de la familia Columbidae, que es una especie primariamente granívora. Sin embargo, *G. trichas* se subdivide en un subgrupo aparte, porque hace uso de los troncos secos caídos.

Las especies *Turdus plumbeus*, *Tiaris canorus* y *Tiaris olivaceus*, muestra una reagrupación diferente, que durante la residencia invernal formaban otros gremios. Lo anterior evidencia que la estructura gremial de la comunidad estudiada varía temporalmente. Estos cambios estarían estrechamente relacionados con el cambio que experimentan los recursos tróficos utilizados por estas especies, su disponibilidad en el área y por la presencia de otras aves posibles competidoras que podrían inferir en la comprensión y/o expansión del nicho trófico de las especies implicadas.

El gremio 3 y el 4 se mantuvieron estable en los dos periodos, por lo que se denominan de la misma manera y sólo cambió con respecto a las especies que lo conforman. En el caso del primero, se incluyó a *Sphyrapicus varius*. En el caso del segundo gremio se incluye para este periodo una nueva especie migratoria estival, *Tyrannus dominicensis*, lo que corrobora lo documentado por Hechavarría (2004) y Almeida (2005), y difiere en que dichos autores describen que *Tyrannus dominicensis* consumió frutos, mientras que en el área no se detectó esta conducta y no hacen alusión al uso de la maniobra de revoloteo por parte de *Todus multicolor*.

La especie *Setophaga caerulea*, además de ser la más abundante de la familia Parulidae en Cuba, es una de las migratorias que más temprano arriba a la isla y

luego emigra a sus áreas de cría en Norteamérica. Por lo tanto, la posible ausencia de otros insectívoros de follaje pudiera resultar en la mayor diversificación de estratos y sustratos de forrajeo utilizados por esta especie durante el verano. Esta teoría acerca de la compresión y expansión del nicho ecológico ha sido abordada anteriormente para otras especies de parúlidos (Schoener 1971, Charnov 1976) y pudiera explicar la actividad trófica de esta especie durante la estación estival.

Con respecto a otros estudios, existe la misma tendencia al cambio de maniobra de forrajeo, recurso utilizado en la alimentación e incluso la composición específica de los gremios. Por ejemplo, para Hechavarría (2004) *Turdus plumbeus*, forma con *Dives atrovioleaceus*, *Quiscalus niger*, *Coccyzus merlini*, y *Vireo altiloquus*, el gremio de “Insectívoros-Frugívoros de suelo y follaje por espiguelo”, debido que estas especies mostraron preferencia por el estrato arbóreo, aunque incursionan en todos los estratos y sustratos. En el caso de la especie estival, *Vireo altiloquus* que llega durante el verano procedente de Sudamérica, utilizó una amplia gama de maniobras que incluyó el revoloteo en hojas y ramitas. *Vireo altiloquus* muestra una gran plasticidad ecológica y en Cuba es muy común en casi todo tipo de formaciones vegetacionales, usando una amplia diversidad de sustratos de forrajeo. Algunos autores consideran que, en buena medida, *Vireo altiloquus* llena el supuesto vacío ecológico dejado por las insectívoras de follaje que migran durante la etapa invernal (Reyes et al. 1999).

El gremio 6 está conformado por especies que en la otra etapa formaban parte de gremios diferentes. Por ejemplo, *Quiscalus niger*, que para Almeida (2005) se encuentra en el gremio “Insectívoros-Frugívoros del estrato arbóreo y el suelo por espiguelo”, junto a *Turdus plumbeus*, utilizan el estrato arbóreo y el suelo en proporciones elevadas, con abundante uso de los sustratos rama y ramita, y el espiguelo como maniobra exclusiva, consumiendo además muchos frutos y en el caso de la primera especie, con incursiones en flores, al igual que el resto de los Ictéridos.

Al igual que el anterior, los gremios 7, 8 y 9 presentaron especies que en la etapa anterior no se ubicaban juntas en la misma clasificación. En el caso de *Teretrisitis fornsi*, *Vireo altiloquus*, *Vireo gundlachi* y *Setophaga ruticilla* en la etapa invernal se ubicaban en el gremio 1 denominado “Insectívoros de Follaje por espiguelo”, lo que coincide con la clasificación que tienen en esta etapa. En el caso de *Coccyzus merlini* y *Mniotilta varia*, que en la etapa anterior formó parte del gremio 10, en la estación estival se encuentran en gremios diferentes, la primera en el gremio 7 y la segunda en el gremio 9; aunque realizan la misma maniobra de espiguelo, no la desarrollan en los

mismos sustratos y estratos. Con respecto a los individuos de las especies *Spindalis zena*, *Melopyrrha nigra* y *Cyanerpes cyaneus* formaron parte del gremio 2 en la etapa invernal, el de los “Nectarívoro-frugívoro-granívoros”. Lo contrario ocurrió con *Icterus melanopsis*, que en el invierno se agrupó al gremio 6, *Parula americana* al gremio 1, *Setophaga dominica* al gremio 11 y *Priotelus temnurus* al gremio 5.

La especie *Chlorostilbon ricordii* y se mantuvo estable a lo largo del año, en el mismo gremio. A diferencia de la temporada invernal, durante el verano las actividades del *Chlorostilbon* en busca de artrópodos, descienden hasta el 14,28 % del total de sus actividades tróficas, muy por debajo de la etapa invernal, pero todavía por encima de lo reportado por otros autores para otras formaciones vegetacionales del país (Hechavarría 2004, Hechavarría & Domínguez 2010).

## CONCLUSIONES

El trabajo realizado permitió concluir lo siguiente:

1. Se detectaron un total de 13 gremios para la residencia invernal con 6 mono-específicos y 10 para la etapa estival (dos mono-específicos).
2. Durante el análisis del uso del espacio se ha puesto de manifiesto la elevada complejidad de interacciones existente en una comunidad boscosa tropical como la estudiada, motivada por las diversas formas de uso que hacen del hábitat las aves durante la etapa abordada. Esto incluye un complejo entramado de gremios estructurales y tróficos que permiten la coexistencia de un elevado número de especies en condiciones de una variada oferta de recursos, típica de condiciones tropicales.
3. La delimitación de los gremios resultó compleja, especialmente entre los insectívoros de follaje, debido a la diversidad de maniobras de captura de presa utilizadas, así como el diverso uso de los estratos y sustratos disponibles. Las variaciones morfológicas de estas aves se manifiestan en la ocupación de determinados microhábitats por parte de las diferentes especies de ave.
4. El mayor tamaño y diversidad específica de los gremios en comunidades orníticas tropicales está condicionado por la mayor complejidad estructural del hábitat.

**AGRADECIMIENTOS.**- A la ONG “Optics for The tropics” por haber facilitado los binoculares para la realización de la presente investigación. A la ONG IdeaWild, por haber proporcionado la computadora para el procesamiento de los datos de campo. A los obreros de la Reserva Ecológica Loma del Gato-Monte Líbano, por haber colaborado para el desarrollo de la presente investigación, a

dos revisores anónimos y a Daniel González-Acuña por sus acertados comentarios y sugerencias. Richard Thomas gentilmente ayudó a mejorar las figuras.

## LITERATURA CITADA

- ACOSTA, C.M. 2002. Nicho y evolución. *Revista de Biología (Cuba)* 16: 3-7.
- ACOSTA ALONSO, A.L. 2016. *Relación de los gremios tróficos con los caracteres morfométricos en aves forestales de ecosistemas insulares de Cuba*. Tesis de grado, Departamento de Biología, Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas, Cuba. 50 pp.
- ACOSTA, C.M. & A.V. BEROVIDES. 1984. Ornitocenosis de los cayos Coco y Romano, Archipiélago de Sabana-Camagüey, Cuba. *Poeyana (Cuba)* 274: 1-10.
- ACOSTA, C.M., M.E. IBARRA & E. FERNÁNDEZ. 1988. Aspectos ecológicos de la avifauna de Cayo Matías (Grupo insular de los Canarreos), Cuba. *Poeyana (Cuba)* 360: 1-11.
- ALAYÓN, G.G. 1980. El zunzún, *Chlorostilbon ricordii ricordii* (Gervais) (Aves: Apodiformes: Trochilidae), depredador en Araneae (Arachnida). *Misceláneas Zoológicas, Instituto de Zoología, Academia de Ciencias de Cuba* 9: 2-3.
- ALFONSO, S.M.A., A.V. BEROVIDES & C.M. ACOSTA. 1988. Diversidad ecológica y gremios en tres comunidades de aves cubanas. *Ciencias Biológicas, Universidad de La Habana* 19: 20-29.
- ALMEIDA, M. 2005. *Segregación de los subnichos estructural y trófico en la comunidad ornítica forestal del Parque Nacional "Desembarco del Granma"*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Oriente, Facultad de Ciencias Naturales, Departamento de Biología, Santiago de Cuba.
- ARREDONDO, A.C., R.V. LÓPEZ, A. ARCE & B.M. PÉREZ. 1991. Actividad y explotación del subnicho estructural de una comunidad de aves en la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario. *Journal of Caribbean Ornithology* 4: 7-9.
- BLAKE, J.G., B.A. LOISELLE, T.C. MOERMOND, D.J. LEVEY & J.S. DENSLow. 1990. Quantifying abundance of fruits for birds in tropical habitats. Pp. 73-79, in Morrison, M.L., C.J. Ralph, J. Verner & J.R. Jehl Jr. (eds.). *Avian foraging: theory, methodology and applications. Studies in Avian Biology* No. 13.
- BLONDEL, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100: 223-231.
- CARLO, T.A., J.A. COLLAZO & M.J. GROOM. 2003. Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: Pattern consistency and implication for seed removal. *Oecologia* 134: 119-131.
- CHARNOV, E.L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- COLLINS, B.G., J. GREY & S. MCNEE. 1990. Foraging and nectar use in nectarivorous bird communities. Pp. 110-123, in Morrison, M.L., C.J., Ralph, J. Verner & J.R. Jehl, Jr. (eds.). *Avian foraging: theory, methodology and applications. Studies in Avian Biology* No. 13.
- COLWELL, R.K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *American Naturalist* 107: 737-760.
- DEL CORO, A.M. 2001. Multiple ecological interactions: Nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 79: 997-1006.
- GARRIDO, O.H. & A. KIRKCONNELL. 2000. *Field Guide to the Birds of Cuba*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- GONZÁLEZ, H.J. 1997. Gremios tróficos de las comunidades de aves residentes y migratorias en diferentes localidades de Cuba. *Journal of Caribbean Ornithology* 10: 1-14.
- GONZÁLEZ H., A. LLANES, M. McNICHOLL, E. GODÍNEZ, P. BLANCO, J. McCracken & R. OVIEDO. 1994. Composición y abundancia de la avifauna terrestre en 6 localidades del área protegida Mil Cumbres, P. del Río, Cuba. *Reunión Anual de la Sociedad Ornitológica del Caribe*. Resúmenes: 15.
- HECHAVARRÍA, G.G.G. 2004. *Estudio de la avifauna del macizo montañoso Gran Piedra, Sierra Maestra oriental, República de Cuba*. Tesis doctoral en Ciencias Biológicas, Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de Santiago de Compostela, España.
- HECHAVARRÍA, G.G.G. 2013. Plan de manejo de la Reserva Ecológica Loma del Gato-Monte Líbano 2013-2018. Documento rector para la conservación, manejo y uso sostenible de la diversidad biológica en el área.
- HECHAVARRÍA, G.G.G. & R.A. PÉREZ. 1999. Foraging strategies in bird communities of Botanical Garden Juan Tomás Roig, Santiago de Cuba. *Journal of Caribbean Ornithology* 12: 22-24.
- HECHAVARRÍA, G.G.G. & C.J. DOMÍNGUEZ. 2010. Conducta trófica del zunzún *Chlorostilbon ricordii* (Aves, Trochilidae) en el bosque pluvial montano de la Gran Piedra, Santiago de Cuba. *Cubazoo (Cuba)* 22: 43-50.
- HECHAVARRÍA, G.G.G., O. TRIAY, C.M. ALMEIDA, V.Y. SEGOVIA, V.M. TORRES, C.Z. GARCÍA, G.A. GARCÍA & H.Y. CALA. 2010. Avifauna asociada al Parque Nacional "Desembarco del Granma", Municipio Niquero, Granma, Cuba. *Cubazoo (Cuba)* 22: 15-22.
- HECHAVARRÍA, G.G.G., A.V. BEROVIDES, D.A. DENNIS, O. TRIAY, L.J. LASTRE, M.M. CAÑIZARES, A. RODRÍGUEZ, M.Y.V. RAMOS & R.I.L. FERNÁNDEZ. 2011a. Factibilidad de la reintroducción de la cotorra cubana (*Amazona leucocephala*) en la Reserva Ecológica "Loma del Gato-Monte Líbano", Santiago de Cuba. *XV Congreso de la Sociedad Mesoamericana para la Biología de la Conservación*. 2011. Mérida, México.
- HECHAVARRÍA, G.G.G., C.J. DOMÍNGUEZ, V.A.E. REYES, O. TRIAY & A.V. BEROVIDES. 2011b. Estrategia de alimentación del negrito *Melopyrrha nigra* (Aves, Emberizidae) en el bosque pluvial montano de la Sierra de la Gran Piedra, Santiago de Cuba. *Cubazoo (Cuba)* 23: 13-21.
- HOLMES, R.T. & H.F. RECHER. 1986. Search tactics of insectivorous birds foraging in an Australian eucalyptus forest. *Auk* 103: 515-530.

- HOLMES, R.T. & T.W. SHERRY. 2001. Thirty-years bird population trends in an unfragmented temperate deciduous forest: importance of habitat change. *Auk* 118: 589-609.
- HOLMES, R.T., R.E. BONNEY & S.W. PACALA. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: A multivariate approach. *Ecology* 60: 512-520.
- KIRKCONNELL, A., O.H. GARRIDO, R.M. POSADA & S.O. CUBILLAS. 1992. Los grupos tróficos en la avifauna cubana. *Poeyana* (Cuba) 415: 1-21.
- LATTA, S.C. & J.M. WUNDERLE, JR. 1998. The assemblage of birds foraging in native West Indian Pine (*Pinus occidentalis*) forests of the Dominican Republic during the nonbreeding season. *Biotropica* 30: 645-656.
- MONTENEGRO, U. 1991. *Informe con los datos climáticos de la Gran Piedra*. Dpto. Meteorología de Santiago de Cuba, Academia de Ciencias de Cuba. 22 pp.
- NOON, B.R. & W.M. BLOCK. 1990. Analytical considerations for study design. Pp. 126-134, in Morrison, M.L., C.J. Ralph, J. Verner & J.R. Jehl, Jr. (eds.). *Avian foraging: theory, methodology and applications*. *Studies in Avian Biology* No. 13.
- ORTÍZ-PULIDO, R., J. LABORDE & S. GUEVARA. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: Consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32: 473-488.
- PARDO, M.A. & D.M.A. RUÍZ. 2002. SPSS 11. *Guía para el análisis de datos*. McGraw-Hill/ Interamericana de España, S.A.U.
- POTRONY, M., K. MUSTELIER & A. MOTITO. 1994. Bioflora de la Sierra Maestra. *Biodiversidad de Cuba Oriental*. Vol. I. Ed. Academia Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad, Santiago de Cuba.
- PYKE, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review in Ecology and Systematics* 15: 523-575.
- PYKE, G.H., H.R. PULLIAM & E.L. CHARNOV. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52: 137-154.
- RAGUSA-NETO, J. 2002. Fruiting phenology and consumption by birds in *Ficus calyptroceras* (Miq.) Miq. (Moraceae). *Brazilian Journal Biology* 62: 339-346.
- REYES, J.O. 1999. *Clasificación de la Vegetación de la Sierra Maestra*. Atlas de Santiago de Cuba, Academia de Ciencias de Cuba. 13 pp.
- REYES, V.A.E., P.E.J. OÑA & C.O. CHIBÁS. 1999. *Disponibilidad de recursos y determinantes de gremios estructurales en la comunidad ornítica de la zona alta del macizo montañoso Gran Piedra*. Provincia de Santiago de Cuba. Tesis de Licenciatura, Universidad de Oriente, Facultad de Ciencias Naturales, Departamento de Biología, Santiago de Cuba.
- ROBINSON, S.K. & R.T. HOLMES. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationships among searching tactics, diet and habitat structure. *Ecology* 63: 1918-1931.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- SALAZAR, A.R. 2010. *Conducta trófica de la ornitocenosis de la Reserva Florística Manejada "Monte Barranca"*, Santiago de Cuba. Tesis de Licenciatura, Universidad de Oriente, Facultad de Ciencias Naturales, Departamento de Biología, Santiago de Cuba.
- SAMEK, V. & A. TRAVIESO. 1968. Clima: Regiones de Cuba. *Revista de Agricultura* 2: 523.
- SÁNCHEZ, B., N. NAVARRO, R. OVIEDO, C. PEÑA, A. HERNÁNDEZ, E. REYES, P. BLANCO, R. SÁNCHEZ & A. HERRERA. 2003. Composition and abundance of birds in three plant communities of the Altiplanicie de Nipe, Holguín. *Ornitología Neotropical* 14: 215-231.
- SÁNCHEZ, B., N. NAVARRO, R. OVIEDO, A. HERNÁNDEZ, P. BLANCO, C. PEÑA, E. REYES & A. ORTEGA. 2004. Estructura de una comunidad de aves en un bosque siempreverde micrófilo de Gibara, Holguín, Cuba. *Poeyana* (Cuba) 491: 34-40.
- SCHOENER, T.W. 1971. Large billed insectivores: a precipitous diversity gradient. *Condor* 73: 154-161.
- SIEGEL, S. & N.J. CASTELLAN. 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioural Sciences*. McGraw-Hill, New York.
- WAGNER, N. 1981. Seasonal change in guild structure: oak-woodland insectivorous birds. *Ecology* 62: 973-981.
- WUNDERLE, J.M. JR. 1992. Sexual habitat segregation in wintering Black-throated Blue Warblers in Puerto Rico. Pp. 299-308, in Hagan, J.M. III & D.W. Johnston (eds.). *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- WUNDERLE, J.M. JR., & S.C. LATTA. 1996. Avian abundance in sun and shade coffee plantations and remnant pine forest in the Cordillera Central of the Dominican Republic. *Ornitología Neotropical* 7: 19-34.

## APÉNDICE 1

Listado alfabético de las especies de aves detectadas en Reserva Ecológica Loma del Gato-Monte Líbano, Santiago de Cuba, Cuba, entre noviembre de 2012 y mayo de 2013. Se indican los nombres científicos y los nombres comunes.

Nombre científico	Nombre común
<i>Agelaius humeralis</i>	Mayito
<i>Chlorostilbon ricordii</i>	Zunzún
<i>Coccyzus merlini</i>	Guacaica o Arriero
<i>Columbina passerina</i>	Tojosa
<i>Contopus caribaeus</i>	Bobito chico
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	Aparecido de San Diego
<i>Dives atroviolaceus</i>	Totí
<i>Geothlypis trichas</i>	Caretica
<i>Icterus melanopsis</i>	Solibio
<i>Melanerpes superciliaris</i>	Carpintero Jabado
<i>Melopyrrha nigra</i>	Negríto
<i>Mimus polyglottus</i>	Sinsonte
<i>Mniotilta varia</i>	Bijirita trepatroncos
<i>Myiarchus sagrae</i>	Bobito grande
<i>Parula americana</i>	Bijirita chica
<i>Priotelus temnurus</i>	Tocororo
<i>Quiscalus niger</i>	Hachuela
<i>Seiurus aurocapillus</i>	Señorita de Monte
<i>Setophaga caerulescens hembra</i>	Bijirita azul de garganta negra, hembra
<i>Setophaga caerulescens macho</i>	Bijirita azul de garganta negra, macho
<i>Setophaga dominica</i>	Bijirita de garganta amarilla
<i>Setophaga ruticilla hembra</i>	Candelita, hembra
<i>Setophaga ruticilla macho</i>	Candelita, macho
<i>Setophaga tigrina</i>	Bijirita atigrada
<i>Setophaga virens</i>	Bijirita de garganta negra
<i>Sphyrapicus varius</i>	Carpintero de paso
<i>Spindalis zena</i>	Cabrero
<i>Teretistris fornsi</i>	Pechero
<i>Tiaris canorus</i>	Tomeguín de la Tierra
<i>Tiaris olivaceus</i>	Tomeguín del Pinar
<i>Todus multicolor</i>	Cartacuba
<i>Turdus plumbeus</i>	Zorzal real o de patas coloradas
<i>Tyrannus caudifasciatus</i>	Pitirre abejero
<i>Tyrannus dominicensis</i>	Pitirre guatibere
<i>Vireo altiloquus</i>	Bien te veo
<i>Vireo gundlachi</i>	Juan chiví
<i>Xiphiopicus percussus</i>	Carpintero verde