

## DENSIDAD POBLACIONAL Y COMPORTAMIENTO DEL CUCHARACHERO FLAUTISTA (*CYPHORHINUS THORACICUS*) EN UN BOSQUE DE NIEBLA DE COLOMBIA

Sofía A. Tello<sup>1,3</sup> & Gustavo H. Kattan<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Fundación EcoAndina/Wildlife Conservation Society Colombia Program, A.A. 25527, Cali, Colombia. *E-mail*: sotefe@gmail.com

<sup>2</sup>Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana, Calle 18 No.118-250, Av. Cañas Gordas-Pance, Cali, Colombia. *E-mail*: ghkattan@javerianacali.edu.co

**Abstract.** – Population density and behavior of Chestnut-breasted Wren in a Colombian cloud forest. – The patterns of use of space in populations depend both on ecological factors and the social systems of species. Responses of species to such factors are reflected in their population densities. This study presents estimates of population density and describes the social structure of the Chestnut-breasted Wren (*Cyphorhinus thoracicus*) in the Otún Quimbaya Flora and Fauna Sanctuary, Central Andes of Colombia, during a seven-month period. To obtain population densities, visual and aural censuses using song playbacks were conducted in points distributed across three habitat types. The estimated density was 2.06 individuals/ha for a total sampled area of 76.4 ha. The social structure was determined by following animals opportunistically, for the longest times possible. Wrens stayed in pairs and family groups that remained together for the duration of the study, within a territory where they conducted all their activities. All members of a social unit took part in territorial defense by means of songs and agonistic behaviors. Mean territory size for ten territories was 0.53 ha. The high population density estimate in the survey area suggests that the Chestnut-breasted Wren could be abundant in Andean forest fragments; however its dispersion capabilities might be limited due to its microhabitat requirements.

**Resumen.** – En las poblaciones los patrones del uso del espacio están influenciados tanto por factores ecológicos como por los sistemas sociales propios de cada especie. Las variaciones que exhiben las especies ante estos factores se ven reflejadas en las densidades de sus poblaciones. En este estudio estimamos la densidad poblacional y describimos el comportamiento del Cucarachero Flautista (*Cyphorhinus thoracicus*) en el Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya, Cordillera Central, Colombia, durante un periodo de siete meses. Para estimar la densidad poblacional, hicimos censos visuales y auditivos por medio de playback en diferentes puntos repartidos en tres tipos de hábitat. La densidad estimada fue 2,06 individuos/ha para un área total muestreada de 76,4 ha. La estructura social y comportamiento se determinaron mediante seguimiento de individuos cada vez que se les encontró en el campo y por períodos tan prolongados como fue posible. El Cucarachero Flautista se mantuvo en parejas y grupos familiares que permanecieron juntos durante todo el tiempo de estudio dentro de un territorio en el cual desarrollan todas sus actividades como alimentación y defensa. Todos los miembros de la unidad social intervinieron en la defensa territorial por medio de cantos y comportamientos agonísticos. El promedio de extensión para diez territorios medidos fue de 0,53ha. Este alto estimativo de densidad poblacional en el área de estudio sugiere que el Cucarachero Flautista puede ser relativamente abun-

<sup>3</sup>*Dirección actual:* Asociación Calidris, Carrera 24 No. 4-20, Barrio Miraflores, Cali, Colombia.

dante en fragmentos de bosque andino, sin embargo su capacidad de dispersión puede verse limitada por sus requerimientos de microhábitat. *Aceptado el 26 de Noviembre de 2009.*

**Key words:** Chestnut-breasted Wren, *Cyborhinus thoracicus*, Colombia, population density.

## INTRODUCCIÓN

Los patrones de uso del espacio y la densidad de una población pueden cambiar espacial y temporalmente, debido a respuestas de las especies a factores como heterogeneidad y productividad del hábitat, disponibilidad de recursos, interacciones inter e intraespecíficas y los sistemas sociales de las especies (Ricklefs 1998, 2000; Kattan & Beltrán 2002). Las alteraciones causadas por actividades humanas igualmente pueden cambiar estos patrones (Vierling 1999). Por ejemplo, las aves insectívoras de sotobosque constituyen un gremio vulnerable a la fragmentación del hábitat (Kattan *et al.* 1994, Sieving *et al.* 1996, Sodhi *et al.* 2004), lo cual está probablemente relacionado con sus necesidades de espacio. La probabilidad de supervivencia de una población en un fragmento, por lo tanto, depende de su densidad.

En los Neotrópicos, los estimativos de densidades poblacionales de aves insectívoras de sotobosque son muy escasos (Stutchbury & Morton 2001, Kattan & Beltrán 2002). Los pocos estudios disponibles sugieren que las densidades en especies de bosques de montaña son más altas que las de tierras bajas (Kattan & Beltrán 2002). Además de las bajas densidades, la vulnerabilidad de las especies que habitan bosques tropicales de tierras bajas se relaciona con la reducción de sus microhábitats preferidos, mayor exposición a la depredación y baja capacidad de dispersión (Sodhi *et al.* 2004).

El Cucarachero Flautista (*Cyborhinus thoracicus*; Troglodytidae), es una especie insectívora de sotobosque que se distribuye en los Andes desde Colombia hasta Perú. Su distribución altitudinal abarca de 1300 a 2600 m y

es la única especie del género que habita en tierras altas. Es una especie muy vocal pero difícil de observar, debido a que permanece en áreas de vegetación muy densa en el sotobosque (Hilty & Brown 1986). Para el Cucarachero Flautista no hay estimativos de densidades poblacionales, pero para las otras dos especies del género (*C. phaeocephalus* y *C. arada*), que habitan en bosques de tierras bajas, hay estimativos de abundancia y densidades en Panamá (Robinson *et al.* 2000a), Perú (Terborgh *et al.* 1990), Guayana Francesa (Thiollay 1994) y Brasil (Stouffer 2007).

Por otra parte, algunos autores han sugerido que el género *Cyborhinus* presenta cría cooperativa (Kiltie & Fitzpatrick 1984, Ligon & Burt 2004). En este complejo sistema social de vida en grupo, algunos individuos (ayudantes en el nido) asisten en la cría de la progenie de otros (Emlen 1991, Dickinson & Hatchwell 2004). Lo más frecuente es que haya una sola pareja reproductora y que los ayudantes sean crías de nidadas anteriores que aplazan su propia reproducción y ayudan a criar a sus hermanos. Este sistema social influye sobre la dinámica poblacional y los patrones del uso del espacio porque la población efectiva es menor que la población censo y los tamaños de los territorios a menudo dependen del tamaño del grupo. Los objetivos de este trabajo fueron estimar la densidad poblacional y describir la estructura social del Cucarachero Flautista en un área de bosque protegido en la cordillera Central de Colombia. El estimativo de densidad obtenido en este estudio se compara con los datos disponibles para otros Troglodytidae. Además se documentan algunos aspectos básicos de su historia natural que no han sido descritos.

## MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo entre Abril y Octubre 2005 en el Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya (SFFOQ; 04°43'11"N, 75°28'70"W), Mun. Pereira, departamento de Risaralda, Colombia. El sitio de estudio abarca 489 ha que se extienden por la cuenca media del río Otún entre 1800 y 2100 m, en la vertiente occidental de la cordillera Central de los Andes (Fig. 1a). Este santuario, junto con el Parque Regional Natural Ucumarí, forma parte de la zona de amortiguación del Parque Nacional Natural Los Nevados (Londoño 1994). Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (Espinal 1967) el SFFOQ pertenece a la zona natural de vida *bosque muy húmedo montano bajo* (bmh-MB), con temperatura media anual de 15°C. El régimen de lluvias es bimodal, con picos de Marzo a Junio y de Septiembre a Noviembre, y promedio anual de 2500 mm (Aguilar & Rangel 1994). El área presenta diferentes tipos de bosque: bosque maduro, bosque secundario de regeneración natural y plantaciones monoespecíficas de urapán (*Fraxinus chinensis*) y roble andino (*Quercus humboldtii*) de más de 35 años (Galeano & Bernal 1994).

El SFFOQ está atravesado por un sistema de senderos marcados cada 25 m, los cuales fueron usados para fijar en el área 38 puntos de muestreo distanciados 100 m entre sí. Los puntos estaban repartidos en tres tipos de hábitats: 1) bosque maduro, 2) bosque secundario y 3) plantaciones monoespecíficas de urapán. Cada punto lo visitamos tres veces cada mes entre 06:00 y 10:00 h, dejando un espacio de 10 min entre un punto y el siguiente; en cada uno reproducimos un canto de la especie, con una grabadora Sony ZS-X3CP. Las grabaciones las obtuvimos previamente en el área de estudio en el mismo año.

Con el fin de mapear los encuentros, para cada respuesta, medimos el ángulo (azimuth) y la distancia radial aproximada al punto de

origen de la vocalización u observación. Los datos espaciales se graficaron con el programa ArcView 3.2 (ESRI, Redlands, CA, USA). Con este mismo programa, calculamos el área de 10 territorios uniendo los puntos extremos donde hubo algún registro visual y auditivo para formar el máximo polígono y así definir el territorio utilizado (Odum & Kuenzler 1955). Estos territorios los escogimos con base en dos criterios: frecuencia de respuesta mensual y densidad de puntos visualizados en un área definida dentro del mapa.

Estimamos la densidad con el método "transecto por puntos", estableciendo puntos cada 200 m para garantizar su independencia. Debido a que el uso de "playback" puede atraer a las aves hacia el observador lo cual sobreestima la densidad, registramos sólo las distancias de los individuos en la posición inicial en la que eran observados (Buckland *et al.* 2001). Para el análisis tomamos sólo las distancias de detección menores a 60 m para evitar los registros extremos, ya que a partir de este punto la precisión de medición del observador decrece. La densidad se calculó con el programa Distance 5.0 Release 2 (Thomas *et al.* 2006).

Hicimos observaciones *ad libitum* de las actividades de los individuos, entre 06:00 y 18:00 h. Cada mes instalamos redes de niebla donde previamente habíamos observado individuos de la especie. Los individuos capturados los pesamos, medimos y fotografiamos. Cada ave se anilló con dos anillos en cada pata con una combinación única de colores para permitir el reconocimiento individual. Además, analizamos cinco muestras fecales y un contenido estomacal para determinar qué comen, estimando el porcentaje por volumen de los elementos en las muestras.

## RESULTADOS

En los 21 recorridos efectuados durante los siete meses registramos en total 39 individuos

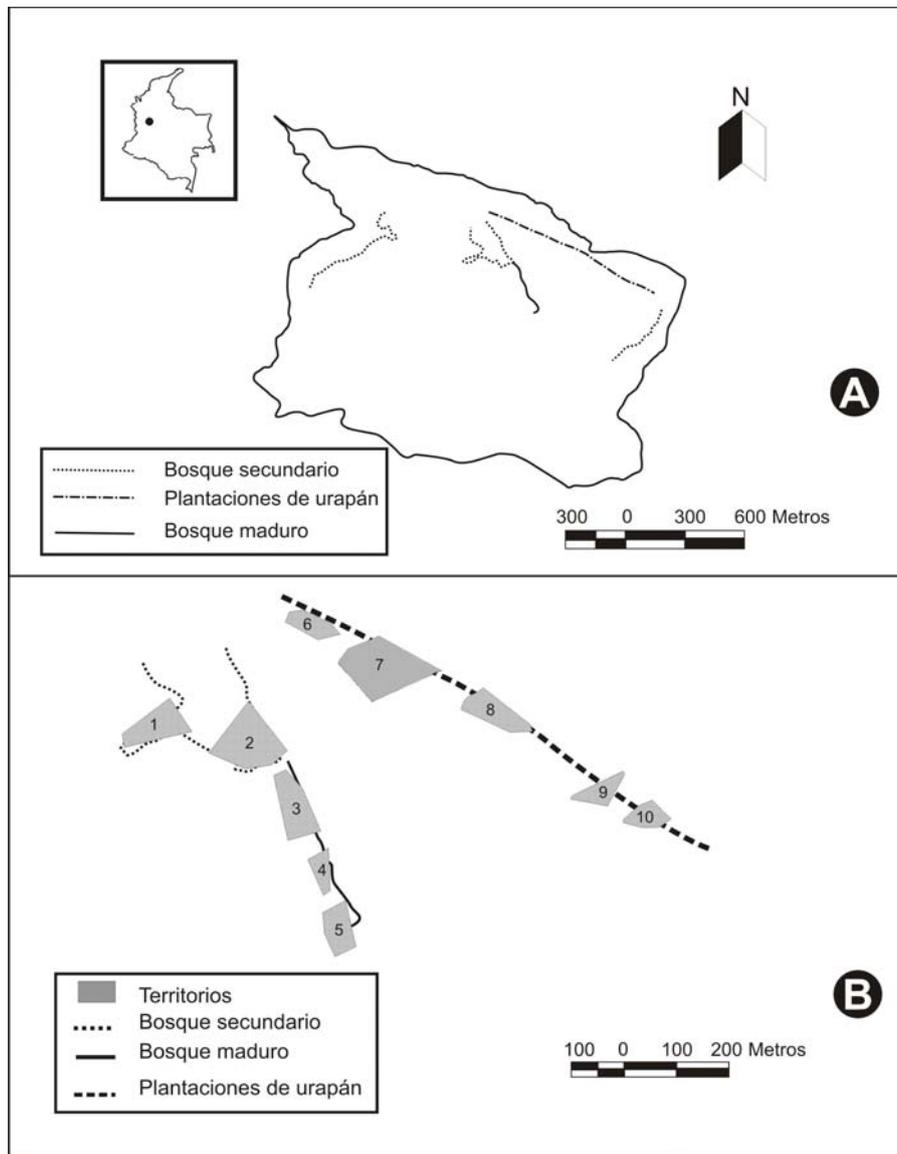


FIG. 1. (A): Área de estudio en el Santuario de Fauna y Flora Otún - Quimbaya (SFFOQ), Risaralda, Colombia. (B): Límites estimados del tamaño máximo de los territorios del Cucarachero Flautista.

que se detectaron repetidamente en los mismos lugares. De estos, 32 eran parejas, 3 individuos solitarios y 1 grupo cuyo tamaño varió en el tiempo. En el periodo de estudio capturamos siete individuos, tres de los cuales se

recapturaron al menos una vez. Su peso promedio fue de 31,8 g (DS = 3,01).

*Densidad poblacional y tipo de hábitat.* La especie se registró en los tres tipos de hábitat mues-

treados: bosque maduro, secundario y plantaciones de urapán. El área total, definida por la sumatoria de las áreas de los 38 puntos de muestreo cada uno con un radio de 80 m, fue de 76,4 ha. La densidad calculada fue 2,06 individuos/ha (95% IC = 1,15–3,67). El modelo que dio el mejor ajuste fue “half-normal” con coseno como el termino de ajuste. La prueba arrojó una distancia efectiva de 22,6 m, 102 detecciones y un coeficiente de variación de 28,9%.

*Tamaño de los territorios.* Cinco territorios estaban en las áreas de bosque maduro y secundario y otros cinco en las plantaciones mono-específicas de urapán (Fig. 1b). El tamaño promedio estimado de los territorios fue de 0,53 ha (rango = 0,23–0,98, DS = 0,27) y nueve de ellos fueron ocupados por una pareja. Ningún territorio se solapó con otro y en ninguno de estos casos observamos movimiento de los individuos de un territorio a otro.

*Estructura social y comportamiento.* En el primer mes de estudio (Abril 2005), observamos dos grupos de tres individuos y uno de cuatro. A partir del segundo mes (Mayo 2005), encontramos que los grupos se habían disuelto excepto uno que perduró con tres individuos y se mantuvo así hasta el quinto mes (Agosto 2005). En este último mes, observamos un encuentro entre los tres individuos del grupo y un individuo que provenía de fuera del territorio. Durante el encuentro, los cuatro individuos produjeron fuertes vocalizaciones y exhibieron enérgicos movimientos de alas mientras saltaban rápidamente de un lugar a otro. A partir de este evento, dentro de este grupo seguimos observando cuatro individuos, lo que sugiere que el intruso se sumó al grupo. El resto de las observaciones fueron de individuos solitarios o parejas que permanecieron estables durante todo el tiempo restante en el mismo territorio.

El Cucarachero Flautista construyó y utilizó dormitorios, los cuales fueron nidos no reproductivos donde se resguardaba la pareja o los integrantes del grupo todas las noches. El dormitorio es un tejido en forma de domo, hecho de musgo y delgadas ramas y raíces, cubierto por esqueletos de hojas con una entrada lateral inferior y soportado en el tronco de un árbol por enredaderas y helechos gruesos a altura variable del suelo (media = 0,98, DS = 0,3, n = 4). En territorios donde fue posible la observación, encontramos tanto dormitorios activos como otros en mal estado y abandonados (n = 4, territorio 1 y 2, Fig. 1b). Los dormitorios activos fueron usados alternadamente y aunque no encontramos un patrón de uso, uno de los nidos se usó con mayor frecuencia. A la pareja del territorio 1 (Fig. 1b) la observamos durante tres meses resguardarse en un mismo dormitorio, y después observamos que durante cuatro noches consecutivas los individuos durmieron en un nuevo dormitorio, para luego retornar al anterior. El nuevo dormitorio se veía en mejor estado y con material fresco. En los territorios 1 y 2 (Fig. 1b), vimos como al finalizar el crepúsculo entre las 17:30 y 18:00 h, los Cucaracheros Flautistas se acercaban a unos 5 m del nido, cantaban por un promedio de 2,7 min (DS = 2,8, n = 17) y uno de los individuos entraba al nido en una especie de comportamiento de inspección y con un gorjeo suave llamaba al compañero (en caso de pareja) o al resto del grupo, los cuales se acercaban rápidamente y se introducían en el domo.

Según nuestras observaciones (n = 103), el Cucarachero Flautista canta a lo largo del día con mayor frecuencia en las primeras horas de la mañana y al atardecer (Fig. 2), pero también el canto se produce en respuesta al encuentro con intrusos y al playback. Obtuvimos diferentes tipos de respuestas a los playback que se dieron en forma de 1) cantos, 2) vocalizaciones de alarma y 3) canto + alarma. Cuando se trató de un solo individuo (n =

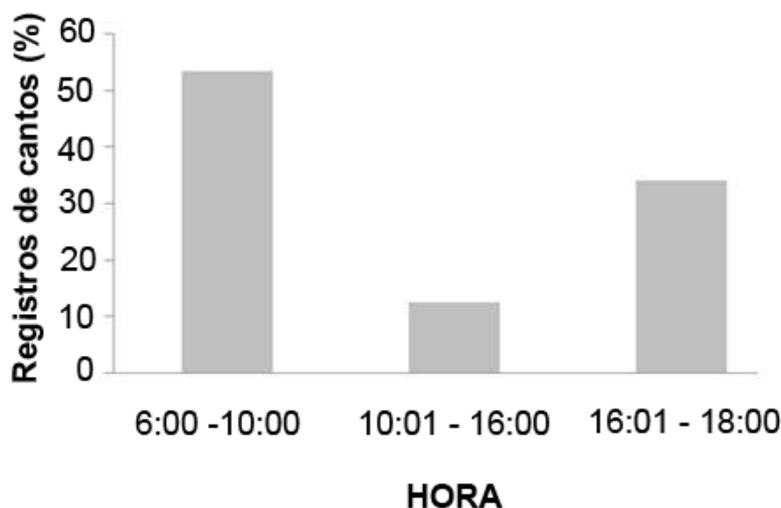


FIG. 2. Frecuencia de cantos espontáneos del Cucarachero Flautista durante el día registrados en el SFFOQ, cordillera Central de Colombia entre Abril y Octubre 2005 (n = 103 registros obtenidos en 82 días).

26), 81% de las veces respondió con canto, 15% con alarma y 4% combinó canto y alarma. Cuando fue una pareja, estos respondieron de dos formas: en dueto simultáneo (n = 35) o secuencial (n = 23, Fig. 3).

Observamos despliegues defensivos entre individuos de diferentes territorios y también con otras especies como el Atlapetes Collarejo (*Buarremon brunneinucha*) y *Scytalopus* sp. En estos despliegues, los Cucaracheros Flautistas se acercaban al intruso y si éste no se alejaba, los Cucaracheros Flautistas ejecutaban movimientos de acoso mediante el levantamiento de la cola, saltos y cortos vuelos (ST observ. pers.). Tales despliegues agonísticos no duraron más de 3 min.

*Alimentación.* Observamos varias parejas forrajeando en la hojarasca y los troncos e introduciendo el pico en el suelo. Esto último se evidenció cuando los individuos capturados presentaron señales de barro y tierra en sus picos. Mientras se alimentaban, los individuos se movían por el área sin distanciarse entre sí y, cuando esto ocurría uno de los individuos

emitía un suave gorjeo para volverse a encontrar. En las muestras fecales y el contenido estomacal encontramos restos de coleópteros (37%), arañas (36%), ácaros (9%), hormigas (9%) y ortópteros (9%).

## DISCUSIÓN

Nuestro estimativo de densidad es más alto que las densidades reportadas para las otras dos especies de *Cyphorhinus* de tierras bajas (Tabla 1). Sin embargo, para otras especies de Troglodytidae se han registrado densidades más altas que las de este estudio, aun siendo especies que habitan zonas bajas (Tabla 1). Las diferencias en las densidades reportadas pueden deberse a la escala espacial y tipo de muestreo o al tiempo y la intensidad invertida en cada estudio (Ríos *et al.* 2005). Es importante resaltar que nuestro análisis aplica el factor de corrección de los objetos que no fueron detectados, mientras que otros métodos no lo consideran (Buckland *et al.* 2001). Aun así, se observan grandes diferencias en densidades obtenidas con el mismo método,

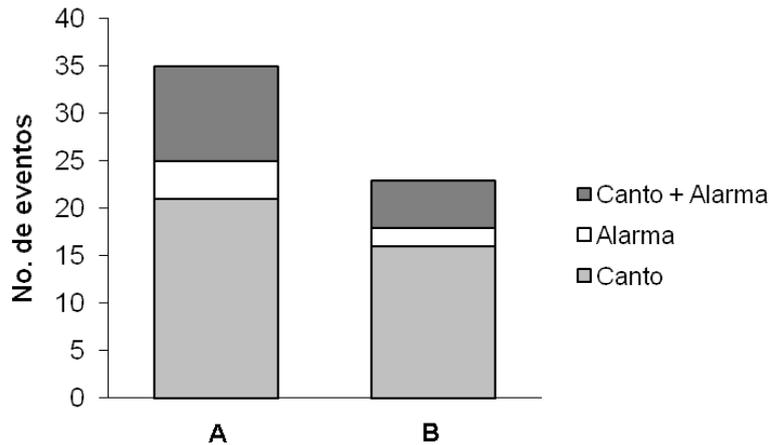


FIG. 3. Números de respuestas en tres modalidades de vocalizaciones emitidas por el Cucarachero Flautista en reacción a las intrusiones territoriales (coespecíficas y heteroespecíficas) o al playback, registrados entre Abril y Octubre 2005 en el SFFOQ, Colombia. A: Pareja en canto simultáneo. B: Cuando un individuo empieza primero y luego le sigue la pareja (secuencial).

entre especies simpátricas del mismo género (*T. leucotis* y *T. rufalbus*; Ahumada 2001). No obstante, parece haber algunos patrones: las densidades de *Henicorhina* spp. son consistentemente altas, mientras que las densidades de *C. arada* son bajas en varios lugares a través de su distribución geográfica. El tamaño de territorio obtenido por el método del máximo polígono (rango = 0,23–0,98 ha) es menor que lo sugerido por el estimativo de densidad (una pareja por hectárea). La diferencia es debida a que los territorios no son contiguos y el tamaño del polígono es basado en un número limitado de registros espaciales de los individuos. El tamaño del polígono puede aumentar a medida que se obtienen más registros. Sin embargo, el polígono es una buena representación del área ocupada y de los movimientos de los individuos dentro del territorio en sus actividades de forrajeo. Aunque este estudio se limitó a siete meses, al igual que la mayoría de las aves insectívoras del trópico (Stutchbury & Morton 2001), aparentemente el Cucarachero Flautista mantiene y defiende un territorio de propósito múltiple a lo largo del año.

Al principio del estudio observamos dos grupos de Cucaracheros Flautistas de tres individuos cada uno y un grupo de cuatro. Existen registros previos de grupos integrados por varios individuos en esta especie (Hilty & Brown 1986, P. Franco com. pers.), los cuales pueden ser grupos familiares compuestos por padres y juveniles independientes que han permanecido en el territorio paterno. El mismo fenómeno se ha observado en las otras dos especies del género (Skutch 1960, Robinson *et al.* 2000b, Koenig & Dickinson 2004). En *C. phaeocephalus* las parejas establecen territorios por más de un año y típicamente los juveniles no se dispersan hasta los ocho meses de edad, aun cuando antes de esa edad ya son independientes y tienen capacidad de establecer sus propios territorios (Robinson *et al.* 2000b). La cría cooperativa en Troglodytidae está bien documentada en algunos géneros como *Campylorhynchus* spp. y *Cinnycerthia* spp. (Kiltie & Fitzpatrick 1984, Parada 1999), pero la permanencia de juveniles en el territorio paterno también se ha reportado en *Thryothorus* spp. (Gill 2004). La permanencia en el territorio paterno puede obedecer a res-

TABLA 1. Densidades poblacionales de la familia Troglodytidae reportadas en la literatura (\*parejas por hectárea). PN = Parque Nacional.

Especie	Densidad (ind/ha)	Localidad	País	Elevación (m)	Referencia
<i>Cyborhinus thoracicus</i>	2,06	SFF Otún-Quimbaya	Colombia	1800–2100	este estudio
<i>C. phaeocephalus</i>	0,26*	PN Soberanía	Panamá	35–225	Robinson et al. 2000a
<i>C. arada</i>	0,05*	Cocha Cashu	Perú	40–85	Terborgh et al. 1990
<i>C. arada</i>	0,08*	Nouragues	Guyana	40–400	Thiollay et al. 1994
<i>C. arada</i>	0,02*	Manaus	Brasil	50–100	Stouffer 2007
<i>Henicorbina leucosticta</i>	5,2	Alta Verapaz	Guatemala	200	Eiserman 2001
<i>H. leucophrys</i>	7,4	Alta Verapaz	Guatemala	400–1800	Eiserman 2001
<i>Thryothorus maculipectus</i>	3,0	Alta Verapaz	Guatemala	200	Eiserman 2001
<i>T. leucotis</i>	4,0	PN Tayrona	Colombia	400	Ahumada 2001
<i>T. rufalbus</i>	0,4	PN Tayrona	Colombia	400	Ahumada 2001
<i>T. nicefori</i>	0,6	Chicamocha	Colombia	1132	Valderrama 2005

tricciones externas como escasez de territorios, dificultad para encontrar pareja o existencia de condiciones severas para la reproducción (Emlen 1991, Ekman *et al.* 2004). Por otra parte, permanecer en un territorio conocido trae ventajas en la supervivencia (Koenig *et al.* 1992, Ekman *et al.* 2004). Los pocos individuos solitarios observados en este estudio y el caso de un individuo que se unió a un grupo, sugieren que la pertenencia a un territorio establecido puede conceder algunas ventajas. Este individuo podría estar emparentado con los del grupo original, lo cual se ajustaría a lo que sucede en especies territoriales en donde las condiciones ecológicas limitan la opción de dispersarse (Ligon & Burt 2004).

Los cantos espontáneos emitidos durante el día y con mayor frecuencia en las primeras horas de la mañana y al atardecer antes de entrar al nido, aparentemente es un comportamiento entre los habitantes del territorio para reunirse. Este comportamiento también lo presenta *Cinnycerthia peruana*, un Troglodytidae que presenta cría cooperativa. Al parecer, este comportamiento está relacionado con la vida en grupo que tiene un refugio comunal (Parada 1999).

Los duetos y los solos que se produjeron durante encuentros con intrusos o en respuesta al playback sugieren que además el canto es un elemento importante en la defensa de los territorios contra intrusos de especies diferentes o rivales de la misma especie (Yasukawa 1981, Stutchbury & Morton 2001). Aunque muchos estudios han explicado los duetos como una forma de comunicación con múltiples funciones entre macho y hembra (Hall 2004), otros sugieren que la principal función tiene que ver con la defensa del territorio (Mennill 2005). En nuestro caso las disputas en los límites del territorio se expresaron por medio del canto y vocalizaciones de alarma y muy pocas veces terminaron en contacto físico. Sin embargo se han observado encuentros que han llegado al contacto físico, con los contrincantes agarrados de las patas y rodando por el suelo mientras se picotean (H. Álvarez-López com. pers.). Las dos formas de duetos que exhibieron las parejas (simultáneo y secuencial) pueden indicar que hay diferencias en las señales de comunicación frente a las amenazas territoriales (Mennill 2005).

Nuestros estimativos de densidad (una pareja por hectárea) y tamaño de territorio

(media hectárea) sugieren que el Cucarachero Flautista puede ser relativamente abundante en fragmentos de bosque andino, aunque naturalmente la abundancia dependerá del tamaño del fragmento de hábitat. En el SFFOQ la población puede ascender a varios cientos de individuos. Su dependencia de microhábitat de sotobosque denso y húmedo (observ. pers.), sin embargo, sugiere que puede presentar limitaciones en su capacidad de dispersión y quedar aislado en fragmentos pequeños. Las limitaciones a la dispersión, a su vez, pueden resultar en la retención de juveniles y eventualmente en la cría cooperativa. La baja frecuencia de grupos observada en el SFFOQ puede deberse a que hay pocas restricciones a la dispersión y establecimiento de territorios, pues los territorios no son contiguos. En situaciones donde las posibilidades de establecer un territorio propio sean más limitadas, podría observarse saturación de territorios y formación de grupos sociales.

Aunque este primer estimativo de densidad poblacional para la especie es alto en relación con las otras especies y el Cucarachero Flautista en el SFFOQ es una especie común, es necesario evaluar otras poblaciones en áreas de bosque de distintos tamaños. Además, un mejor conocimiento en ciclos completos de al menos un año de la ecología y su sistema social es importante para saber qué factores están influyendo en los patrones del uso de espacio y las variaciones en la densidad.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al U.S. Fish and Wildlife Service y a la John D. and Catherine T. MacArthur Foundation por el financiamiento del estudio, a la Unidad de Parques Nacionales (UAESPNN) y al Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya por el apoyo logístico. Agradecemos a Samantha Strindberg, Humberto Álvarez-López, Federico Viadero, Giannina

Cadena, Yadi Toro, Padu Franco, Marcia C. Muñoz, Karolina Fierro-Calderón y a otros miembros de la Fundación EcoAndina por su apoyo en distintas fases del proyecto.

#### REFERENCIAS

- Aguilar, M., & O. Rangel. 1994. Clima del Parque Regional Natural Ucumari y sectores aledaños. Pp. 59–84 *in* Rangel, J. O. (ed.). Ucumari: un caso típico de la diversidad biótica andina. Corporación Autónoma Regional de Risaralda, Pereira, Colombia.
- Ahumada, J. A. 2001. Comparison of the reproductive biology of two Neotropical wrens in an unpredictable environment in northeastern Colombia. *Auk* 118: 191–210.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham, J. L. Laake, D. L. Borchers, & L. Thomas. 2001. Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Dickinson, J. L., & B. J. Hatchwell. 2004. Fitness consequences of helping. Pp. 48–66 *in* Koenig, W. D., & J. L. Dickinson (eds.). Ecology and evolution of cooperative breeding in birds. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Eiserman, K. 2001. Investigación de la avifauna de las regiones: planicie del río IK'bolay, Sierra Guaxac, Sierra Sacranix. Reporte inédito. Proyecto Eco-Quetzal, Coban, Alta Verapaz, Guatemala. Consultado en Junio 2006 en <http://www.proeval-raxmu.org/monitoreo/monikbolay.html>.
- Ekman, J., J. L. Dickinson, J. Hatchwell, & M. Griesser. 2004. Delayed dispersal. Pp. 35–47 *in* Koenig, W. D., & J. L. Dickinson (eds.). Ecology and evolution of cooperative breeding in birds. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Emlen, S. T. 1991. The evolution of cooperative breeding in birds and mammals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25: 303–319.
- Espinal, L. S. 1967. Apuntes sobre ecología colombiana. Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Galeano, M., & J. Bernal. 1994. Composición florística del Parque Regional Ucumari. Pp. 141–187 *in* Rangel, J. O. (ed.). Ucumari: un caso típico de la diversidad biótica andina. Corporación Autónoma Regional de Risaralda,

- Pereira, Colombia.
- Gill, S. A. 2004. First record of cooperative breeding in a *Thryothorus* wren. *Wilson Bull.* 116: 337–341.
- Hall, M. L. 2004. A review of hypotheses for the functions of avian duetting. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55: 415–430.
- Hilty, S. L., & W. L. Brown. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Kattan, G. H., H. Álvarez-López, & M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conserv. Biol.* 8: 138–146.
- Kattan, G. H., & W. J. Beltrán. 2002. Rarity in ant-pittas: Territory size and population density of five *Grallaria* spp. in a regenerating habitat mosaic in the Andes of Colombia. *Bird Conserv. Int.* 12: 231–240.
- Kiltie, R. A., & J. W. Fitzpatrick. 1984. Reproduction and social organization of the Black-capped Donacobius (*Donacobius atricapillus*) in southeastern Peru. *Auk* 101: 804–811.
- Koenig, W. D., F. A. Pitelka, W. J. Carmen, R. L. Mumme, & M. T. Stanback. 1992. The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Quart. Rev. Biol.* 67: 111–150.
- Koenig, W. D., & J. L. Dickinson. 2004. Ecology and evolution of cooperative breeding in birds. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Ligon, J. D., & D. B. Burt. 2004. Evolutionary origins. Pp. 5–35 in Koenig, W. D., & J. L. Dickinson (eds.). Ecology and evolution of cooperative breeding in birds. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Londoño, E. 1994. Parque Regional Natural Ucumari: un vistazo histórico. Pp. 13–21 in Rangel, J. O. (ed.). Ucumari: un caso típico de la diversidad biótica andina. Corporación Autónoma Regional de Risaralda, Pereira, Colombia.
- Mennil, D. J. 2006. Aggressive responses of male and female rufous-and-white wrens to stereo duet playback. *Anim. Behav.* 71: 219–226.
- Odum, E. P., & E. J. Kuenzler. 1995. Measurement of territory and home range size in birds. *Auk* 72: 128–137.
- Parada, M. P. 1999. Estructura y organización social de *Cynnyerthia peruana* (Aves: Troglodytidae) en el Parque Natural Ucumari. Tesis de grado. Univ. del Valle, Cali, Colombia.
- Ricklefs, R. E. 1998. Invitación a la ecología. La economía de la naturaleza. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina.
- Ricklefs, R. E. 2000. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories. *Condor* 102: 9–22.
- Ríos, M. M., G. A. Londoño, & M. C. Muñoz. 2005. Densidad poblacional e historia natural de la Pava Negra (*Aburria aburri*) en los Andes Centrales de Colombia. *Ornitol. Neotrop.* 16: 1–13.
- Robinson, W. D., J. D. Brawn, & S. K. Robinson. 2000a. Forest bird community structure in central Panama: Influence of spatial scale and biogeography. *Ecol. Monogr.* 70: 209–235.
- Robinson, T. R., W. D. Robinson, & E. C. Edwards. 2000b. Breeding ecology and nest-site selection of Song Wrens in central Panama. *Auk* 117: 345–354.
- Sieving, K. E., M. F. Willson, & T. L. de Santo. 1996. Habitat barriers to movement of understory birds in fragmented south-temperate rainforest. *Auk* 113: 944–949.
- Skutch, A. F. 1960. Life histories of Central American birds. Volume 2. *Pac. Coast Avifauna* 34: 170–176.
- Sodhi, N. S., L. H. Liow, & F. A. Bazzaz. 2004. Avian extinctions from tropical and subtropical forests. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 323–345.
- Stouffer, P. C. 2007. Density, territory size, and long term spatial dynamics of a guild of terrestrial insectivorous birds near Manaus, Brazil. *Auk* 124: 291–306.
- Stutchbury, B. J. M., & E. S. Morton. 2001. Behavioral ecology of tropical birds. Academic Press, London, UK.
- Terborgh, J., S. K. Robinson, T. A. Parker III, C. A. Munn, & N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecol. Monogr.* 60: 213–238.
- Thiollay, J. M. 1994. Structure, density and rarity in an Amazonian rainforest bird community. *J. Trop. Ecol.* 10: 449–481.
- Thomas, L., J. L. Laake, S. Strindberg, F. F. C. Marques, S. T. Buckland, D. L. Borchers, D. R. Anderson, K. P. Burnham, S. L. Hedley, J. H. Pollard, J. R. B. Bishop, & T. A. Marques. 2006.

- Distance 5.0. Release 2. Research Unit for Wildlife Population Assessment, Univ. St. Andrews, UK. Consultado en Mayo 2008 en <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance>.
- Valderrama, S. V. 2005. Contribución al conocimiento de la historia natural, ecología y hábitat del Cucarachero de Nicéforo en un enclave seco del municipio de San Gil (Santander). Tesis de grado. Univ. de los Andes, Bogotá, Colombia.
- Vierling, K. T. 1999. Habitat quality, population density and habitat-specific productivity of Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) in Boulder County, Colorado. *Am. Midl. Nat.* 142: 401–409.
- Yasukawa, K. 1981. Song and territory defense in the Red-winged Blackbird. *Auk* 98: 185–187.

