

ANIDACIÓN DEL HALCÓN PRIMITO (*FALCO SPARVERIUS*), EL CURUCUCÚ COMÚN (*OTUS CHOLIBA*), LA PAVITA FERRUGÍNEA (*GLAUCIDIUM BRASILIANUM*) Y EL ATRAPAMOSCAS GARROCHERO COLIRRUFO (*MYIARCHUS TYRANNULUS*) EN MACANAO, ISLA DE MARGARITA, VENEZUELA

NESTING OF THE AMERICAN KESTREL (*FALCO SPARVERIUS*), TROPICAL SCREECH-OWL (*OTUS CHOLIBA*), FERRUGINOUS PIGMY-OWL (*GLAUCIDIUM BRASILIANUM*), AND BROWN-CRESTED FLYCATCHER (*MYIARCHUS TYRANNULUS*) IN MACANAO, MARGARITA ISLAND, VENEZUELA

Luis Gonzalo Morales, Shirley Ascanio y Anne-Marie Herrera

Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Apartado 47058, Caracas 1041-A, Venezuela. lmorales@ciens.ucv.ve; annemarieherrera@hotmail.com; sjascanio@latinmail.com

RESUMEN

Entre abril y julio de 1995 y 1996, se estudió el éxito reproductivo de cuatro especies de aves que anidan en cavidades secundarias en la Península de Macanao (Isla de Margarita, Venezuela): el Halcón Primito (*Falco sparverius*, Falconidae, dos nidadas), el Atrapamoscas Garrochero Colirrufo (*Myiarchus tyrannulus*, Tyrannidae, cinco nidadas), el Curucucú Común (*Otus choliba*, Strigidae, 12 nidadas) y la Pavita Ferrugínea (*Glaucidium brasilianum*, Strigidae, siete nidadas). En 21 nidos se determinó el tamaño de nidada (huevos) y mediante el método de Mayfield se estimó la supervivencia diaria de huevos o pichones. En 17 cavidades usadas por las aves (3-6 por especie) se midió la altura sobre el suelo y se tomaron cinco medidas relativas a altura sobre el suelo, diámetro y profundidad. En tres especies se encontró una relación directa entre el tamaño del ave y el de la cavidad de anidación, pero otros estudios no sugieren que este resultado constituya un patrón general. En ambos años de estudio, las temporadas de anidación se correspondieron con el inicio y duración de las respectivas temporadas lluviosas, lo cual concuerda con estudios anteriores. Combinando los resultados de ambos años, la supervivencia diaria de los huevos ($0.95348837 - 0.99317406 \text{ día}^{-1}$, según la especie) fue menor que la de los pichones ($0.9718310 - 1.00 \text{ día}^{-1}$). *F. sparverius* y *M. tyrannulus* presentaron los valores mínimos de supervivencia de huevos pero los máximos en pichones, mientras que en *O. choliba* y *G. brasilianum* se registraron valores altos pero similares entre huevos y pichones. Descartando factores extrínsecos, una mayor mortalidad de huevos que de pichones es compatible con una defensa insuficiente de los nidos durante la incubación (posiblemente debida a una mayor intensidad de la competencia por los territorios). A excepción de *F. sparverius*, se estimó que cada pareja de las especies estudiadas puede autoreemplazarse en dos temporadas reproductivas. La única nidada estudiada de *F. sparverius* fue muy poco exitosa y podría no ser representativa de la población. En general las nidadas estudiadas presentaron tamaños similares a los reportados en otros trabajos hechos en la región y particularmente en el Caribe. Este tipo de estudios puede ser útil para la conservación de especialistas ecológicos, como es el caso de las aves insulares que anidan en cavidades secundarias.

SUMMARY

Between April and July of 1995 and 1996 we studied the reproductive success of four cavity-nesting bird species in Macanao Peninsula (Margarita Island, Venezuela): the American Kestrel (*Falco sparverius*, Falconidae, 2 nests), Brown-crested Flycatcher (*Myiarchus tyrannulus*, Tyrannidae, 5 nests), Spectacled Owl (*Otus choliba*, Strigidae, 12 nests), and Ferruginous Pigmy-owl (*Glaucidium brasilianum*, Strigidae, 7 nests). We recorded the clutch size of 21 nests and estimated the daily survival probabilities of all eggs and nestlings using the Mayfield method. Above-ground height and 5 measurements relative to diameter and depth were recorded for 17 cavities (3-6 cavities per species). In three species, a direct relationship between bird size and cavity size was found, but according to other studies, this may not be a general pattern. In both years, nesting periods matched the start up and span of the respective rainy seasons, which is consistent with previous studies. Pooling the results from both years, the daily survival rate of eggs (0.95348837 – 0.99317406 day⁻¹ according to the species) was lower than that of nestlings (0.9718310 – 1.00 day⁻¹). *F. sparverius* and *M. tyrannulus* showed the lowest survival rates for eggs but the largest for nestlings, while high and similar values of these rates were recorded for *O. choliba* and *G. brasilianum*. Discarding extrinsic factors, a higher mortality of eggs than that of nestlings is consistent with a poor defense of the nests along the incubation period. This may be related to a stronger competence for territories. Except for *F. sparverius*, we estimated that each breeding pair may replace itself in two breeding seasons. The only nest of *F. sparverius* studied was highly unsuccessful and may not be representative of the resident population. Overall, the studied nests showed clutch sizes similar to those reported elsewhere in the region and, particularly, in the Caribbean. This kind of studies may be useful for the conservation of ecological specialists, like insular populations of cavity-nesting birds.

Palabras clave: Anidación, cavidades, Halcón Primito, Curucucú Común, Pavita Ferrugínea, Atrapamoscas Garrochero, *Falco sparverius*, *Otus choliba*, *Glaucidium brasilianum*, *Myiarchus tyrannulus*, Macanao, Isla de Margarita, Venezuela.

Key words: Cavity-nesting, nesting success, American Kestrel, Tropical Screech-Owl, Ferruginous Pigmy-owl, Brown-crested Flycatcher, *Falco sparverius*, *Otus choliba*, *Glaucidium brasilianum*, *Myiarchus tyrannulus*, Macanao, Margarita Island, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Desde el punto de vista ornitológico, Margarita es posiblemente la isla mejor estudiada de Venezuela. Los inventarios de aves se iniciaron con Robinson y Richmond (1896), Clark (1902) y Lowe (1907) y posteriormente, Fernández-Yépez *et al.*, (1940) y Yépez-Tamayo (1963, 1964), entre otros, condujeron estudios más completos. Sin embargo y a pesar del enorme interés biogeográfico y ecológico de la avifauna de Margarita, hubo relativamente poca continuidad en esos trabajos. A mediados de la década de los años 80 surgió una gran preocupación por la inminente extinción de *Amazona barbadensis* y *Aratinga acuticaudata* (Psittacidae) en Margarita, lo cual motivó diversos estudios sobre la conservación de sus poblaciones (Rojas-Suárez, 1991, Rodríguez y Rojas-Suárez, 1994; Sanz y Grajal, 1998) y se hizo extensivo a otras especies que anidan en cavidades (Ascanio 1997). Cabe mencionar que en Venezuela habitan más de 150 especies de aves que típicamente anidan en cava-

des, tanto primarias como secundarias. Entre las que anidan en estas últimas, quizás las mejor conocidas son los búhos y lechuzas (Strigidae, unas 20 especies), loros, pericos y guacamayas (Psittacidae, unas 49 spp), trogones y quetzales (Trogonidae, 10 spp), juan bobos (Bucconidae, 3 spp.), tucanes y afines (Ramphastidae, 21 spp) e incluso dos especies de halcones (Falconidae) (Hilty, 2003; Phelps y Meyer de Schauensee, 1994).

Según Rojas-Suárez (1991), 18 especies de vertebrados usan cavidades de árboles de los bosques remanentes de la Península de Macanao (Isla de Margarita), incluyendo ocho especies de aves que anidan en esas cavidades: el halcón primito (*Falco sparverius isabellinus*, Falconidae), la cotorra cabeciamarilla (*Amazona barbadensis rothschildi*, Psittacidae), el perico ñángaro (*Aratinga acuticaudata*, Psittacidae) el trepador subesube (*Xiphorhynchus picus longirostris*, Dendrocolaptidae), el turpial (*Icterus icterus ridgwayi*, Icteridae), el curucucú común (*Otus choliba margaritae*,

Strigidae), la pavita ferrugínea (*Glaucidium brasilianum margaritae*, Strigidae, endémica de la isla según Phelps y Meyer de Schauensee 1994) y el atrapamoscas garrochero colirrufo (*Myiarchus t. tyrannulus*, Tyrannidae). De ellas, las poblaciones isleñas de la cotorra cabeciamarilla y el perico ñángaro se encuentran en peligro de extinción (Rodríguez y Rojas-Suárez, 1999). Aunque estas especies anidan normalmente en cavidades secundarias, se sabe que *Otus choliba* también usa nidos abiertos de otras especies de aves (Belcher y Smooker 1936), *Glaucidium brasilianum* utiliza nidos de termitas (Hilty & Brown 1986) y *Myiarchus tyrannulus* suele utilizar cavidades artificiales (Tubelis, 1998). En esta nota se reportan algunos datos de éxito reproductivo de *Falco sparverius*, *Otus choliba*, *Glaucidium brasilianum* y *Myiarchus tyrannulus* en la Península de Macanao.

AREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El trabajo se hizo en la cuenca de la Quebrada La Chica (Fig. 1), un curso estacional de agua (aprox. 11° 01' 40" N, 64° 15' 35" W) ubicado al Noreste de la Península de Macanao. El clima local es cálido y semiárido, con una temperatura media anual de 26.7 °C y una precipitación media anual de 450.2 mm (años 1985-1993). Entre enero y mayo se presenta una marcada sequía, mientras que el período lluvioso comienza en junio, alcanza su máximo en agosto y sigue en descenso hasta Diciembre. Según los datos climatológicos disponibles, este patrón es mucho más variable en relación con el continente. PDVSA (1992) y Sanz y Grajal (1998), proveen más detalles sobre el clima regional. En la Fig. 2 se muestra el patrón de precipitaciones en los años previos y los datos registrados durante este estudio. En 1995 el volumen anual (274 mm) fue muy inferior al promedio del período 1985-2003, se registró un primer máximo de lluvias (muy atípico) en marzo y luego el máximo usual en agosto, a partir de lo cual las lluvias cesaron casi por completo. En 1996 el total anual (655 mm) fue muy superior al promedio y el valor máximo se registró en julio. En agosto prácticamente no llovió y a partir de Septiembre las lluvias se reanudaron hasta diciembre. La época lluviosa de 1996 también se retardó marcadamente con respecto a la de 1995. Estas desviaciones del patrón típi-

co pudieron estar asociadas al fenómeno climático "La Niña" que ocurrió durante ese período.

La vegetación del área de estudio corresponde a la Zona de Vida Monte Espinoso Tropical de Holdridge (Ewel y Madriz, 1968) y a la Formación Bosque Espinoso según la clasificación de Beard (1944). La vegetación dominante consiste en matorrales y espinares arbustivos, con una marcada abundancia de los géneros *Prosopis*, *Cercidium*, *Ritterocereus* y *Opuntia*. Yépez-Tamayo (1963), Hoyos (1985) y Rojas-Suárez (1991), proveen descripciones más detalladas de la vegetación de Macanao. En el sitio de estudio se conserva parte de la vegetación clímax regional (mesoxerofítica) que incluye árboles relativamente altos, pero la deforestación ha sido muy intensa y constituye una amenaza de extinción local para la Cotorra Cabeciamarilla (Rojas-Suárez, 1991, entre otros). En estudios anteriores se encontró que en Macanao, las cavidades usadas por las aves se encuentran frecuentemente en los troncos de árboles localmente conocidos como palosano (*Bulnesia arborea*), quebrajacho (*Caesalpinia mollis*), guayacán (*Guaiaacum officinale*), yaurero (*Subpilocereus repandus*) y cotoperí (*Talisia olivaeformis*) (Rojas-Suárez, 1991; Ascanio, 1997).

En cada año, el seguimiento de los nidos comenzó ante las primeras observaciones de conducta reproductiva, las cuales se registraron poco después del inicio de las lluvias. La mayoría de las cavidades usadas por las aves se ubicaron examinando los árboles durante recorridos exhaustivos a lo largo de la Quebrada La Chica y sus tributarios. Algunos nidos se descubrieron por la presencia de aves acarreamo materiales de construcción, defendiendo territorios o en actividades de cortejo (Ej. vocalizando). Usando reglas o cintas graduadas en mm, en las cavidades usadas para anidar se midió: (a) altura del borde inferior de la entrada con respecto al nivel del suelo; (b) profundidad en sentido vertical, medida a lo largo del tronco y en sentido descendente desde el borde inferior de la entrada, (c) profundidad en sentido horizontal, medida a través del tronco, (d) diámetro de la entrada de la cavidad en sentido vertical y (e) diámetro de la entrada de la cavidad en sentido horizontal. Las dos últimas medidas se tomaron a la altura de un centroide imaginario de la entrada de la cavidad. Dado que frecuentemente las cavidades son alargadas en el

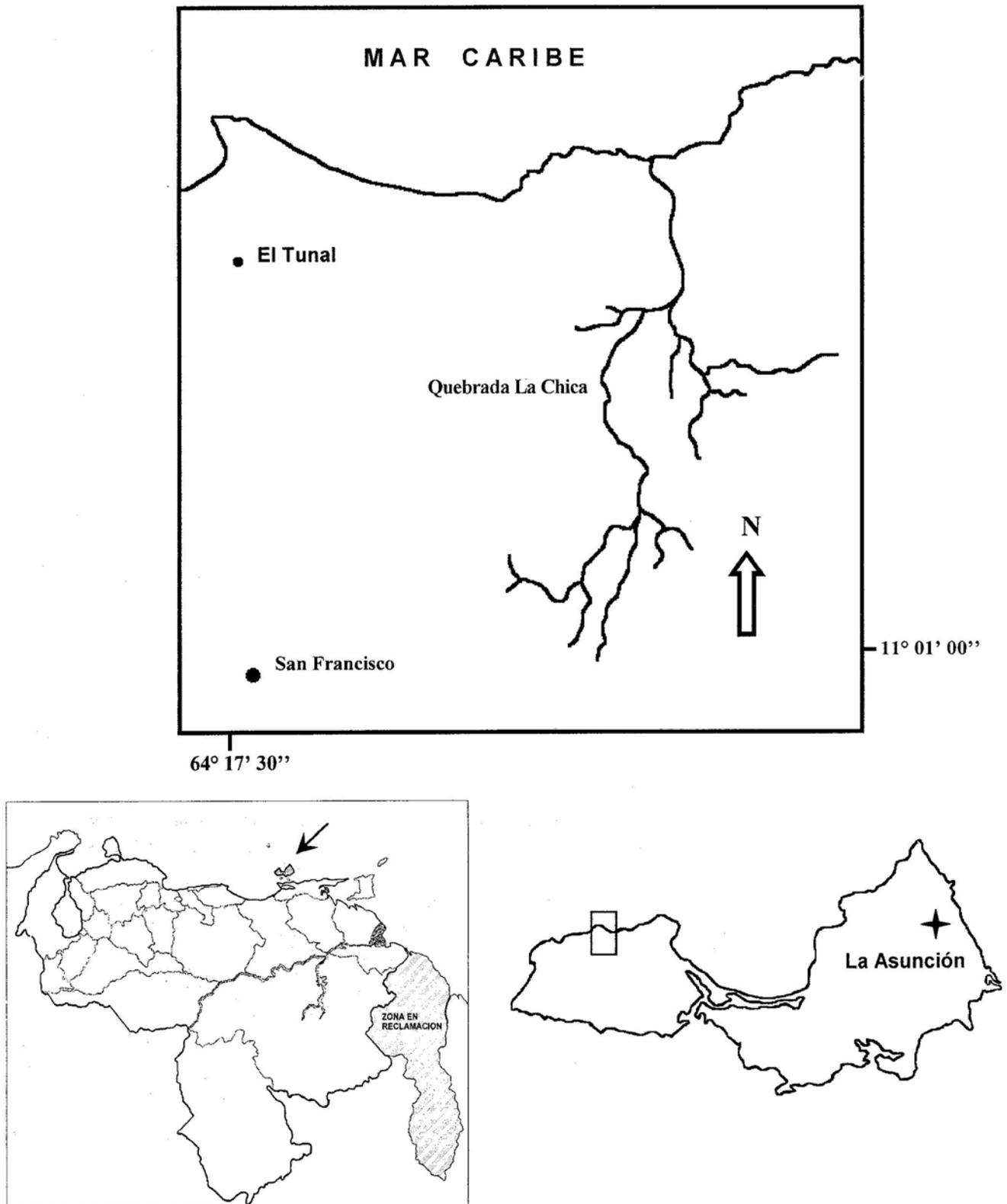


Figura 1. Mapa del área de estudio. En el recuadro de arriba se indica la ubicación geográfica aproximada de la Quebrada La Chica en la Península de Macanao, Estado Nueva Esparta.

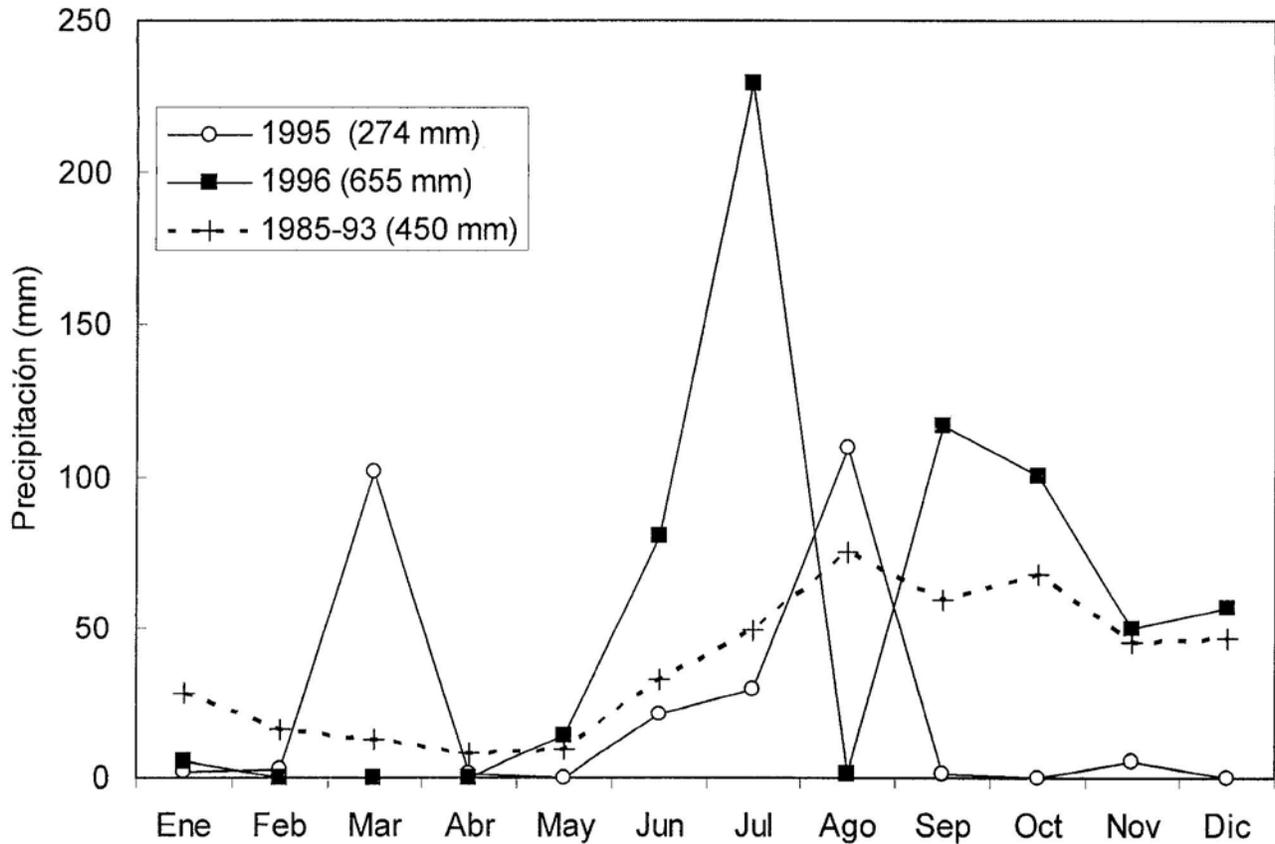


Figura 2. Precipitación mensual durante los años 1995 y 1996 y promedios mensuales registrados durante el lapso 1983-2003. En el recuadro se indican los respectivos valores anuales.

sentido vertical, en cada caso se calculó el área de una elipse imaginaria cuyos radios son la mitad de los diámetros vertical y horizontal de la entrada, respectivamente. Este valor se tomó como un índice del área real de la entrada de cada cavidad.

Cada nido se revisó a diario durante la época de postura y cada tres o cuatro días durante el inicio del período de incubación. A partir de la segunda semana de incubación del primer huevo la revisión fue diaria para determinar las fechas individuales de eclosión. Para minimizar la posible interferencia de la investigación con la supervivencia de los pichones, a partir del nacimiento del primer pichón cada nido se revisó cada dos a seis días. Varios nidos se localizaron cuando ya se había iniciado la incubación de los huevos e incluso la cría de los pichones, por lo cual no se dispone de observaciones a partir de la postura del primer huevo.

Con base en las observaciones de presencia y ausencia de huevos y pichones, se delimitó el período reproductivo de cada especie en ambos años de estudio y se calcularon las probabilidades de supervivencia diaria según el método de Mayfield (1961). Este método permite usar observaciones discontinuas de las nidadas, incluso si no alcanzaron a completar alguna de las etapas de la anidación (construcción del nido, postura de los huevos, incubación de estos últimos y cría de los pichones). Asimismo, se estimó el número de huevos eclosionados y pichones exitosos por nido usando la fórmula $N_2 = N_1 (L)^t$, donde N_2 es el número de huevos que eclosionan a partir de N_1 recién puestos o bien es el número de pichones que vuelan exitosamente a partir de N_1 pichones recién nacidos. Aquí, L es el valor de supervivencia diaria de los huevos o de los pichones y t es la duración en días del período de incubación o de cría, respectivamente.

RESULTADOS Y DISCUSION

Uso de las cavidades.

En ambos años la gran mayoría de los nidos estudiados ocuparon cavidades secundarias en árboles de palosano y algunas en árboles de quebracho. En la Tabla 1 se muestran las dimensiones de algunas cavidades usadas para anidar por las distintas especies de aves (en 1996 no se hallaron nidos de *F. sparverius*). Dado el bajo tamaño muestral, al respecto sólo se pueden hacer observaciones generales. Primeramente, se puede apreciar que las cavidades son muy homogéneas en diámetro horizontal de la entrada y profundidad horizontal de la cavidad, dos de las dimensiones más determinantes del acceso de las aves a las cavidades y que están directamente limitadas por el diámetro del tronco. En segundo lugar, en tres de las cuatro especies se observa una relación directa entre el tamaño de las aves (tomando como indicador su longitud total) y las dimensiones de las cavidades. La excepción es *G. brasilianum*, que usa cavidades más grandes y ubicadas a mayor altura que *M. tyrannulus*, a pesar del mayor tamaño de este atrapamoscas. Esta correspondencia parcial entre el tamaño de las aves y las dimensiones de las cavidades podría sugerir algún tipo de segregación ecológica (partición de recursos), pero en Macanao hay evidencias del uso de las mismas cavidades por distintas especies de aves (Rojas-Suárez, 1991; Ascanio, 1997), lo cual contradice esa hipótesis.

Nidadas estudiadas.

En la Tabla 2 se muestra la distribución del número de nidos estudiados y los tamaños de nidadas (huevos) por especie. En 1995 se localizaron 18 nidos, de los cuales 16 contenían huevos o bien pichones recién nacidos, pero sólo en 13 de ellos se pudo estimar la supervivencia diaria con el método de Mayfield. En cuatro de los cinco restantes sólo pudo hacerse una sola observación y en uno de ellos (*O. choliba*) se hicieron dos observaciones tan distanciadas entre sí que no permitieron calcular tasas de supervivencia de huevos y pichones por separado. En 1996 se localizaron y estudiaron ocho nidos con huevos o pichones y todos fueron útiles para calcular supervivencia. En 1995 se registraron pérdidas de huevos en cinco nidos (dos de *M. tyrannulus* y uno de cada una de las demás espe-

cies) y pérdidas de pichones en tres nidos (dos de *M. tyrannulus* y uno de *G. brasilianum*). En 1996 sólo se observaron pérdidas de huevos (un nido de *O. choliba* y otro de *G. brasilianum*), pero no de pichones. De los 21 nidos utilizados para calcular la supervivencia diaria (ambos años), dos nidadas que contenían huevos fueron totalmente depredadas (una de *G. brasilianum* y otra de *M. tyrannulus*, ambos en junio de 1996) y en un nido se encontraron todos los pichones muertos pero no depredados (*O. choliba*, mayo de 1995).

Temporadas reproductivas.

La duración de los períodos de incubación y cría de 1995 y 1996 se resume en la Figura 3. En 1995 la temporada de anidación se inició luego del atípico período lluvioso de marzo y concluyó antes del máximo de precipitaciones de julio. En 1996 la anidación de *O. choliba* comenzó en mayo, tras una sequía de cinco meses y culminó antes del inusual máximo de precipitaciones de julio de ese año. La anidación de *G. brasilianum* y *M. tyrannulus* comenzó casi un mes después del inicio de lluvias y concluyó durante el período de mayor lluviosidad. Considerando las tres especies que anidaron en ambos años de estudio, la época reproductiva de 1995 duró cinco semanas más que la de 1996 y en este segundo año también se observó una mayor superposición interespecífica. En todo caso, la aparente correspondencia entre la temporada de anidación de las aves y la estacionalidad de las lluvias en Macanao coincide con lo reportado en la misma localidad por Ascanio (1997) en turpiales (*Icterus icterus*) y Rojas-Suárez (1991) y Sanz & Grajal (1998) en cotorras cabeciamarillas (*Amazona barbadensis*).

Supervivencia diaria.

En la Tabla 3 se muestran las estimaciones de supervivencia diaria por especie según el método de Mayfield (1961, 1975). En cuanto a la supervivencia de los huevos, los valores de *O. choliba* y *G. brasilianum* de 1995 fueron algo menores que los de 1996, mientras que los valores de *M. tyrannulus* permanecieron prácticamente iguales. En contraste, en ambos años se registró casi 100 % de supervivencia de pichones (mínimo = 0.9718, *O. choliba*). En cuanto a valores globales de pérdida de huevos y pichones, en 1995 se perdieron 11 de

30 huevos (36.7%) y dos de 17 pichones (11.8%), mientras que en 1996 se perdieron siete de 21 huevos (33.33%) y ninguno de 17. Sumando los datos de ambos años, se registra una pérdida total de 18 de los 51 huevos iniciales (35.29 %) en 590 días-huevo y de dos de 34 pichones (5.88 %) en 607.5 días-pichón. Con respecto al número de nidadas afectadas, en siete de ellas se registraron pérdidas de huevos mientras que sólo en tres hubo pérdida de pichones. El bajo número de observaciones y el hecho que muy pocos nidos se observaron desde el inicio de la postura no permiten establecer límites de confianza para las estimaciones de supervivencia diaria ni tampoco hacer comparaciones cuantitativas entre años usando métodos como el de Hensler & Nichols (1981).

Con respecto a la mayor mortalidad o pérdida de huevos que de pichones, y excluyendo la acción de agentes naturales como la inundación de las cavidades o ataques por insectos (no observados en este estudio), entre las explicaciones más probables de ese resultado están: (a) una mayor tasa de mortalidad de adultos durante la fase de incubación y (b) una menor efectividad de defensa de las nidadas en incubación ante la acción de competidores. En este caso, la hipótesis de la competencia presupone limitaciones en la disponibilidad de cavidades apropiadas para anidar, la superposición de épocas de reproducción y el posible uso de una cavidad por más de una especie. Asimismo, los competidores también pueden ser depredadores potenciales de la especie ocupante de la cavidad (ej.: *F. sparverius* y *M. tyrannulus*).

Suponiendo que otras fuentes de mortalidad de adultos no varían entre la incubación de huevos y la cría de pichones, la primera hipótesis puede implicar que la depredación de adultos es más intensa durante la época de incubación. En Macanao, Rojas-Suárez (1991) reporta algunos casos de depredación de cotorras adultas (*Amazona barbadensis*) por serpientes en distintas etapas de la anidación y Ascanio (1997) encontró algo similar en turpiales (*Icterus icterus*), pero en el presente estudio no se encontró ninguna evidencia de depredación de adultos. Por otra parte, el único nido abandonado que se encontró (posiblemente por muerte de los adultos) no contenía huevos sino dos pichones muertos pero no depredados de *O.*

choliba. En otros dos casos (ver arriba) tampoco se observó la muerte de adultos sino la pérdida de nidadas completas (huevos).

En cuanto a la segunda hipótesis, la competencia por las cavidades puede ser más intensa al comienzo de la anidación, lo cual aumentaría la frecuencia de expulsión de parejas y en consecuencia, se elevarían las pérdidas de huevos. Una vez establecidos los territorios, las agresiones de los competidores serían menos frecuentes y aumentaría la supervivencia de las nidadas, en particular de los pichones. Con respecto a las condiciones que promueven la competencia, si bien no hay datos sobre disponibilidad ni demanda de cavidades secundarias en Macanao, en la Tabla 1 se muestra que las especies estudiadas usan cavidades con dimensiones similares y en la Fig. 2 se muestra la superposición de las épocas reproductivas. Por otra parte, Rojas-Suárez (1991) y Ascanio (1997) citan otras cuatro especies de aves que anidan en las mismas cavidades secundarias del área de estudio. Así, sin descartar el posible papel de la depredación de adultos durante la incubación, lo observado en este estudio es congruente con la hipótesis de la competencia intra e interespecífica por las cavidades como una causa primaria importante de una mayor pérdida de huevos que de pichones.

Éxito de las nidadas.

Por tratarse de las mismas poblaciones estudiadas en años consecutivos y dado que los resultados anuales no difieren apreciablemente, los datos de ambos años se combinaron para producir valores únicos de supervivencia diaria de huevos o pichones por especie. En la Tabla 4 se resumen los datos usados para estimar el número de huevos eclosionados y el de pichones exitosos (volantones), respectivamente. Los valores observados en Macanao están dentro de los intervalos regionales, pero dado que no se tienen valores de campo sobre incubación de *G. brasilianum* ni de *M. tyrannulus*, en esos casos se usaron valores de otros estudios. En la Tabla 5 se muestran las estimaciones de número de huevos eclosionados y pichones exitosos. Se observa que los valores de *F. sparverius* son muy bajos puesto que sólo las nidadas de cinco huevos producirían un pichón exitoso por nido. Dado que en esta especie los datos de campo pro-

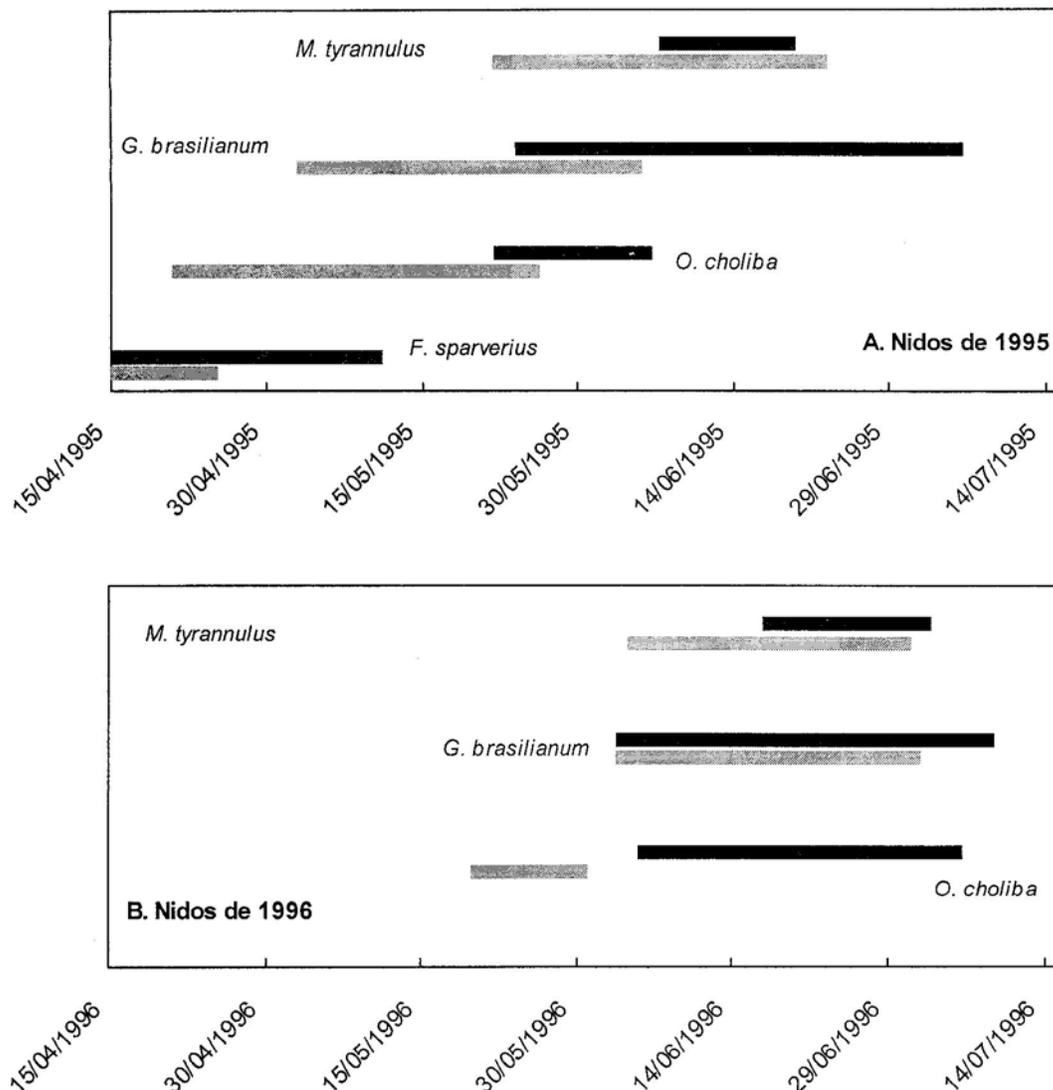


Figura 3. Períodos de incubación de huevos y cría de pichones en Macanao durante 1995 y 1996. Las líneas grises corresponden a incubación y las líneas negras a cría. Cada línea representa el intervalo de tiempo durante el cual se registró cada actividad. El número de nidos estudiados por especie y año se muestran en la Tabla 2. Nótese la asincronía de las épocas de lluvia entre los años de estudio y su relación con las estaciones lluviosas respectivas (Fig.2).

Tabla 1. Tamaño de las aves estudiadas y medidas promedio de algunas cavidades de anidación en el área de estudio.

Especie	LT(cm)	N	ALT(m)	PV(cm)	PH(cm)	DVE(cm)	DHE(cm)	AE(cm ²)
<i>F. sparverius</i>	23 - 26	4	4.2	29	13	46.3	11.8	429
<i>O. choliba</i>	23	6	3.0	55	19	19.1	11.6	174
<i>M. tyrannulus</i>	20	3	2.2	36	12	13.8	8.1	88
<i>G. brasilianum</i>	16.5	4	2.4	41	14	35.5	9.8	273

LT: Longitud total según Phelps y Meyer de Schauensee (1994); N: número de nidos medidos; ALT: altura del borde inferior de la cavidad sobre el suelo; PV: profundidad en sentido vertical; PH: profundidad en sentido horizontal; DVE: diámetro de la entrada en sentido vertical; DHE: diámetro de la entrada en sentido horizontal; AE: área de la entrada, calculada como aproximación a una elipse.

Tabla 2. Número de nidos y tamaño de las nidadas

Especie	NTNH	NNA ¹	TPN (mínimo – máximo) ²
Año 1995			
<i>Falco sparverius</i>	2	1	2
<i>Otus choliba</i>	10	9	1,77 (1–2)
<i>Glaucidium brasilianum</i>	4	4	2,75 (2–3)
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	2	2	3,5 (3–4)
Año 1996			
<i>Otus choliba</i>	2	2	2 (2–2)
<i>Glaucidium brasilianum</i>	3	3	2,5 (2–3)
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	3	3	4 (3–5)

NTNH: Número total de nidos hallados; NNA: Número de nidos activos; TPN: Tamaño promedio de nidada. ¹Nidos que contenían huevos o pichones. ²Datos de todos los nidos encontrados en etapa de incubación, incluyendo aquéllos que no se usaron en los cálculos de supervivencia diaria.

Tabla 3. Supervivencia diaria de huevos L_h y de pichones L_p calculados según el método de Mayfield (1961, 1975)*

Especie (número de nidos)	HI	HP	Días-huevo	L_h (día ⁻¹)	PI	PP	Días-pichón	L_p (día ⁻¹)
A. Año 1995								
<i>Falco sparverius</i> (1)	2	1	21.5	0.953488	1	0	15.5	1
<i>Otus choliba</i> (6)	9	1	91.5	0.9890710	7	1	35.5	0.9718310
<i>Glaucidium brasilianum</i> (4)	12	5	65.5	0.9236641	7	1	173.5	0.9942363
<i>Myiarchus tyrannulus</i> (2)	7	4	96	0.9583333	2	0	17	1
B. Año 1996								
<i>Otus choliba</i> (2)	4	0	55	1	4	0	77	1
<i>Glaucidium brasilianum</i> (3)	5	2	47	0.9574468	6	0	154.5	1
<i>Myiarchus tyrannulus</i> (3)	12	5	114.5	0.9563319	7	0	57	1
C. Años 1995 y 1996 combinados								
<i>Falco sparverius</i> (1)	2	1	21,5	0.95348837	1	0	15.5	1
<i>Otus choliba</i> (8)	13	1	146,5	0.99317406	11	1	190	0.9947368
<i>Glaucidium brasilianum</i> (7)	17	7	212	0.96698113	13	1	328	0.9969512
<i>Myiarchus tyrannulus</i> (5)	19	9	210,5	0.95724466	9	0	74	1

* $L_i = 1 - M_i$ donde $M_i = (\text{núm. pérdidas})/(\text{núm. respectivo de días})$. El subíndice i se refiere a huevos (h) o a pichones (p)
HI: Huevos iniciales; **HP:** Huevos perdidos; **PI:** Pichones iniciales; **PP:** Pichones perdidos

Tabla 4. Número de huevos por nido y duración de los períodos de incubación de los huevos y desarrollo de los pichones.

Especie	NHN	PI (días)	PD(días)	Fuente
<i>Falco sparverius</i>	2-5; 2 ¹	26-32; 28 ¹	26-31; 28 ¹	Friedmann y Smith, 1950; Voous, 1983; Sick, 1984; Palmer, 1988; Baicich y Harrison, 1997; Raffaele <i>et al.</i> , 1998; Ferguson-Lees y Christie, 2001.
<i>Otus choliba</i>	1-3; (1-2) ¹	19-28; 26 ¹	27; 26 ¹	Thomas, 1977; Köning <i>et al.</i> , 1999.
<i>Glaucidium brasilianum</i>	3-5; (2-3) ¹	22-30 ²	27-30; 28 ¹	Johnsgard, 1988; Baicich y Harrison, 1997; Köning <i>et al.</i> , 1999.
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	2-5; (3-5) ¹	14-15 ²	12-18; 15 ¹	Ffrench, 1991; Baicich y Harrison, 1997; Haverschmidt y Mees, 1994.

NHN: Número de huevos por nido; PI: Período de incubación; PD: Período de desarrollo

En los cálculos de supervivencia global de huevos y pichones durante la incubación y la cría, respectivamente, se usaron los datos del presente estudio (¹) o en su defecto, se tomaron valores de la bibliografía (²).

Tabla 5. Estimaciones de supervivencia de huevos y pichones por nido al final de los períodos de incubación y cría¹.

Especie	NIHN	PI (días)	NHE	PD (días)	NPE
<i>Falco sparverius</i>	2-5	28	0.53-1.32	28	0.53-1.32
<i>Otus choliba</i>	1-2	26	0.84-1.67	26	0.73-1.46
<i>Glaucidium brasilianum</i> ²	2-3	30-22	0.73-1.43	28	0.67-1.32
<i>Myiarchus tyrannulus</i> ²	3-5	15-14	1.56-2.71	15	1.56-2.71

¹ Se usaron los valores de supervivencia diaria de la Tabla 3C y los valores de tamaño de nidada y duración de la incubación y la cría de la Tabla 4. ² Los valores máximos de huevos eclosionados y pichones exitosos se obtuvieron combinando el tamaño mínimo de camada con el período de incubación más largo y viceversa. Todos los cálculos se hicieron con 8 decimales pero aquí los resultados se presentan truncados.

NIHN: Número inicial de huevos por nido; PI: Período de incubación; NHE: Número de huevos eclosionados; PD: Período de desarrollo; NPE: Número de pichones exitosos.

vienen de una sola nidada (dos huevos, un pichón exitoso), posiblemente las estimaciones obtenidas no sean representativas de la población. Por otra parte y dependiendo del tamaño de nidada, cada pareja de *O. choliba* o de *G. brasilianum* produciría alrededor de un pichón exitoso por nido. A pesar de tener una supervivencia similar a la de *F. sparverius* o *G. brasilianum*, *M. tyrannulus* tendría los máximos valores de pichones exitosos (1.56-2.71) debido a la brevedad del proceso completo de

anidación. Estas estimaciones de producción sugieren que, con suficiencia de recursos, las parejas estudiadas pueden autoreemplazarse en al menos dos temporadas reproductivas, no necesariamente consecutivas. El posible efecto del atípico patrón de lluvias registrado sobre la supervivencia de huevos y pichones sólo podría determinarse con trabajos comparativos ulteriores.

En la Tabla 6 se muestran datos de otros estudios hechos en el Neotrópico. Se observa que *F.*

Tabla 6. Tipos de nido, tamaño de nidada y época de anidación de *Otus choliba*, *Glaucidium brasilianum*, *Falco sparverius* y *Myiarchus tyrannulus* según otros estudios hechos en el Neotrópico.

Tipo de nido	Tamaño de nidada	Época de anidación (máximo)	País	Referencia
<i>Falco sparverius</i>				
C	4	mayo	Trinidad, Tobago	ffrench, 1991
	2-4	Ene-Ago	Indias Occidentales	Raffaele <i>et al.</i> , 1998
C, E, A	2-4	Ene-marzo	Aruba y Curaçao	Voous, 1983
C	2-5	Feb-Jul	Sta. Lucia	Evans, 1990
		Ene	Haití	Bond, 1928
C	3-5	abril- Jun	Puerto Rico	Wetmore, 1927
C, T, E	3-4	Jun- mayo	Colombia	Hilty y Brown, 1986
C, E			Brasil	Sick, 1984
C, A	2-5	Ene-abril	Venezuela (Llanos)	Balgooyen, 1989
<i>Otus choliba</i>				
PA	1-3	Feb-Jun (abril)	Trinidad	Belcher y Smooker, 1936
C	1-3	Feb-mayo (marzo)	Trinidad, Tobago	Ffrench, 1991
C	1-3	Ene-Jul (marzo)	Panamá, Colombia	Hilty y Brown, 1986
CA	1-32	Sept-Oct.Feb	Argentina, (Centro-Norte) Brasil Venezuela	Köning <i>et al.</i> , 1999; Thomas 1977
<i>Glaucidium brasilianum</i>				
C	2-5	Feb-Jul (Mar-Abr)	Trinidad&Tobago	Ffrench, 1991
C	1-5	Feb-abril	Trinidad	Belcher y Smooker, 1936
C, T	2-5	marzo-Jul	Colombia	Hilty y Brown, 1986
C	3-5	Sept-Oct	Argentina	Köning <i>et al.</i> , 1999
<i>Myiarchus tyrannulus</i>				
C	2-3	Ene – Oct	Trinidad&Tobago	Ffrench, 1991
C	4	Jul	Margarita (Venezuela)	Robinson y Richmond, 1896
C			St. Lucia	Danforth, 1935
C	3	Sept-Ene	Curaçao	Voous, 1957
	2-3	Feb-Jun	Colombia	Hilty y Brown, 1986
<i>Myiarchus sp</i>				
CA	3-4	Oct-Nov	Brasil	Tubelis, 1998
CA	4	Jul-Sept	Surinam	Havershmidt y Mees, 1994

C: cavidades secundarias; A: nido abierto; E: edificaciones; T: termiteros; CA: cavidades artificiales; PA: nido abierto parasitado.

sparverius anida en distintas épocas del año según la localidad, lo cual se corresponde con la amplia distribución geográfica de la especie. Nótese que el tamaño de nidada es bastante homogéneo (2-5 huevos), independientemente del tipo de nido o la región geográfica. Palmer (1988) reporta valores

similares en ambientes subtropicales como la Península de La Florida, al sureste de Norteamérica. El tamaño de las nidadas observadas en Macanao (2 huevos) está en el límite inferior de los valores de las Antillas, pero sólo con otros estudios se puede saber cuán representativo es este registro. Los ta-

maños de nidada de *O. choliba* y *G. brasilianum* en Macanao concuerdan con lo encontrado en el Caribe (Trinidad y Tobago) y en el continente (Colombia, Panamá y Venezuela), y las referencias consultadas indican que ambas especies se reproducen en la época de sequía al Norte de Sudamérica y el Caribe y en la primavera austral en Argentina y Brasil. Finalmente, el intervalo de tamaño de nidada de *M. tyrannulus* observado en Macanao es similar al reportado en otros estudios de Sudamérica y el Caribe. Asimismo, la época de cría observada durante la temporada de lluvias coincide con reportes previos de Margarita, con datos de Trinidad y con los de la cercana isla de Curazao, donde las lluvias abarcan el período septiembre-febrero.

Las poblaciones y especies de aves insulares han sufrido mayores pérdidas que las de tierra firme. De las 115 especies de aves extintas (registradas) entre 1800 y 1995, 104 extinciones (90%) ocurrieron en islas (Jeffries 1997, entre otros). Por otra parte, las especies que anidan en cavidades secundarias son aún más vulnerables porque su reproducción depende de un recurso clave de regene-

ración muy lenta e integran el llamado "síndrome de extinción" de Terborgh (1974). Estas últimas enfrentan múltiples riesgos naturales que se agravan por la intervención humana. Los estudios básicos como el presente pueden ser útiles para el seguimiento a largo plazo de la viabilidad de las poblaciones de esas especies.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la organización conservacionista PROVITA por su irrestricto apoyo al trabajo de campo. Luis Bevier, Ronald Scovell, Floyd Hayes, Catherine Lindell, Pedro Blendinger y Jan Hein Ribot aportaron referencias bibliográficas clave y Miguel Lentino mantuvo siempre abiertas para nosotros las puertas de la Colección Ornitológica Phelps. El manuscrito original mejoró notablemente gracias a las revisiones de Carlos Bosque y Jorge Pérez-Emán. Se agradece el apoyo financiero del Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela (Proyecto 03-31-3407-95).

LITERATURA CITADA

- ASCANIO, S.
1997. Ecología reproductiva del Turpial (*Icterus icterus ridgwayi*) en la Península de Macanao, Edo. Nueva Esparta. Tesis de Licenciatura, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 69 p.
- BAICICH, P.J. Y C.J. HARRISON
1997. *A guide to the nests, eggs, and nestlings of North American birds*. Second edition. Academic Press, San Diego. 350 p.
- BALGOOYEN, T.G.
1989. Natural history of the American Kestrel in Venezuela. *J. Raptor Research*, 23: 85-93.
- BEARD, J.S.
1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology*, 25: 127-158.
- BELCHER, C. Y G.D. SMOOKER
1936. *Birds of the Colony of Trinidad and Tobago*. Part III. *Ibis* 6:1-35.
- BOND, J.
1928. The distribution and habits of the birds of the Republic of Haiti. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 80:483-521.
- CLARK, A.H.
1902. The birds of Margarita Island, Venezuela. *Auk*, 19: 258-267.
- DANFORTH, S.T.
1935. The birds of Saint Lucia. Monographs of the University of Puerto Rico, *Physical and Biological Sciences*, Series B, No. 3:1-129
- EVANS, P.G.H.
1990. *Birds of the Eastern Caribbean*. MacMillan, London. 168 p.
- EWEL, J.J. Y A. MADRIZ
1968. Zonas de vida de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas. 216 p.
- FERGUSON-LEES, J. Y D.A. CHRISTIE
2001. *North American owls. Biology and natural history*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 992 p.
- FERNÁNDEZ-YÉPEZ, A., F.L. BENEDETTI Y W.H. PHELPS
1940. Las aves de Margarita. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 6: 91-132.
- FFRENCH, R.
1991. *A guide to the birds of Trinidad and Tobago*. Second edition. Comstock Publ., Ithaca, New York. 426 p.
- FRIEDMANN, H. Y F.D. SMITH, JR.
1950. A contribution to the ornithology of Northeastern Venezuela. *Proceedings of the U.S. National Museum*, 100 (3268): 411-538
- HAVERSCHMIDT, F. Y G.F. MEES
1994. *Birds of Suriname*. Vaco Press, n.v., Paramaribo. 578 p.