

LA COMUNIDAD DE AVES EN UN GRAN CLARO PERMANENTE DE LA SELVA AMAZONICA: LA SIERRA DE CHIRIBIQUETE (COLOMBIA)

Mario DÍAZ*, F. Gary STILES** y José Luis TELLERÍA*

RESUMEN.—*La comunidad de aves en un gran claro permanente de la selva amazónica: la Sierra de Chiribiquete (Colombia).* En este trabajo describimos la composición y organización espacial de la comunidad de aves asentada en las cumbres de la Sierra de Chiribiquete (Colombia), un gran claro natural de origen edáfico rodeado por bosque pluvial amazónico intacto, al final de la época de lluvias (noviembre-diciembre de 1992). Se analizan las relaciones entre estos parámetros y la estructura de la vegetación a lo largo de un gradiente entre el matorral abierto que domina estos claros y el matorral alto y denso que los bordea. También se compara la estructura de la comunidad de aves con las descritas por otros autores en una variedad de medios forestales y abiertos del Neotrópico. La abundancia y riqueza de la comunidad estudiada fueron menores que en otras zonas neotropicales. La dominancia fue más acusada que en el resto de las comunidades y fue debida a la abundancia de un colibrí endémico de esta zona (*Chlorostilbon olivaresi* sp. nov.). Riqueza y abundancia aumentaron desde los matorrales densos hacia las zonas abiertas en relación al aumento de la diversidad fisonómica y florística de la vegetación. El empobrecimiento de las comunidades asentadas en estos claros se relaciona, aparentemente, con la escasez de recursos estructurales y florísticos. Por otro lado, su carácter insular y probable conexión pasada con otros medios similares parece haber producido procesos de vicarianza y especiación *in situ* que explican la originalidad de su avifauna, con pocas especies procedentes de las selvas periféricas. Estas especies, sin embargo, podrían colonizar estacionalmente estos claros en respuesta a probables incrementos de la abundancia de recursos al final de la época seca.

Palabras clave: abundancia de aves, bosque pluvial amazónico, estructura de la vegetación, grandes claros permanentes, insularidad, riqueza de especies.

SUMMARY.—*The bird community in a large and permanent opening of the Amazonian rainforest: the Sierra de Chiribiquete (Colombia).* In this work we describe the composition and spatial organization of the bird community inhabiting the hill tops of the Sierra de Chiribiquete (Colombia) at the end of the rainy season (November-December 1992). These hill tops are covered by a permanently open vegetation, and are located in the middle of an extensive tract of pristine Amazonian rainforest. We analyzed the relationships between the composition and structure of the bird community and the structure and floristic composition of the vegetation along a multivariate gradient of such characteristics. This gradient was established between the open shrubland which covered the hill tops and the tall dense shrubland which surrounded them. Finally, we also compared this bird community with those described by other authors for a wide range of Neotropical habitats. Both bird abundance and species richness were lower in Chiribiquete than in other Neotropical localities. Dominance, however, was stronger in Chiribiquete due to the large abundance of an endemic species of hummingbird (*Chlorostilbon olivaresi* sp. nov.). Bird abundance and species richness increased from the surrounding dense shrublands to the open vegetation of the hill tops in a way that paralleled the increasing floristic and physiognomic diversity of the vegetation. The low bird abundance and species richness found in the open habitats of Chiribiquete appeared to be related to the scarcity of resources provided by the vegetation. This scarcity seems to be caused by the poor development of the soils due to the strong washing effect of tropical rains over the hill tops. On the other hand, the current insular character of these open habitats and their likely past connection with other open areas of the Amazonas and Orinoco basins would explain the originality of its bird community through processes of vicariance and speciation *in situ*. Few species of birds inhabiting the surrounding rainforest were found in the open hill tops, although it may be possible that these rainforest species would seasonally use this open vegetation in response to probable increases of food resources along the dry season.

Key words: bird abundance, bird species richness, Amazonian rainforest, insularity, large permanent openings, vegetation structure.

* Departamento de Biología Animal I (Vertebrados). Facultad de Biología. Universidad Complutense. E-28040 Madrid.

** Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Apartado 7495. Bogotá. Colombia.

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales están sujetos a alteraciones de su estructura debidas a la acción del desplome de árboles, huracanes, incendios, corrimientos de tierra, etc., que generan claros temporales («gaps») donde se reinicia periódicamente su desarrollo. Estos claros influyen sobre la abundancia local de las especies generando una diversificación horizontal de sus comunidades (Connell, 1978). Por lo que se refiere a la aves, Schmeske & Brokaw (1981) y Levey (1988a) han demostrado, por ejemplo, que se pueden encontrar más especies de aves en los claros pequeños originados por la caída de árboles que en el sotobosque del bosque maduro. Parte de estas especies «adicionales» son aves del dosel forestal que bajan al suelo en los claros, pero otras son especialistas en la explotación de la vegetación en regeneración o en la ocupación de formaciones abiertas permanentes tales como sabanas o riberas fluviales (Karr, 1976; Stiles, 1983; Terborgh *et al.*, 1990). Una posible explicación de esta mayor diversidad y abundancia de aves pudiera basarse en las características productivas de estos claros (Levey, 1988a). La ausencia de dosel arbóreo elimina el papel limitante de la iluminación, dándose una rápida colonización por hierbas, lianas y plántulas. Este hecho, en combinación con el incremento de los aportes de nutrientes procedentes de la vegetación devastada, los convierte en enclaves de alta productividad a nivel del suelo en el interior del bosque (Hallé *et al.*, 1978).

Estos efectos de diversificación horizontal son, sin embargo, sensibles al tamaño del claro y a su persistencia temporal. Así, la comparación de las comunidades de aves asentadas en los distintos estados sucesionales, desde los claros de mediano o gran tamaño debidos a la deforestación por parte del hombre hasta el bosque maduro, indica un aumento progresivo de la diversidad y abundancia de dichas comunidades a medida que avanza la sucesión hacia el bosque (Karr, 1971; López-Ornat, 1990). Este efecto puede ser atribuido al incremento de los recursos debido al aumento de la diversidad estructural y florística de la vegetación durante la sucesión (ver revisión de Wiens, 1989), o al carácter efímero en el tiempo de las etapas

sucesionales iniciales, que no permitiría el desarrollo de comunidades tan diversificadas y abundantes como las de las etapas más maduras y estables (Karr, 1971).

Se sabe poco, sin embargo, sobre la estructura de las comunidades de aves asentadas en claros permanentes generados por la propia fisiografía del terreno (véase, sin embargo, Terborgh *et al.*, 1990). Este es el caso de los claros asociados a los afloramientos rocosos, intensamente lavados por las lluvias, donde la falta de suelo impide el desarrollo del bosque dando lugar a formaciones de matorral abierto con aspecto sabanoide. La vegetación de estos claros presenta una estructura similar a la de los grandes claros derivados de la deforestación, pero se diferencia de ellos por su persistencia temporal (son «islas» estables en un «mar» de selva) y por una forzada reducción de la productividad primaria debida a la pobreza de los suelos en que se asientan. Puede esperarse entonces que las comunidades de aves que ocupan estas zonas sean una muestra empobrecida de las que ocupan las selvas periféricas, con especies adaptadas a la explotación de las peculiares características de este ambiente; o bien que se trate de comunidades relictas de avifaunas adaptadas a áreas abiertas, de distribución continua por toda la cuenca amazónica en el pasado pero actualmente fragmentadas por la expansión del bosque tropical (Haffer, 1985; Stiles *et al.*, 1995).

En este trabajo se describe la comunidad de aves asentada en las cumbres abiertas de la Sierra de Chiribiquete (Amazonía colombiana), analizándose la forma en que la fisonomía y composición florística de la vegetación determinan los patrones de distribución de las aves. Igualmente, se compara la estructura de esta comunidad con las documentadas por otros autores en bosques, matorrales y medios abiertos de Centro y Sudamérica.

MATERIAL Y MÉTODOS

Area de estudio

El trabajo de campo se realizó en el Parque Nacional Natural de la Sierra de Chiribiquete (0° 56' N, 72° 42' W), un enclave prácticamente virgen de 1.250.000 ha situado en plena Amazonía colombiana (departamentos

TABLA I

Valores medios (\pm error estándar; n: número de redes) de las variables estructurales y florísticas consideradas en torno a las 29 redes situadas en matorrales densos y matorrales cacuminales de *Bonnetia martiana*, agrupados según los intervalos en que se ha dividido el primer componente del análisis de componentes principales. Se indican las correlaciones altamente significativas ($p < 0,01$) de las variables con los dos primeros factores, así como el porcentaje de la varianza que explican. Ver texto para más detalles.

[Results of the principal component analysis of the structural and floristic variables measured around the 29 mist nets located in the hill tops of the Sierra de Chiriquete. Mean values (\pm standard errors; n: number of nets) of these variables for the nets located in each of the three intervals in which the first principal component was divided are also shown. This first component represented a structural gradient from the open shrublands of the hill tops (matorral abierto) to the dense shrubland (matorral denso) surrounding them. Percent variance explained by the two first principal components, as well as highly significant ($p < 0.01$) correlation coefficients between the original variables and these two components, are also shown.]

Variable	Matorral abierto (N=11)	Transición (N=11)	Matorral denso (N=7)	PCI	PCII
Cobertura de herbáceas (%)	45,45 \pm 4,88	35,91 \pm 7,94	1,57 \pm 0,90	-0,817	0,671
[Cover of herbs]					
Cobertura de rocas (%)	43,18 \pm 4,38	22,91 \pm 7,34	0,71 \pm 0,71	-0,793	
[Cover of rocks]					
Cobertura de hojarasca (%)	8,27 \pm 3,01	37,73 \pm 7,90	97,86 \pm 1,49	0,942	
[Cover of litter]					
Troncos de $\varnothing < 10$ cm (n.º)	69,09 \pm 17,28	1.287,27 \pm 909,28	6.771,43 \pm 1.236,30	0,928	
[No. trunks < 10 cm diameter]					
Troncos de $\varnothing > 10$ cm (n.º)	0,36 \pm 0,20	8,73 \pm 5,42	21,00 \pm 13,77	0,476	0,671
[No. trunks > 10 cm diameter]					
Altura del estrato arbustivo (m)	1,23 \pm 0,16	1,82 \pm 0,18	1,21 \pm 0,58		0,721
[Height of the shrub layer]					
Altura del estrato arbóreo (m)	2,77 \pm 0,21	4,91 \pm 0,68	7,00 \pm 0,53	0,863	
[Height of the tree layer]					
Especies de arbustos (n.º)	4,09 \pm 0,25	3,82 \pm 0,40	2,00 \pm 0,38	-0,678	
[No. species of shrubs]					
Especies de árboles (n.º)	2,36 \pm 0,28	2,82 \pm 0,40	2,29 \pm 0,29		0,621
[No. species of trees]					
Autovalor [Eigenvalue]				4,530	1,659
% varianza				50,35	18,45
Σ % varianza					68,80

de Caquetá-Guaviare), durante una expedición hispano-colombiana realizada en noviembre-diciembre de 1992. La expedición se hizo coincidir con el final de la época de lluvias, que se extiende de marzo a noviembre (Estrada & Fuertes, 1993). La zona está actualmente deshabitada, aunque a principios de siglo parece haber estado ocupada por una tribu nómada actualmente extinta.

La Sierra del Chiriquete es una cordillera de afloramientos de areniscas paleozoicas que alcanzan altitudes de hasta 800 m s.n.m., mientras que el bosque pluvial amazónico

periférico se sitúa a 250-300 m. Los afloramientos presentan un relieve típicamente tabular, con laderas verticales o muy inclinadas y cimas planas o suavemente onduladas, disecadas por grietas de anchura y profundidad variables. El intenso lavado producido por las lluvias tropicales genera un gradiente altitudinal de desarrollo del suelo, sobre el que se asientan los siguientes grandes tipos de vegetación (ver Estrada & Fuertes, 1993 para una descripción detallada):

a) Matorrales abiertos cacuminales (sabana casmófito en Estrada & Fuertes, 1993),

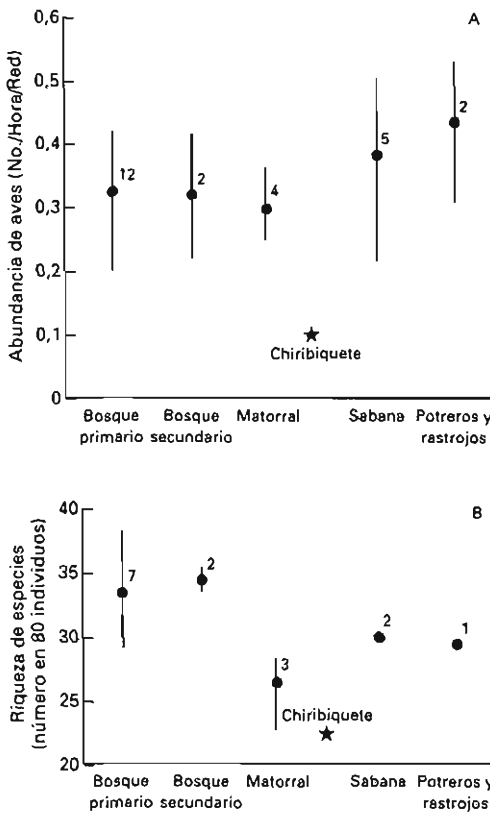


FIG. 1.—(A) Abundancia de aves (número por hora/red) y (B) riqueza (número de especies en 80 individuos) en la Sierra de Chiribiquete y en una amplia variedad de medios centro y sudamericanos (media, rango de valores y número de comunidades analizadas; ver Apéndice).

[(A) Bird abundance (number of birds per hour/net) and (B) species richness (number rarefacted for 80 individuals) both in the Sierra de Chiribiquete and in a wide variety of Neotropical habitats. Symbols indicate mean values, vertical lines ranges, and figures the number of bird communities for each habitat type. See the Apéndice for further details.]

constituidos por arbustos de *Bonnetia martiana* (Maguire), *Tepuianthus savannensis* (Maguire y Steryerm), *Decagonocarpus cornutus* (Cowan) y *Clusia chiribiquetensis* (Maguire) implantados sobre suelos acumulados en pequeñas grietas. Entre los arbustos se encuentran pequeñas depresiones con suelos muy finos ocupadas por plantas herbáceas (*Vellozia phantasmagorica* R. E. Schult., *Xyridáceas*, *Eriocauláceas*, *Burmanniáceas*, *Cyperáceas*, *Gramíneas*), y zonas de roca desnuda

parcialmente colonizadas por bromeliáceas (*Navia garcia-barrigae* L. B. Smith, *Aechmea* sp.). Este tipo de vegetación constituye por tanto un gran claro natural de origen edáfico rodeado actualmente por bosque amazónico intacto.

b) Matorrales altos y cerrados de *Bonnetia martiana* y *Senefelderopsis chiribiquetensis* (Schult y Croiz), pequeños árboles que crecen sobre suelos medianamente desarrollados. Se sitúan en altitudes medias, constituyendo el límite de la vegetación arbórea.

c) Bosques asentados en grietas profundas y cañones, dominados por grandes árboles como *Ormosia macrophylla* Benth, *Dimorphandra pennigera* Tul, *Cyrilla racemiflora* L. y *Clusia columnaris* Engler. Se asientan sobre suelos profundos en la base de los afloramientos y en grandes grietas entre ellos.

Comunidades de aves

Las comunidades de aves se estudiaron durante los 15 días en que la expedición permaneció en la zona mediante redes japonesas (12 m de longitud y 35 mm de malla) dispuestas en líneas de seis a diez redes consecutivas montadas en sendas previamente abiertas en la vegetación (ver Karr, 1981 y Terborgh, 1985 para una discusión sobre las ventajas e inconvenientes de este método). Se instalaron un total de seis líneas (dos en bosques de grietas y cañones, una en matorrales densos de *Bonnetia*, una en la transición matorral denso-matorral cacuminal, y dos en los matorrales cacuminales) en un radio de 5 km del campamento base permanente de la expedición. Cada línea permaneció abierta un mínimo de dos días completos no consecutivos desde el amanecer hasta el anochecer, cerrándose durante algunos cortos periodos de elevada insolación o lluvia. Las redes se revisaron cada 30 minutos, anotándose la hora y red en que cada animal fue capturado. Las aves capturadas se determinaron y marcaron cortándoles una pequeña porción de las rectrices externas. Se colectaron ejemplares de varias especies para estudios taxonómicos (excepto en el caso de los migrantes de Norteamérica), determinándose en ellos el estado de desarrollo de las gónadas (ver Stiles *et al.*, 1995 para un análisis completo de estos resultados).

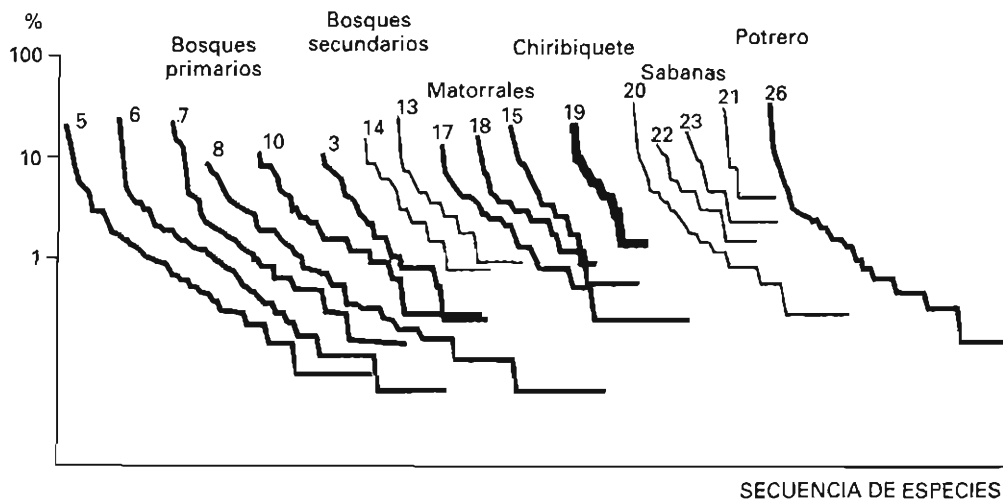


FIG. 2.—Curvas de abundancia-dominancia (May 1981) de las comunidades de aves asentadas en las zonas altas de la Sierra de Chiribiquete en comparación con las que ocupan bosques, matorrales y medios abiertos de Centro y Sudamérica. Los números que identifican las comunidades se refieren al Apéndice. [Abundance-dominance curves for the bird communities inhabiting both the Sierra de Chiribiquete and a wide variety of forests, shrublands and open habitats from Central and South America. The figures for each curve correspond to those shown in the Appendix for each locality.]

Aquí trataremos únicamente los datos obtenidos en los matorrales abiertos y en los matorrales densos de *Bonnetia*, ya que el método empleado (redes japonesas) resultó insuficiente para realizar un muestreo representativo de los bosques desarrollados de grietas y cañones (Terborgh, 1985; Terborgh *et al.*, 1990). De hecho, las curvas de riqueza acumulada (número de especies acumulado frente al esfuerzo en horas/red) no se estabilizaron en estos bosques, mientras que sí lo hicieron en los dos tipos de matorrales.

La estructura de la vegetación se midió mediante la estima de una serie de variables fisonómicas y florísticas (Tabla 1) sobre un círculo de 25 m de radio (0,2 ha) centrado en cada red. Con la matriz obtenida se realizó un análisis de componentes principales a fin de definir gradientes multivariantes de la estructura de la vegetación (Capen, 1981). Sobre estos gradientes se situaron las capturas de cada red agrupadas según intervalos de características estructurales similares, así como un índice de la abundancia de flores obtenido mediante el conteo de las flores visibles desde el centro de cada círculo de 0,2 ha. Sólo se consideraron los flores grandes (más de 2 cm de diámetro), pertenecientes sobre

tudo a los matorrales *Bonnetia martiana* y *Decagonocarpus cornutus*.

Por último, se comparó la estructura de la comunidad de aves con las estudiadas por otros autores en una variedad de medios centro y sudamericanos (véase Apéndice). Para ello se obtuvieron las curvas de abundancia-dominancia (May, 1981) de cada comunidad, el número de especies mediante el método de la rarefacción (James & Rathburn, 1981), y la abundancia media de aves en número/red/hora, en todos los casos en que fue posible.

RESULTADOS

Estructura de la comunidad

Se capturaron un total de 80 aves de 23 especies con un esfuerzo total de 511 horas/red (29 redes). La riqueza de especies rarefactiva para 80 individuos fue inferior a la encontrada en una amplia variedad de medios tropicales, desde bosques primarios a potreros y rastrojos (Figura 1B), así como la abundancia media de aves (Figura 1A). Las curvas de abundancia-dominancia de Chiribiquete (Figura 2) muestran una acusada dominancia

por parte de una especie de colibrí (*Chlorostilbon olivaresi* sp. nov.) endémica de la zona y nueva para la ciencia (Stiles, 1996).

Organización de la comunidad a través del gradiente matorral denso-matorral abierto

Los resultados del análisis de componentes principales de las variables estructurales y florísticas se exponen en la Tabla 1. El primer componente (50,35 % de la varianza explicada) asocia a su extremo positivo la cobertura de hojarasca, el número de troncos y la altura de los árboles, y al negativo las coberturas

de herbáceas y rocas y la diversidad florística del estrato arbustivo. El segundo componente (18,45 % de la varianza explicada) asocia a su extremo positivo las zonas de bosque más desarrollado (troncos gruesos, arbustos más altos y estrato arbóreo más diverso). El primer componente refleja por tanto la transición entre los matorrales densos de *Bonnetia*, formaciones prácticamente monoespecíficas con el suelo cubierto por hojarasca, y los matorrales abiertos cacuminales, compuestos por un mosaico de zonas con herbáceas, afloramientos de roca desnuda, y manchas pluri-específicas de matorral. Al situar las capturas obtenidas en este gradiente (Figura 3) se

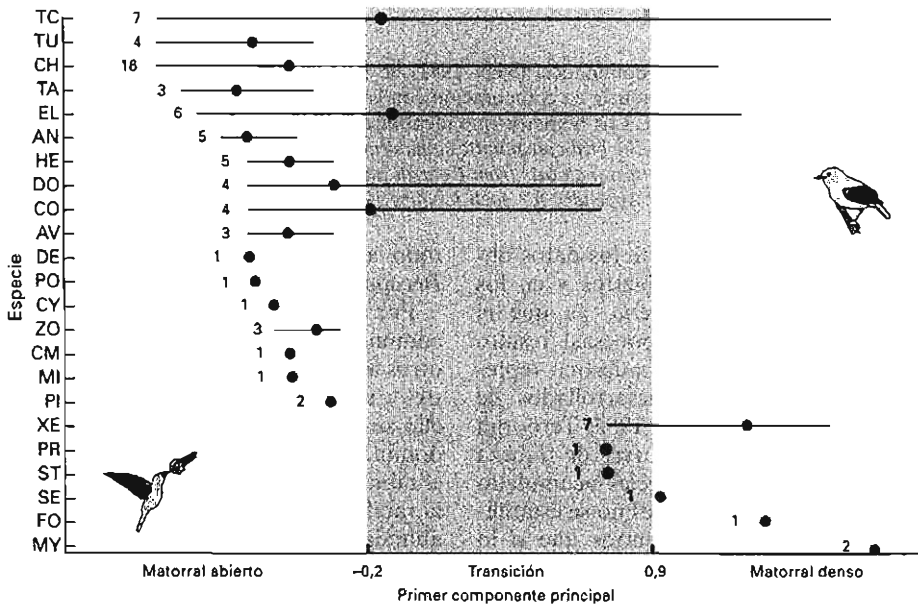


FIG. 3.—Situación de las especies de aves (media y rango) en el gradiente estructural que discurre entre los matorrales abiertos y los matorrales densos de *Bonnetia martiana*, definido por el primer componente principal del análisis de las variables estructurales y florísticas. Los números indican las capturas de cada especie.

[Situation of the bird species (average and range) in the first principal component of the analysis of vegetation structure. This component defined a structural gradient from the open shrubland covering the hill tops to the dense shrubland surrounding them (see Table 1 for further details). Figures indicate the number of individuals of each bird species captured.]

Clave (Key): TC: *Tachyphonus phoeniceus*; TU: *Turdus ignobilis*; CH: *Chlorostilbon olivaresi* sp. nov.; TA: *Thalurania furcata*; EL: *Elaenia ruficeps*; AN: *Anthracothorax nigricollis*; HE: *Hemitriccus margaritaceiventer*; DO: *Dolospingus fringilloides*; CO: *Coereba flaveola*; AV: *Amazilia versicolor*; DE: *Dendroica striata*; PO: *Polyplancha aurescens*; CY: *Cyanerpes caeruleus*; ZO: *Zonotrichia capensis*; CM: *Catharus minimus*; MI: *Microcerculus marginatus*; PI: *Pipra erythrocephala*; XE: *Xenopipo atronitens*; PR: *Piranga rubra*; ST: *Setophaga ruticilla*; SE: *Seiurus noveboracensis*; FO: *Formicivora grisea*; MY: *Myrmotherula cherrieri*.

observa una distribución desigual de las diferentes especies, que, sin embargo, tienden en conjunto a seleccionar los matorrales aclarados en detrimento de los matorrales densos de *Bonnetia*. Este hecho produce un aumento en el número de especies y la abundancia de aves hacia los sectores más despejados (Figura 4A), que son además los más diversos desde el punto de vista florístico y fisonómico (Tabla 1). Este incremento de abundancia y diversidad se relacionó claramente con la disponibilidad del recurso florístico en el caso del grupo dominante de aves, los colibríes (Figura 4B).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que la avifauna de los matorrales abiertos de la Sierra de Chiribiquete se caracteriza por una notable pobreza de individuos y una alta dominancia. Por otro lado, la organización espacial de la comunidad de estos matorrales se ajusta a los patrones comúnmente observados en otras latitudes: la variedad fisonómica y florística permite un aumento en el número de especies que, usualmente, se asocia con un aumento de su abundancia (Wiens, 1989). De hecho, la tendencia al aumento de la abundancia y riqueza de aves parece darse también en la dirección matorrales densos-bosques de grietas y cañones, que son los medios más diversificados del área de estudio (Stiles *et al.*, 1995), aunque el método empleado no nos ha permitido ilustrar este patrón de manera rigurosa debido a que no nos permitió muestrear de manera adecuada dichos bosques. Estos resultados sugieren que las comunidades asentadas en estos claros naturales de origen edáfico están sujetas a importantes restricciones ambientales. Esta podría ser la causa de la mayor pobreza de especies e individuos con respecto a los claros efímeros, naturales o artificiales, que se producen sobre los suelos más ricos y desarrollados de los bosques tropicales.

La constancia en el tiempo de estos claros, unida a su probable carácter restrictivo, parece ser el determinante último de la originalidad de la avifauna que mantienen. El hecho de que la comunidad esté dominada por una

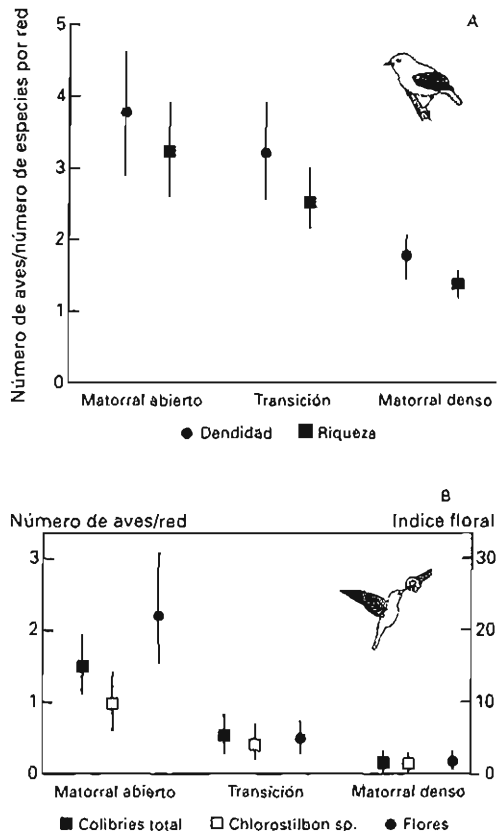


FIG. 4.—(A) Evolución de la riqueza y abundancia de aves (medias \pm error estándar) a lo largo del gradiente matorral abierto-matorral denso. (B) Evolución de la abundancia de todos los colibríes y de *Chlorostilbon olivaresi* sp. nov. en relación con el índice de abundancia de flores.

[(A) Changes of bird abundance and bird species richness (average \pm standard error) along the structural gradient from the open to the dense shrublands of the Chiribiquete hill tops. (B) Changes in the abundance of all hummingbirds (COLIBRIES TOTAL) and *Chlorostilbon olivaresi* sp. nov. in relation to an index of flower abundance (FLORES).]

especie endémica (*Chlorostilbon olivaresi* sp. nov., afín a *C. gibsoni* de los valles interandinos; Stiles, 1996) apoya la idea de que sólo las aves específicamente adaptadas a la explotación de estos medios sabanoides serían capaces de colonizarlos, al menos de forma estable. Por otro lado, una parte importante de la avifauna de estos matorrales abiertos es vicariante con la de las sabanas de la Orino-

quía, aunque con las ausencias notorias de varias especies granívoras y acuáticas (Stiles *et al.*, 1995). Por tanto, las aves que ocupan estos claros permanentes no parecen proceder de las selvas periféricas sino de medios abiertos más lejanos (aunque probablemente conectados en el pasado; ver Haffer, 1985) o de especiación *in situ* (Stiles *et al.*, 1995). La pérdida de especies con respecto a zonas de sabana más norteñas puede ser debida a la composición florística de la vegetación de estos claros (escasez de gramíneas y otras plantas productoras de semillas; Díaz & Tellería, 1996, Stiles *et al.*, 1995), o a su carácter insular, ya que el aislamiento geográfico está usualmente ligado a un empobrecimiento específico de las comunidades (MacArthur & Wilson, 1967).

La pobre representación de especies procedentes de las selvas periféricas pudiera ser, sin embargo, un fenómeno estacional. Las poblaciones de muchas aves tropicales pueden variar en abundancia a lo largo del tiempo por movimientos locales o regionales, incluidos los altitudinales (Feinsinger, 1978; Stiles, 1980; Karr & Freemark, 1983; Levey, 1988b; Loiselle & Blake, 1991), en aparente respuesta a cambios en la abundancia de alimento o recursos relacionados con la reproducción (Stiles, 1980; Karr & Freemark, 1983; Poulin *et al.*, 1992). El alcance y momento de estos movimientos varía entre especies y contribuye a la naturaleza dinámica de las comunidades tropicales (Stiles, 1983; Karr, 1990). Los resultados obtenidos muestran que sólo una minoría de los individuos capturados y/o colectados mostró indicios de estar reproduciéndose (placas incubatrices, gónadas desarrolladas, etc.), no observándose tampoco cantos territoriales o nidos. Estas evidencias sugieren que la época principal de reproducción de la avifauna del área de estudio estaba aún por comenzar (Stiles *et al.*, 1995). La escasa actividad reproductora podría, a su vez, relacionarse con la fenología de la vegetación en la zona. Pocas plantas presentaban flores y/o frutos. Sólo *Bonnetia martiana* (que no produce néctar; obs. pers.) y, en especial, *Decagonocarpus cornutus* presentaban flores, cuya abundancia se asoció con la de aves nectarívoras. En cuanto a los frutos, sólo observamos frutos no maduros de *Clusia chiribiquetensis*. El probable incre-

mento de estos recursos a lo largo de la época seca que comenzaba pudiera asociarse a la reproducción de las aves o, incluso, a una colonización estacional de estas mesetas por parte de aves frugívoras como tucanes, loros, cotíngas, etc. o nectarívoras como varias especies de colibríes (*Phaetornis* spp., *Heliothryx aurita*) procedentes de los bosques basales donde sí fueron observadas (Stiles *et al.*, 1995). Por ello, una correcta interpretación de los resultados obtenidos exigiría conocer mejor la dinámica estacional de la avifauna asentada en estos claros.

AGRADECIMIENTOS.—Quisiéramos agradecer a todos los miembros de la expedición hispano-colombiana a la Sierra de Chiribiquete su ayuda y apoyo durante el trabajo de campo. La expedición fue financiada por la Agencia Española de Cooperación Internacional dentro del proyecto «Evaluación de la biodiversidad en áreas de interés especial. Primera fase: estudios en la Sierra de Chiribiquete y zonas aledañas (Parque Nacional del Chiribiquete)». Arturo López-Ornat, I. Jiménez y M. Álvarez nos permitieron utilizar sus resultados no publicados. Arturo López-Ornat aportó, además, valiosas sugerencias a una primera versión del trabajo. Los comentarios de L. M. Carrascal y un revisor anónimo fueron también de gran utilidad. MD y JLT quisieran agradecer especialmente a J. M. Cardiel, S. Castroviejo y M. T. Tellería (Real Jardín Botánico de Madrid) el brindarles la oportunidad de participar en esta expedición.

BIBLIOGRAFÍA

- CAPEN, D. E. (Ed.) 1981. *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service, Vermont.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- DÍAZ, M. & TELLERÍA, J. L. 1996. Granivorous birds in an stable open habitat patch within the Amazonian rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, en prensa.
- ESTRADA, J. & FUERTES, J. 1993. Estudios botánicos en la Guayana colombiana, III. Notas sobre la vegetación arbustiva de la Sierra del Chiribiquete. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas*, 18: 483-498.
- FEINSINGER, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Monographs*, 48: 269-287.

- HAFER, J. 1985. Avian zoogeography of the Neotropical lowlands. *Ornithological Monographs*, 36: 113-146.
- HALLÉ, F., OOLDEMAN, R. A. A. & TOMBISON, P. B. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin.
- JAMES, F. C. & RATHBURN, S. 1981. Rarefaction, relative abundance and diversity of avian communities. *Auk*, 98: 785-800.
- KARR, J. R. 1971. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecological Monographs*, 41: 2207-233.
- 1976. Within —and between— habitat avian diversity in African and Neotropical lowland habitats. *Ecological Monographs*, 46: 457-481.
- 1981. Surveying birds in the tropics. *Studies in Avian Biology*, 6: 548-553.
- 1990. Birds of tropical rainforest: comparative biogeography and ecology. En A. Keast (Ed.): *Biogeography and ecology of forest bird communities*, pp. 215-228. SPB Academic Publishing. The Hague.
- & FREEMARK, K. E. 1983. Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the «stable» tropics. *Ecology*, 64: 1481-1494.
- LEVEY, D. J. 1988a. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology*, 69: 1076-1089.
- 1988b. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs*, 58: 251-269.
- LOISELLE, B. A. & BLAKE, J. G. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology*, 72: 180-193.
- LÓPEZ-ORNAT, A. 1990. *Ecología de las passeriformes de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, México*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1967. *Theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MAY, R. M. 1981. Patterns in multispecies communities. En R. M. May (Ed.): *Theoretical ecology*, pp. 197-227. Blackwell, London.
- POULIN, B., LEFEBVRE, G. & MCNEIL, R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology*, 73: 2295-2309.
- SCHEMSKE, D. W. & BROKAW, N. 1981. Treefalls and the distribution of understory birds in a tropical forest. *Ecology*, 62: 938-945.
- STILES, F. G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis*, 122: 322-343.
- 1983. Birds. En D. H. Janzen (Ed.): *Costa Rican natural history*, pp. 502-544. University of Chicago Press, Chicago.
- 1996. A new species of emerald hummingbird (Trochilidae, *Chlorostilbon*) from southeastern Colombia, with a review of the *C. mellisugus* complex in NW South America. *Wilson Bulletin*, en prensa.
- , TELLERÍA, J. L. & DÍAZ, M. 1995. Observaciones sobre la composición, ecología, y zoogeografía de la avifauna de la Sierra de Chiribiquete, Caquetá, Colombia. *Caldasia*, 17: 481-500.
- TERBORGH, J. 1985. Habitat selection in Amazonian birds. En M. L. Cody (Ed.): *Habitat selection in birds*, pp. 311-338. Academic Press, San Diego.
- , ROBINSON, S. K., PARKER, T. A., MUNN, C. A. & PIERPOINT, N. 1990. Structure and organization of an Amazonian bird community. *Ecological Monographs*, 60: 213-238.
- WIENS, J. A. 1989. *The ecology of bird communities*, 2 vols. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

APÉNDICE

Comunidades de aves consideradas en la comparación de abundancia, riqueza y dominancia con las encontradas en Chiribiquete. CR: Costa Rica; COL: Colombia; PAN: Panamá; MX: México. H/RED: esfuerzo de muestreo en horas/red de 12 m; aves: número total de capturas; S_{80} : número de especies rarefactado a 80 individuos (James & Rathburn, 1981). [Bird abundance and species richness measured for bird communities inhabiting a wide variety of habitats in the Neotropics. H/RED: sampling effort (h/12-m net); aves: number of birds captured; S_{80} : number of species rarefacted for 80 individuals.]

Fuentes (Sources): ¹F. G. Stiles, datos propios; ²Schcemske & Brokaw, 1981; ³Levey, 1988; ⁴López-Ornat, 1990; ⁵M. Alvarez e I. Jiménez, datos inéditos.

Localidad [Study site]	Habitat [Habitat type]	H/RED	Aves	S_{80}
1. Palo Verde (CR) ¹	Bosque seco	445	168	—
2. Palo Verde (CR) ¹	Bosque seco	308	82	—
3. Cárpato (COL) ¹	Bosque altoandino	1.296	504	28,9
4. Santa Rosa (CR) ¹	Bosque galería	176	75	—
5. Limbo Hunt Club (PAN) ²	Bosque húmedo	3.400	816	32,2
6. La Selva (CR) ³	Bosque húmedo	8.400	1.596	30,3
7. El Plástico (CR) ¹	Bosque húmedo	3.954	754	28,8
8. La Montura (CR) ¹	Bosque húmedo	4.667	2.113	35,4
9. La Selva (CR) ¹	Bosque húmedo	2.316	919	—
10. Sian Ka'an (MX) ⁴	Bosque seco	2.448	524	34,6
11. Bajo Abarca (CR) ¹	Bosque húmedo	325	90	—
12. Alto de Pisonos (COL) ¹	Bosque húmedo	348	145	38,0
13. Navarco (COL) ¹	Bosque andino secundario	448	200	33,3
14. Sian Ka'an (MX) ⁴	Bosque secundario	2.160	456	35,4
15. Tabío (COL) ¹	Matorral altoandino	167	59	—
16. La Macarena (COL) ⁵	Matorral de ribera	2.700	661	22,6
17. Sian Ka'an (MX) ⁴	Matorral	1.008	247	28,3
18. La Planada (COL) ¹	Matorral	336	124	29,1
19. Chiribiquete (COL)	Matorral abierto	511	80	23,0
20. Sian Ka'an (MX) ⁴	Sabana	2.448	514	29,9
21. Cumaral (COL) ¹	Sabana	146	73	—
22. Mozambique (COL) ¹	Sabana	314	136	29,0
23. Caño (COL) ¹	Sabana	164	68	—
24. Santa Rosa (CR) ¹	Sabana	350	103	—
25. La Selva (CR) ¹	Rastrojo joven	380	198	—
26. Sian Ka'an (MX) ⁴	Potrero	1.728	520	29,2